

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том 108

12

декабрь



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 12

MOSCOW
2023

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

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

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

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 12, 2023

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

- Криптогибриды у растений — подводная часть айсберга
В. С. Шнеер, Е. О. Пунина, В. В. Домашкина, А. В. Родионов 1037
-

СООБЩЕНИЯ

- Фитопланктон озер Республики Башкортостан
П. Г. Беляева 1053
- Растительность болот бассейна реки Черек Балкарский (Кабардино-Балкарская Республика)
Н. С. Ликсакова, Д. С. Шильников, Г. Я. Дорошина 1065
- Влияние перистоматического кольца на устьичные движения у *Populus mexicana* (Salicaceae)
А. А. Паутов, С. М. Бауэр, О. В. Иванова, Е. Г. Крылова, Ю. О. Сапач, А. Н. Иванова, О. В. Яковлева, Г. Р. Трухманова, И. А. Паутова 1083
- Гинодиэция *Geranium pseudosibiricum* (Geraniaceae)
Н. И. Гордеева, Е. К. Комаревцева 1093
- Развитие женских репродуктивных структур у видов *Boechera* (Brassicaceae) при половом и апомиктичном способах репродукции
Г. Ю. Виноградова, Н. В. Синельникова, К. М. Ташкин, В. Б. Брюхин 1100
- Влияние холода на прорастание семян *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae)
О. Г. Бутузова, А. А. Ковалева, Е. В. Андропова 1119
-

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Дополнение к флоре лишайников острова Сахалин
В. В. Каганов, А. К. Ежкин 1128
- Дополнения к лишенофлоре Тульской области
Е. Э. Мучник 1135
-

Contents

Vol. 108, No. 12, 2023

REVIEWS

Cryptohybrids in plants: underwater part of the iceberg

V. S. Shneyer, E. O. Punina, V. V. Domashkina, A. V. Rodionov

1037

COMMUNICATIONS

Phytoplankton in the lakes of the Republic of Bashkortostan

P. G. Belyaeva

1053

Vegetation of the mires of the Cherek Balkarsky River basin (Kabardino-Balkarian Republic)

N. S. Liksakova, D. S. Shilnikov, G. Ya. Doroshina

1065

Effect of the peristomatal rim upon stomatal movements in *Populus mexicana* (Salicaceae)

*A. A. Pautov, S. M. Bauer, O. V. Ivanova, E. G. Krylova, Yu. O. Sapach,
A. N. Ivanova, O. V. Yakovleva, G. R. Truchmanova, I. A. Pautova*

1083

Gynodioecy in *Geranium pseudosibiricum* (Geraniaceae)

N. I. Gordeeva, E. K. Komarevceva

1093

Development of female reproductive structures in *Boechera* (Brassicaceae) species under sexual and apomictic reproductive modes

G. Yu. Vinogradova, N. V. Sinelnikova, K. M. Tashkin, V. B. Brukhin

1100

The effect of cold treatment on the germination of *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae) seeds

O. G. Butuzova, A. A. Kovaleva, E. V. Andronova

1119

FLORISTIC RECORDS

Addition to the lichen flora of Sakhalin Island

V. V. Kaganov, A. K. Ezhkin

1128

Contributions to the lichen flora of the Tula Region

E. E. Muchnik

1135

КРИПТОГИБРИДЫ У РАСТЕНИЙ – ПОДВОДНАЯ ЧАСТЬ АЙСБЕРГА

© 2023 г. В. С. Шнеер^{1,*}, Е. О. Пунина¹, В. В. Домашкина^{1,2}, А. В. Родионов¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Профессора Попова 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Биологический ф-т, Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: shneyer@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.11.2023 г.

После доработки 07.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Межвидовая гибридизация широко распространена у растений и является важнейшим фактором их эволюции. Долгое время основным критерием гибридного происхождения растения считалась промежуточность заметных морфологических признаков. Однако, по мере внедрения в систематику методов химии и молекулярной биологии и изучения все больших выборок, все чаще выявляются растения химически и генетически гибридные, но внешне неотличимые от предполагаемых родителей, или имеющие необычное сочетание признаков, не позволяющее по морфологии опознать гибридность и родителей. Последующее более пристальное исследование таких выявленных “молекулярных гибридов”, применение морфометрии, часто позволяют найти и морфологические, зачастую количественные или микроскопические, признаки, подтверждающие гибридную природу данных растений. Выявление и изучение криптических гибридов важно для систематики сложных таксономических групп с широкой фенотипической пластичностью, с большим количеством сходных видов, с упрощенной морфологией. Оно помогает лучше понять условия, при которых может происходить гибридизация, и важно в практическом плане, в особенности для борьбы с инвазионными видами, для охраны редких и угрожаемых видов и др.

Ключевые слова: криптогибриды, растения, межвидовая гибридизация, морфологическая промежуточность признаков, “молекулярные гибриды”

DOI: 10.31857/S0006813623120098, **EDN:** TUOELF

Даже во времена господства биологической теории вида, согласно которой настоящие виды разделены репродуктивным барьером и не должны давать межвидовых гибридов, признавалось, что межвидовая гибридизация у растений весьма распространена. В наше время признано, что и у животных гибридизация не так редка, как считалось ранее, весьма обычна в некоторых группах, и что при дивергенции поток генов между разделяющимися видами может сохраняться в течение нескольких миллионов лет (Mallet, 2005; Levin 2012). С одной стороны, гибридизация является совершенно необходимым элементом видообразования (Rodionov et al., 2019¹), с другой – она может способствовать поглощению редких видов более распространенными. Первую попытку оце-

нить число обнаруженных у растений гибридов сделал W.O. Focke (1881), давший сводку отмеченных ботаниками на то время гибридов, которых было немногим более 4000 (учитывались гибриды не только цветковых, но и голосеменных, и даже водорослей, хотя их было известно немного). Описано ботаниками в ту пору было около 100 тысяч видов – у Bentham and Hooker (1862–1883) – 97 205 видов – т.е. описанные гибриды составляли около 4%. Почти через 100 лет I.W. Knobloch (1972) предпринял попытку определить число известных межродовых и межвидовых гибридов покрытосеменных, и у него получилось 23 675 гибридов. Важно отметить, что при подсчете учитывались и естественные (природные) гибриды, и гибриды, полученные экспериментально. К этому времени покрытосеменных уже было описано более 200 тысяч видов, т.е. оцениваемая доля гибридов увеличилась до 10%. Укажем, что эту работу критиковали за включение некоторых неподтвержденных гибридов и отсутствие некоторых известных (Rieseberg, 1997). В 2010 г. была предпринята попытка оценить долю гибридов

¹ [Rodionov et al.] Родионов А.В., Амосова А.В., Беляков Е.А., Журбенко П.М., Михайлова Ю.В., Пунина Е.О., Шнеер В.С., Лоскутов И.Г., Муравенко О.В. 2019. Генетические последствия межвидовой гибридизации, ее роль в видообразовании и фенотипическом разнообразии растений – Генетика. 55(3): 255–272. <https://doi.org/10.1134/S0016675819030159>

среди семейств и родов по 8 опубликованным региональным флорам Сев. Америки, Европы и Австралии (Whitney et al., 2010). Исследованная выборка составляла 37000 видов, 3212 родов, 282 семейства (sensu APG III — Angiosperm Phylogeny Group). Оказалось, что гибриды и виды гибридного происхождения зарегистрированы примерно в 40% семейств (21–39% в разных регионах), в 16% родов (соответственно 5–15%) и доля гибридов относительно видов составляет около 9 процентов. Учитывались данные только по дикорастущим растениям, искусственно полученные гибриды в расчет не принимались.

Наша оценка частоты встречаемости гибридов во флоре цветковых растений Северо-Запада, охватывающей Ленинградскую, Псковскую и Новгородскую области (Tsvelev, 2000²) показала, что на 110 семейств, 609 родов и 1914 видов приходится 223 нотовида и гибрида без таксономического статуса. Эти нотовиды и гибриды, таким образом, составляют около 10% видового состава (при этом мы не учитывали виды и гибриды, существующие только в культуре). Нотовиды и гибриды отмечены в 34 семействах (30.9%) и относятся к 76 родам (12.5%). Таким образом, доля гибридных таксонов в относительно небогатой в видовом отношении флоре региона также весьма значительна и в целом соотносится с таковой в более глобальном масштабе (Punina et al., 2021³).

Общее число описанных видов в мире сейчас приближается к 400000, и невозможно установить точно число опубликованных гибридов, но приблизительная оценка — что не менее 25% всех видов растений гибридизирует с другими видами, той или иной степени близости с ними (Rieseberg et al., 2006). Изученность в этом отношении разных территорий широко варьирует. Одной из самых изученных является территория Британских островов, где не так давно выпущена книга “Hybrid Flora of the British Isles” (Stace et al., 2015). Это не сводка, а специальная работа, с изучением живых и гербарных материалов, с критической оценкой реальности перечисляемых гибридов. В книге содержатся описания 909 гибридов, как аборигенных так и заносных видов, с указанием для большинства их родителей и способов их установления, частоты нахождения, ареалов (с картами) и экологии мест произрастания, хромосомных чисел и многих других важных деталей. Из 909 гибридов 605 возникли в результате гибридизации аборигенных дикорасту-

щих видов (включая гибриды между подвидами). Аборигенная флора на этой территории представлена 1405 видами и подвидами (Hill et al., 2004), таким образом, число природных гибридов на Британских островах и в Ирландии составляет 43%. Еще раз обратившись к этой теме, двое из авторов монографии подчеркивают, что частота гибридов среди растений дикорастущей флоры в реальности может быть еще больше: “Очевидно, что еще есть много возможностей для улучшения регистрации гибридов традиционными методами. Большинство гибридов, которые можно идентифицировать обычными методами полевого ботаника, не зарегистрированы” (Preston, Pearman, 2015). В статье приведены примеры групп, в которых убедительная идентификация гибридов стала возможной только при применении молекулярных методов — *Brassica*, *Potamogeton*, *Fallopia*, *Mimulus*, *Senecio*, *Sorbus*, *Spartina*, *Typha* и другие.

Гибридизация неравномерно распространена среди растений — из крупных семейств гибриды обнаруживались относительно часто среди членов семейств Asteraceae, Rosaceae, Poaceae, Scrophulariaceae, Salicaceae, Orchidaceae, Violaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Gesneriaceae, Onagraceae, Polygonaceae, Asparagaceae, редко — среди Caryophyllaceae, Solanaceae, Brassicaceae, Apiaceae, Euphorbiaceae. По семейству Сурепiaceae результаты сильно варьируют в зависимости от региона (Ellstrand et al., 1996, Whitney et al., 2010). Как можно видеть, изучены в какой-то мере по большей части семейства умеренного климата.

Ботаники выявляют гибриды прежде всего по наличию у них промежуточных морфологических признаков родителей, хотя признавалось, что у гибридов могут возникать новые (novel или extreme) признаки. Очевидно, что гибридизация чаще происходит между близкими видами. Но близкие виды часто отличаются лишь немногими морфологическими признаками. Отсюда следует, что вероятность проявления у гибрида именно этих немногих, дифференцирующих родительские виды, признаков весьма низка. Криптические гибриды — это гибридные растения, не демонстрирующие явно промежуточных или сочетанных морфологических признаков обоих своих родителей, а обычно сходные с одним из них (иногда еще и обладающие необычными признаками).

Поскольку долгое время систематика основывалась главным образом на морфологии, трудно сказать, когда ученые впервые задумались о том, всегда ли гибридные растения легко отличить от родителей внешне. Первое встретившееся нам упоминание криптической гибридизации принадлежит австрийскому ученому Эриху Чермаку (Erich Tschermak), ботанику-селекционеру из Вены, одному из трех исследователей, переоткрывших законы Менделя. Чермак упомянул крипти-

² [Tsvelev] Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области. — СПб. 781 с.

³ [Punina et al.] Пунина Е.О., Шнеер В.С., Носов Н.Н., Гнутиков А. А., Родионов А.В. 2021. О значении отдаленной гибридизации при изучении биоразнообразия цветковых растений. — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 20(2): 59–63. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2021120>. — EDN: UOIOLT.

ческую гибридизацию, обсуждая проявления рецессивных и доминантных признаков в опытах по скрещиванию у *Mattiola* (левкоя) и *Hordeum* (ячменя) (Tschermak, 1907). Он сделал это в докладе на III международной конференции по гибридизации и разведению растений, состоявшейся в Лондоне в 1906 г. Это была та самая конференция, на которой было предложено назвать новую науку генетикой и материалы которой вышли под заглавием III конференция по генетике (l.c.).

Несколькими годами позже вышла работа профессора из Гарварда Е.С. Jeffrey (1915), анатома и морфолога, в которой он, обсуждая распространенность “генетически не чистых или гибридных” видов на примере родов Розоцветных, в частности рода *Rosa*, писал, что, кроме обычных гибридов (Jeffrey называл их “открытыми”, open, obvious или phenhybrids), сочетающих признаки родителей, у роз есть криптогибриды (или “скрытые” гибриды, cryptohybrids or hidden), не имеющие сочетания родительских признаков, но обладающие такими признаками гибридов, как недоразвитая пыльца и пониженная плодовитость. Jeffrey (1915) высказал предположение, что, по крайней мере у розоцветных, но, возможно, и у других цветковых, большинство описываемых новых видов представляют собой криптогибриды. По-видимому, эта работа была известна в Америке, так как упоминания криптогибридов встречаются в кратких отчетах американских селекционеров в 1920-х годах. Знал ее и В.Л. Комаров, который в книге “Учение о виде у растений (страница из истории биологии)” (Komarov, 1940⁴), сослался на работу Jeffrey (1915) и писал, что у цветковых есть три типа видов: 1. Чистые виды, равные видам рода сосен *Pinus*. 2. Криптогибриды, скрытые гибриды, считающиеся обычно видами. 3. Признанные гибриды или фенгибриды (l.c. стр. 121).

Надо отметить, что степень проявления сочетания признаков обоих родителей у растений, возникших в результате межвидовой гибридизации, в случаях возвратных скрещиваний быстро меняется. Экспериментально это было показано еще Кельрейтером (Kölreuter, 1766⁵): в его экспериментах гибриды первого поколения F1 проявляли промежуточные морфологические признаки, а беккроссы были с каждым поколением все более сходны с одним из родительских видов.

После этих лет прошло много десятилетий, когда о криптогибридах, казалось, забыли, они почти не упоминались в литературе. Причина этого очевидна: если мы имеем дело с гипотетическим

гибридом, по морфологии не отличающимся от одного из своих предков, единственным аргументом в пользу его гибридной природы может служить пониженная или отсутствующая фертильность. Так или иначе, пыльцевой анализ долгое время был главным методом подтверждения гибридной природы растения в случаях, когда морфология оставляла некоторые сомнения, хотя для такого анализа бывает трудно собрать материал в природе (Peto, 1938).

Постепенно для проверки гибридной природы предполагаемых “бастардов” начали использовать методы хемосистематики, в частности, изучался состав фенолов или флавоноидов, когда пятна на хроматограммах экстрактов гибридного растения показывали аддитивность соответствующих пятен у родительских видов. Как примеры успешных опытов этого направления можно назвать установление гибридов у двух видов *Baptisia* (Alston et al., 1962), у папоротников *Asplenium* (Smith, Levin, 1963), видов *Flox* (Levin, 1967a), *Potamogeton* (Haynes, Williams, 1975) и других. Позднее стали использовать иммуно-ферментный анализ, и тоже иногда обнаруживали у предполагаемых гибридов аддитивность родительских паттернов для некоторых ферментов (Hettiarachchi, Triest, 1991; Hollingworth et al., 1995).

Со временем было признано, что непредсказуемость морфологических признаков ограничивает их использование для идентификации гибридов в отсутствие дополнительных свидетельств (Rieseberg et al., 1993). Использование ДНК-маркеров открыло новый этап в изучении гибридов. Сначала вошли в практику методы фрагментного анализа, основанные на сравнении паттернов длин рестрикционных фрагментов (RFLP) и маркеров, полученных с использованием ПЦП – RAPD, AFLP, ISSR, микросателлиты SSR и др. (Rieseberg et al., 1993; Kutsev, 2009⁶, Khlestkina, 2013⁷). С развитием методов секвенирования геномов верификацию гипотез о гибридном происхождении образцов стали проводить, сравнивая последовательности рРНК- и протеин-кодирующих генов, и межгенных спейсеров (Sang et al., 1995; Ferguson, Sang, 2001; Punina et al., 2012; Belyakov et al., 2022; Gnutikov et al., 2022a,b). Кроме аддитивности маркеров как прямом свидетельстве гибридности, косвенным свидетельством участия гибридизационных процессов в происхождении таксона (или группы таксонов) служит топологическая неконгруэнтность – разное положение таксона на филогенетических деревьях, построенных по ядерным или по пластидным

⁴ [Komarov] Комаров В.Л. 1940. Учение о виде у растений. М.—Л. 212 с.

⁵ [Kölreuter] Кельрейтер И. 1940. Третье приложение предварительного сообщения о некоторых опытах и наблюдениях, относящихся к полу у растений — В кн. Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. М.—Л. С. 155—206. [Перевод с нем.: Kölreuter, 1761—1766]

⁶ [Kutsev] Куцев М.Г. 2009. Фрагментный анализ ДНК растений: RAPD, DAF, ISSR — Барнаул. 163 с.

⁷ [Khlestkina] Хлесткина Е.К. 2013. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. — Вавиловский журнал генетики и селекции. 17 (4): 1044—1054.

маркерам (Soltis, Kuzoff, 1995; Kellogg et al., 1996; Sang, Zhong, 2000).

Криптические гибриды обнаруживаются редко. В полевых условиях выделить растения-предположительные криптические гибриды среди других, похожих, растений родительских видов могут только “опытные ботаники или специалисты по данным таксонам” (Preston, Pearman, 2015). Приведем пример: в родах орхидных *Dactylorhiza* и *Gymnadenia* межвидовая гибридизация широко распространена, описано много гибридов, объем и границы многих видов трактуются разными авторами по-разному. Ботаникам, нашедшим одно необычное растение на юге Британии, на обочине дороги, неподалеку от росших там видов *Dactylorhiza praetermissa* (Druce) Soó и *Gymnadenia borealis* (Druce) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, показалось, что формой околоцветника, по размеру и окраске цветков, оно сходно с *D. praetermissa*, а длинным и толстым шпорцем и ароматом – с *G. borealis* (Bateman et al., 2017). Результаты морфометрического анализа, произведенного по 42 признакам, диагностировали растение как *G. borealis*, возможно, как уклоняющуюся форму этого вида. Однако ДНК-секвенирование маркеров ядерного (ITS) и хлоропластного (*trnL-F*) геномов показало, что это гибрид F1, родителями которого с материнской стороны была *D. praetermissa*, а пыльца происходила от *G. borealis*. Таким образом растение оказалось криптическим гибридом, который был описан как $\times$ *Dactylodenia lacerta* (Bateman et al., 2017).

Известно, что гибриды весьма редки у зонтичных (Ellstrand et al., 1996), хотя при исследовании многих родов отмечена хлоропластно-ядерная неконгруэнтность, свидетельствующая о возможной гибридизации в прошлом. Но некоторые гибриды все же были обнаружены, причем даже межродовые (Stace, 2010). В двух местонахождениях в Британии еще в 1980 г. были обнаружены растения, похожие то ли на *Helosciadium nodiflorum* (L.) W.D.J. Koch, то ли на *Berula erecta* (Huds.) Coville. Гибридную природу растений заподозрили на основании их стерильности и невыполненной пыльцы. Только занявшие много лет определения и уточнения хромосомных чисел, использование ядерных и хлоропластных маркеров и GISH-гибридизация (Stace, 1984; Desjardins et al., 2015) позволили прийти к выводу, что загадочные растения – действительно межродовой гибрид *Helosciadium* $\times$ *Berula* (Desjardins et al., 2015).

К феномену криптических гибридов можно отнести и такие случаи, когда у растения выявляются необычные количественные морфологические признаки, выходящие за пределы значений, свойственных другим близким видам, произрастающим на примерно тех же территориях. Примером может послужить гибрид из рода *Iris* сек-

ции *Lophiris*, недавно обнаруженный китайскими исследователями и подтвержденный молекулярным анализом (Xiao et al., 2021). Растения отличались от 5 других видов той же секции большими размерами листьев и цветков. На гибридное происхождение указывала стерильная пыльца, но отчетливых морфологических признаков, которые бы указывали на вероятные родительские виды, найдено не было. Сравнение последовательностей двух хлоропластных генов, *matK* и *ndhF*, показало, что растения могут быть гибридами видов *I. japonica* Thunb. и *I. wattii* Baker. Морфометрические данные не противоречили этому выводу. По результатам работы был описан нотовид *Iris* $\times$ *ampliflora* (Xiao et al., 2021).

Иногда криптические гибриды выявляются случайно, но чаще этому способствует массовый анализ образцов, который стал чаще применяться в последние годы, особенно при использовании молекулярных методов.

Однолетнее бобовое *Amphicarpeae bracteata* (L.) Fernald – морфологически полиморфный вид, в котором некоторые систематики на основании морфологического анализа выделяли два морфотипа *A. bracteata* var. *bracteata* и *A. bracteata* var. *comosa* (Gleason, Cronquist, 1963). Изозимный анализ (Parker, 1996) и сравнение двух ядерных и одного хлоропластного маркера (Parker et al., 2004) показали, что образцы *A. bracteata* относятся к трем линиям – сестринским Ia и Ib и линии II, причем линии Ib и II соответствовали вариации *A. bracteata* var. *comosa*. Используя технологию высокопродуктивного секвенирования с низкой представительностью Genotyping-by-sequencing (GBS) Kartzin et al. (2016) сравнили однонуклеотидные замены (SNPs – single nucleotide polymorphisms) в 8 RAD-локусах (restriction-associated DNA loci) у 128 образцов этого вида и показали, что они относятся к трем высокоинбредным генетическим линиям. При этом в двух работах были найдены гибридные растения, в первой гибридным (межлинейным гибридом) было одно из 1000 образцов (Parker, 1996), во второй – два из 130 (Kartzin et al., 2016).

Криптический гибрид был найден (Surveswaran et al., 2018) при анализе видов азиатско-американского рода *Spiranthes* (Orchidaceae), в котором виды разделяются по признакам цветка, а цветки очень мелкие, таксономия сложная. Вид *S. sinensis* (Pers.) Ames с самым широким ареалом был представлен 25 образцами из разных мест ареала. Молекулярный анализ показал, что образец из Малайзии, морфологически не отличающийся от других образцов *S. sinensis*, занял особое положение на дереве, построенном по ITS (где он был среди других образцов *S. sinensis*) и на дереве по комбинированным данным, где преобладают хлоропластные участки, здесь он вошел в субкла-

ду с другим, недавно описанным этими же авторами, видом *S. himalayensis* Survesw., Kumar et Mei Sun. Авторы считают, что малазийский образец *S. sinensis* является криптическим гибридом.

Два вида хвойных *Abies veitchii* и *A. homolepis* (Pinaceae) произрастают в Японии, и в природе гибридов никогда не было найдено. Анализ митохондриальных, хлоропластных и ядерных (ITS) ДНК-маркеров 474 растений обоих видов из двух смешанных популяций показал, что два растения, обладая хлоропластными и митохондриальными гаплотипами обоих видов, являются гибридами (Isoda et al., 2000). Последующий внимательный морфологический анализ позволил найти у гибридных растений промежуточные признаки.

Вид сосен *Pinus quadrifolia* Parl. ex Sudw. с 3–4 хвоинками в пучке считался гибридом между *P. juarezensis* Lanner с 5 хвоинками и *P. monophylla* Torr. et Frém. (или выделенного из него вида *P. californiarum* D.K. Bailey с одной хвоинкой). Исследование однонуклеотидного полиморфизма (SNP) в низкокопийных районах геномов (DArTseq-технология) показало отсутствие различий между экземплярами *P. quadrifolia* и *P. juarezensis*, которые таким образом являются конспецифичными (Buck et al., 2020). Анализ низкокопийных ядерных генов у единичных образцов видов этой группы не выявил гибридов *P. quadrifolia* × *P. californiarum* (Montes et al., 2019), но увеличение выборок видов до нескольких десятков и анализ SNPs ядерной ДНК вдоль всего генома позволил обнаружить незначительное количество межвидовых гибридов *P. quadrifolia* × *P. californiarum* и *P. quadrifolia* × *P. monophylla*, как морфологически промежуточных, так и сходных с одним из родителей (Buck et al., 2020). Было высказано предположение, что морфологическая промежуточность признаков у гибридов наблюдается в случаях, когда у них генетический вклад обоих родителей примерно равен, а когда один из них преобладает в результате интрогрессий (т.е. у беккроссов), эта интрогрессия может быть морфологически криптической (Buck et al., 2020).

Исследование 147 растений двух австралийских видов рода *Lomatia* (Proteaceae) – *L. myricoides* (C.F. Gaertn.) Domin и *L. silaifolia* (Sm.) R.Br. из трех смешанных популяций показало, что в некоторых популяциях криптические гибриды преобладают (McIntosh et al., 2014). Однако доля растений промежуточной морфологии сильно варьирует в смешанных популяциях. Три смешанных популяции были исследованы морфометрически и проведен анализ микросателлитов (по 12 локусам). В той популяции, где микросателлиты выявили больше всего гибридных растений, морфометрический анализ показал, что большинство растений выглядит как принадлежащие или к одному, или к другому виду. То есть это криптогибриды, и авто-

ры полагают, что это по большей части не гибриды F1, а беккроссы, и против гибридов, особенно с промежуточной морфологией, идет сильный отбор, и быстро происходят беккроссы.

Однако работ, где бы просто исследовалось большое количество образцов для поиска криптических гибридов, сравнительно немного. Больше их там, где такой поиск дает не только научный, но и практический результат. В случае криптогибридов их выявление имеет большое значение для изучения таксономически сложных групп, мониторинга инвазионных видов, а также для охраны редких видов (для предотвращения интрогрессии с численно преобладающими видами). Выявление криптических гибридов важно для ботанических садов как источников семян для обмена – там оказываются произрастающими вместе растения, никогда не росшие близко друг к другу, и вопрос об их возможной гибридизации (и распространении криптических гибридов под названиями родительских видов) стоит весьма остро (Smirnov et al., 2017).

Криптогибриды в таксономически сложных родах

В случае несходных видов свидетельства морфологической промежуточности и стерильности могут быть убедительными доказательствами гибридной природы растения. Но если один или оба из возможных родительских видов сходны между собой (иногда и с другими видами), отличаются единичными признаками, да еще эти признаки вариабельны, надежно установить морфологическую промежуточность бывает очень трудно, и морфология, даже вкупе со стерильностью, не может служить надежным указателем на гибридность.

У видов очень крупного (около 800 видов) и экономически важного рода *Ficus* (Moraceae), где превалируют однодомность или функциональная двудомность, часта видоспецифичная приуроченность ос-опылителей и существуют другие факторы репродуктивной изоляции, естественная гибридизация почти не была зарегистрирована и считалась скорее исключением, чем правилом (Ramirez, 1974). Кроме того считалось, что общее морфологическое сходство видов *Ficus* приводит к тому, что гибриды могут оставаться незамеченными (Janzen, 1979). Была высказана гипотеза что репродуктивная изоляция какого-либо вида *Ficus* может быть нарушена при недостаточной численности вида-опылителя, специфичного для данного вида, и такая ситуация более вероятна на островах. Было проведено исследование на островах Индонезии, где симпатрически обитали три близких вида – *Ficus septica* Burm.f., *F. fistulosa* Reinw. ex Bl., и *F. hispida* L. f. (Parrish et al., 2003). На пяти островах было собрано 22 растения с несколькими необычными для трех видов признаками. Из этих растений, судя по паттернам AFLP и по гаплотипам хлоропластной ДНК, 8 оказались

гибридами. Авторы предположили, что растения, гибридность которых не подтвердилась, в данном случае могли быть не F1, а беккроссами-интрогрессантами. На маленьком острове Окиносима (0.97 км²), в Японии, в соседстве с 2 экземплярами *F. thunbergii* Maxim., было найдено 42 растения, морфологически определяемых как *F. pumila* L. AFLP-анализ показал, что 11 из них (29%) в действительности были гибридами-интрогрессантами (Tsai et al., 2015), их уже явно можно назвать криптическими гибридами. Изучение таких гибридов у *Ficus* дает много ценных сведений о коэволюции растений и опылителей.

Очень сложная ситуация с выявлением гибридов в тех родах, где гибридизация широко распространена, виды отличаются широкой фенотипической пластичностью, и нередко параллельная эволюция признаков.

Род *Stipa* — крупный (150 видов) и таксономически сложный род злаков (Poaceae). Было исследовано распределение множества маркеров SNP, созданных на платформе DArTseq, у 302 гербарных образцов пяти переменных и широко-ареальных видов *Stipa* из разных местонахождений России и Казахстана (Baiakhmetov et al., 2021). Оказалось, что 250 образцов представляют “чистые виды”, а 52 образца — гибриды этих видов, в разных комбинациях и с разной частотой. Проведенный морфологический анализ показал, что только 5 из этих 52 образцов могли быть определены как гибриды на основе одной морфологии, то есть большинство оказалось криптогибридами разных поколений, в частности, из 15 предполагаемых гибридов F1 *S. baicalensis* × *S. krylovii*, с большой долей вероятности 6 оказались гибридами F2 (F1 × F1), одно растение возникло в результате возвратной гибридизации (F1 × *S. baicalensis*) и 5 гибридов были поздними интрогрессантами. Из 14 предполагаемых на основе морфологии гибридов F1 от скрещивания *S. capillata* × *S. krylovii*, только 6 определенно были F1, один образец оказался гибридом F2 и 7 образцов демонстрировали композитный геном, примерно соответствующий по конституции F1/F2 стадиям гибридизации. И, наконец, 13 из 14 предполагаемых гибридов первого поколения между видами *S. capillata* × *S. baicalensis* такими и оказались, одно растение демонстрировало геномный состав, средний между F1 и F2 (Baiakhmetov et al., 2021).

Особенно сложно определять гибридное или “чистокровное” происхождение объекта исследования в таксонах с упрощенной морфологией, что свойственно, в частности, многим водным растениям (*Myriophyllum*, *Batrachium*, *Potamogeton* и др.), и детальное изучение этих групп в последние годы (особенно рода *Potamogeton*) значительно расширило представления о распространении явления межвидовой гибридизации в этих родах.

В роде *Potamogeton* (Potamogetonaceae) гибриды описывались систематиками с конца XVIII века, хотя, как отмечалось, убедительных доказательств гибридной природы для большинства не было получено (Les, Philbrick 1993). Тем не менее, к концу XX века было описано уже около 50 предполагаемых межвидовых гибридов (Wiegand, Kaplan, 1998; Kaplan, Fehrer, 2006). К настоящему времени в этом роде, насчитывающем 72 вида, описано не менее 100 гибридов (Kaplan et al., 2018), причем их наличие и встречаемость неравномерны в разных регионах мира (Kaplan et al., 2009). Виды рдестов характеризуются высокой морфологической пластичностью и частой анеуплоидией, поэтому убедительно обосновать гибридное происхождение растения часто затруднительно даже у широколистных видов (секция *Potamogeton*), достаточно различных морфологически, чтобы можно было выявить растения с сочетанием таксономически значимых видоспецифичных признаков. Что касается очень сходных между собой узколистных видов (секция *Graminifolia*), у них гибриды стали находить и подтверждать только с помощью новых методов, например, применение двумерной хроматографии фенольных экстрактов доказало гибридное происхождение узколистного *Potamogeton longiligulatus* Fernald (Haynes, Williams, 1975). В случаях, когда растения с промежуточной морфологией были стерильными или почти стерильными, им присваивали видовой статус (нотовидов) (например: Hellquist, Crow, 1986). Позднее доказывать гибридную природу предполагаемых гибридов стали, используя иммуно-ферментный анализ (Hettiarachchi, Triest, 1991; Hollingworth et al., 1995). Применение молекулярных методов показало, что родителями некоторых общепризнанных гибридов *Potamogeton* являются не те виды, которые ранее ими считались (по-видимому, на основе морфологических аргументов), а совсем другие, при этом иногда гибриды не растут рядом с возможными родителями (Kaplan, Fehrer, 2011; Zalewska-Gałosz et al., 2018).

Восток Северной Америки — регион наибольшего видового разнообразия рдестов. При сборе образцов были найдены растения, несколько отличающиеся от типичных образцов всех видов, таксономически неясные морфотипы. Использование молекулярных маркеров (ITS) позволило выявить и описать четыре новых гибрида, три из которых внешним обликом походили на одного из родителей (Kaplan et al., 2009). Аддитивность последовательностей ITS и *rbcL* позволила доказать присутствие в Китае пяти вариантов межвидовых гибридов *Potamogeton*, причем одна комбинация *P. distinctus* × *P. gramineus* для этого рода бы-

ла описана впервые. Авторы отмечают, что гибрид *P. distinctus* × *P. nodosus* морфологически не отличался от одного из родительских видов (Du et al., 2010).

В работе, посвященной исследованию эндемика Флориды, редкого и охраняемого вида *Potamogeton floridanus* Small, который авторы называют “таинственным” (Kaplan et al., 2018), они описывают его таксономическую историю, начавшуюся в 1886 г. Его считали и самостоятельным видом, и незрелой формой другого вида, *P. natans* L., отождествляли с азиатским или австралийским видами. Неоднократно предлагались гипотезы, что это гибрид, и в качестве родительских предполагали 4 вида, произрастающих в той же местности, но морфология и анатомия давали неубедительные свидетельства родства, и вид считали “таксономически неясным”. Анализ последовательностей ITS и хлоропластного межгенного спейсера *trnT*–*trnL* показал, что этот таксон – гибрид *P. pulcher* Tuckerm. и *P. oakesianus* W. Robbins, причем второй вид не встречается близко от ареала *P. floridanus* (Kaplan et al., 2018).

NGS-секвенирование многократно повторенных генов оказалось эффективным инструментом для исследования происхождения гибридогенных таксонов, в том числе криптических гибридов. Этот подход был использован при исследовании водных макрофитов Евразии из рода *Sparganium* (Typhaceae) (Belyakov et al., 2022). Виды рода отличаются высокой фенотипической пластичностью и, как полагали, способны образовывать межвидовые гибриды, однако насколько распространена межвидовая гибридизация в роде, было не ясно. Авторы изучили разнообразие рДНК 15 таксонов *Sparganium*, включая как морфологически хорошо идентифицированные виды и подвиды, так и растения, демонстрирующие промежуточную морфологию между двумя видами (т.е. вероятные гибриды). Авторы показали, что состав риботипов в геноме морфологически промежуточных форм во всех случаях подтвердил их гибридное происхождение и позволил определить наиболее вероятных предков гибридов. Было показано также, что даже хорошо идентифицируемые “морфологические” виды могут иметь в своих геномах признаки гибридного происхождения. Было показано, что в морфологически полиморфном виде *S. emersum* Rehmann европейские образцы с одной стороны, и прибайкальские, китайские и дальневосточные образцы с другой, имеют разный набор риботипов, разное происхождение. Следовательно, предложенное Н.Н. Цвелевым выделение последних в особый вид *S. rothertii* имеет все основания (Belyakov et al., 2022). Растения, по таксономически значимым признакам определяемые как *S. probatovae*, собранные в разных частях ареала этого вида, как оказалось, имеют разные субгеномы, разное про-

исхождение и, с филогенетической точки зрения, не могут относиться к одному виду. Каждый из них прошел через несколько раундов разнонаправленных межвидовых гибридизаций и их морфологическое сходство “*S. probatovae*” случайно (Belyakov et al., 2022).

Еще одна таксономически сложная группа водных видов и гибридов, трудных для определения – секция *Batrachium* рода *Ranunculus*, в ней для точного установления гибридной природы некоторых образцов и их возможных родителей оказалось возможно использование цитогенетических (Prančl et al., 2018) и молекулярных (Butkuvienė et al., 2020) методов. В другом водном роде, *Callitriche* (Plantaginaceae), включающем около 60 видов, до внедрения молекулярных методов был найден и описан лишь один гибрид, триплоидный *C. × vigena* (*C. cophocarpa* Sendtn × *C. platycarpa* Kütz.) (Martinsson, 1991). Но при массовом анализе образцов и применении молекулярных маркеров и цитогенетических методов были найдены новые гибриды (Prančl et al., 2014; 2020). Род *Ruppia* (Ruppiaceae) – небольшой, около 10 видов, но и в нем таксономия осложнена отсутствием ясных дифференцирующих признаков. В результате исследования разнообразия видоспецифичных микросателлитов хлоропластных маркеров в геномах растений видов *R. maritima* L. и *R. spiralis* (Petagna) Grande из 20 симпатрических популяций (по 30 растений в выборке) в нескольких популяциях были найдены беккроссы и гибриды поздних поколений, морфологически сходные с родительскими видами, хотя гибридов недавнего происхождения не было обнаружено (Beirinckx et al., 2020).

Еще 25 лет назад постулировалось, что в водной (морской) среде случаи гибридизации в группе растений и водорослей зарегистрированы значительно реже (6 против 94%), чем среди животных (Gardner, 1997, цит. по Borkin, Litvinchuk, 2013⁸). Но это было незадолго до того, как стали широко использовать молекулярные методы идентификации гибридов. Возможно, у водных видов криптогибриды преобладают, и по мере их выявления это соотношение изменится.

Криптогибриды между редким и обычным видами

Бывают случаи, когда среди образцов редкого вида растений встречаются такие экземпляры, которые имеют признаки интрогрессии. Чаше всего это обнаруживается в смешанных популяциях или даже на границе ареалов. Выявление та-

⁸ [Borkin, Litvinchuk] Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. 2013. Гибридизация, видообразование и систематика животных. – Труды Зоологического института РАН. Приложение 2: 83–139.

ких случаев имеет большое значение при охране редких видов, а также должно учитываться при поддержании коллекций в ботанических садах и при сборе семян для делектуса, поскольку неконтролируемая интрогрессивная гибридизация между редким и более распространенным видами может вести к фактическому замещению популяции редкого вида или загрязнению живой коллекции ботанического сада посредством генетической ассимиляции или замены генофонда редкого вида генофондом обычных видов.

В качестве примера приведем результаты исследования сосен в Пиренеях — массового и широко распространенного в Европе *Pinus sylvestris* L. и более редкого в тех местах *P. uncinata* Ramond. Эти виды иногда образуют гибриды, в морфологии которых сочетаются признаки родительских видов. В работе Jasińska et al. (2010) было проведено сравнительное исследование 17 морфологических и анатомических признаков и паттернов PCR-RFLP-маркеров района *trnL*–*trnF* генома хлоропластов у 240 растений из 8 изолированных и смешанных популяций (в выборке было по 30 экземпляров растений из каждой популяции), при этом явно гибридные растения с промежуточной морфологией в анализ не брали. Анализ ДНК показал, что все растения из изолированных популяций и большинство из смешанных обладали гаплотипом одного или другого “морфологического” вида. Но в одной, самой южной, смешанной популяции сосен в Сьерра-де-Гудар четыре растения с морфологией *P. sylvestris* обладали, между тем, хлоропластным геномом *P. uncinata*, и, авторы полагают, что они представляют собой криптические гибриды (Jasińska et al., 2010).

На севере Евразии и Сев. Америки и в Гренландии встречаются два вида рода *Pyrola* (Ericaceae) — часто встречающийся *P. grandiflora* Radius и редкий *P. minor* L. С целью проверить вероятность замещения редкого вида обычным были подобраны видоспецифичные SNPs в ISSR-локусах ядерной и полиморфные сайты в 6 локусах хлоропластной ДНК, и протестированы растения из 10 популяций (по 20 растений) из разных мест ареала (Beatty et al., 2009). При этом в Гренландских популяциях были визуально гибридные растения, а в канадских их не было. Анализ ядерных SNPs подтвердил предположение, что все растения с “промежуточной” морфологией были гибридами. Но, кроме того, некоторые из растений, морфологически выглядевшие как типичные *P. minor*, из гренландских популяций, и все исследованные *P. minor* из Канады, показали следы интрогрессии в их геном аллелей, типичных для вида *P. grandiflora*. Анализ SNPs хлоропластов показал, что эта гибридизация была односторонней, и что гибриды возникали в результате опыления *P. minor* пыльцой более распространенного вида

P. grandiflora (Beatty et al., 2009). Таким образом, не только подтвердилась гибридная природа “морфологически” гибридных растений, но и показано, что все морфологически “чистые” *P. minor* исследованных популяций Канады несут следы интрогрессии — они криптические гибриды.

При исследовании внутри-индивидуального полиморфизма ядерных ITS у растений другой пары видов, из рода *Pulmonaria* (Boraginaceae), из которых один — обычный *P. obscura* Dumort., а другой — редкий *P. angustifolia* L., из смешанных популяций с территорий Эстонии, Латвии и Польши, оказалось, что гибридными являются не только сравнительно немногочисленные экземпляры с промежуточной морфологией, но и все растения, которые при сборе отнесли к *P. angustifolia* (Kook et al., 2015). Анализ SNPs у более тысячи образцов из 27 симпатрических популяций многочисленного вида *Saxifraga spathularis* Brot., редкого *S. hirsuta* L. и их гибрида *S. × polita* в Ирландии показал, что большинство растений, морфологически выглядящих как *S. hirsuta*, являются криптическими гибридами (Beatty et al., 2015). При этом интрогрессия у этого вида является преимущественно односторонней, и процесс зависит от плотности каждого вида в популяциях. Примеры криптических гибридов, когда редкий вид, сосуществующий с видами распространенными, оказывался генетическим интрогрессантом, были найдены в родах *Primula* (Ma et al., 2019), *Protea* (Mitchell, Holsinger, 2018) и других.

Приведенные примеры убедительно, как кажется, показывают, что процессы гибридизации и интрогрессии представляют опасность для редких видов, они могут быть замещены гибридными роями (Levin et al., 1996). В качестве мероприятий по охране редких видов все чаще предпринимается транслокация — перенос растений на новое подходящее место, менее затронутое антропогенными воздействиями. Перед этим необходимо убедиться, что переносимым видам не угрожает гибридизация с аборигенными близкими видами, в результате чего редкий вид может исчезнуть. Для этого нужно удостовериться в отсутствии криптической гибридизации.

Криптические гибриды у инвазионных растений

Значительная часть сообщений о нахождении криптических гибридов появилась в результате изучения инвазионных видов. Нередко инвазионные виды гибридизируют с близкими аборигенными, а при инвазии двух видов, не гибридизирующих на родине (иногда ввиду неперекрывающихся ареалов), случается, что в новых условиях они начинают гибридизировать.

Среди инвазионных растений Америки одно из самых агрессивных – *Tamarix* (Tamaricaceae). Род Старого Света, но несколько видов с XIX века завозились в США для закрепления песков и в декоративных целях (Bean, Dudley, 2018). Растениям этого рода присущи и перекрестное, и самоопыление, пыльцу разносит ветер и многие виды насекомых, семена мелкие и их множество, может размножаться вегетативно. Попав в подходящий климат и на подходящие почвы, тамариск начал активно размножаться и занимать большие территории. Насекомых-врагов там не оказалось, и распространение тамариска стало приводить к экологическим бедствиям библейского масштаба – обмелению рек, пожарам, засолению, исчезновению аборигенных видов растений и животных. Изучение показало, что в США имеется несколько инвазионных видов тамариска, при этом некоторые морфологически столь сходны, что не все систематики признают их самостоятельность. Некоторые виды слабо различаются и генетически – пришлось подбирать вариабельные участки генома, чтобы выявить различия. Интенсивное изучение гибридизации было вызвано практической необходимостью. Было замечено, что поедающий листья тамариска средиземноморский жук-листоед, которого завезли и использовали как средство биоконтроля, хорошо справляется не со всеми видами тамариска (DeLoach et al., 2003).

Исследование низкокопийного интрона гена фосфоенолпируват карбоксилазы у 269 растений из двух наиболее агрессивных и морфологически сходных инвазионных видов *T. ramosissima* Ledeb. и *T. chinensis* Lour. из разных районов Евразии и Сев. Америки выявило 58 гаплотипов, из которых лишь 4 общих для Евразии и Америки, а преобладающим генотипом в Америке оказался гибридный, морфологически криптический, нашлись и криптические гибриды иного происхождения (Gaskin, Schaal, 2002). Гибриды видов *T. ramosissima* и *T. chinensis*, морфологически неотличимые от родителей, были обнаружены в большом количестве (до 45%) и в Южной Африке (Mayonde et al., 2016), тогда как в местах их происхождения, в Азии, их гибриды были неизвестны (Gaskin, Schaal, 2003).

Криптическая гибридизация между видами, не гибридизирующими на родине, была найдена и у евразийских льнянок. Два вида – *Linaria vulgaris* Mill. и *L. dalmatica* (L.) Mill. (Plantaginaceae) имеют на родине разобщенные ареалы и не гибридизируют, а в Америке стали гибридизировать. Анализ сайтов рестрикции у 74 растений из 17 популяций из 8 штатов, большинство из Колорадо и Монтаны, где распространены оба вида и гибриды, показал, что наряду с гибридными растениями, демонстрирующими морфологическую промежуточность, в некоторых популяциях встречаются криптогибриды, морфологически неотличимые от *Linaria dalmatica* (Boswell et al., 2016).

Два вида рода *Wisteria* (Fabaceae) – *W. sinensis* (Sims) Sweet из Китая и *W. floribunda* (Willd.) DC из Японии были интродуцированы в США в начале XIX века, натурализовались в юго-восточной части страны и числятся инвазионными в 15 штатах. На родине ареалы этих видов не перекрываются, виды не гибридизируют, дифференцирующие признаки (главные – опушение плодов и направление закручивания лозы) удобны в работе, и диагностика видов не вызывает труда. Однако в Америке, где виды часто растут вместе, картина другая, плоды почти у всех растений опушенные, и лоза обоих видов может закручиваться как по часовой стрелке, так и против. Анализ ядерных ISSR маркеров и хлоропластных маркеров – гена *trnL* и межгенного спейсера *trnL–trnF* – показал, что в 24 из 25 исследованных смешанных популяций присутствуют преимущественно гибридные растения, т.е. почти все натурализовавшиеся растения – интрогрессивные гибриды (Trusty et al., 2007).

Сибирский ильм *Ulmus pumila* L., был завезен в США в начале XIX века, использовался там для селекционной работы, стал инвазионным видом и распространился на территориях 41 штата. Проведенное исследование множества экземпляров, морфологически соответствовавших “чистому” виду *U. pumila* из популяций разного возраста, показало, что, судя по результатам молекулярного анализа 13 микросателлитных локусов, популяции *U. pumila* включали от 4 до 53% гибридов этого вида с аборигенным видом *U. rubra* Muhl. (Zalapa et al., 2010).

В Калифорнии (США) был распространен аборигенный вид злаков *Spartina foliosa* Trin., а в 1970-х годах туда был интродуцирован другой американский вид, *S. alterniflora* Loes., быстро ставший преобладающим в этом регионе благодаря целому ряду признаков, в том числе более высокому репродукционному потенциалу. При этом гибрид обоих видов *S. foliosa* × *S. alterniflora* долгое время не был распознан из-за перекрывания морфологических признаков, хотя, как показали более поздние генетические исследования, именно гибриды проявили высокую инвазионность в данном регионе (Ayres et al., 1999; 2008).

Среди инвазионных растений немало водных и прибрежных. Активным инвазионным гибридом является *Typha* × *glauca* (*T. latifolia* × *T. angustifolia* L.), имеющий морфологически промежуточные признаки, но весьма вариабельный. Чтобы надежно отличать его от родительских видов (особенно от инвазионного *T. angustifolia*) привлекали до 15 качественных признаков (Kuehn, White, 1999). По результатам морфологического анализа гибридные растения выглядели как гибридный рой из гибридов разных поколений, но использование молекулярного RAPD анализа показало, что в основном это F1 гибриды, отличаю-

щиеся по взятым молекулярным маркерам от “чистого” *T. angustifolia* (Kuehn et al., 2000).

Евразийско-североафриканский вид *Myriophyllum spicatum* L. (Haloragaceae), заселившись на северо-американский континент, как считают, с 1940-х годов, начал гибридизировать с местным видом *M. sibiricum* Kom., гибрид стал активно распространяться, но так как он был морфологически сходен с родительским видом *M. spicatum*, да и все три таксона весьма похожи, далеко не сразу обратили внимание на существование гибрида (Moody, Les, 2002) и установили его инвазионное превосходство (Glisson, Larkin, 2021). Генетические методы обеспечивают более надежное опознавание гибридов *Myriophyllum* (Moody, Les, 2007 — ITS район; LaRue et al., 2013 — AFLP; Taylor et al., 2017 — микросателлитные маркеры).

Приведенные выше примеры показывают, что современные методы молекулярно-генетического анализа обеспечивают своевременное распознавание и эффективную диагностику криптических гибридов у инвазионных видов, что несомненно имеет очень большое природоохранное и хозяйственное значение.

Криптические гибриды — аллополиплоиды

Обнаружение криптогибридов происходит и при исследованиях аллополиплоидов, которые по определению являются гибридами, и до последнего времени свидетельством их происхождения считалось некоторое морфологическое несходство с соответствующим диплоидом (напротив — для автополиплоидов — сходство). Однако, когда стали применять молекулярные подходы, оказалось, что морфология — не всегда надежный свидетель. Некоторые виды, считавшиеся автополиплоидами, оказались аллополиплоидами и наоборот, т.е. и тут присутствует криптическая гибридизация, без морфологических свидетельств.

Аллополиплоидное (гибридное) происхождение тетраплоида, морфологически неотличимого от одного из диплоидных родителей и считавшегося его автополиплоидом, было найдено у *Mimulus guttatus* Fisch. ex DC (Phrymaceae) (Sweigart et al., 2008). Другим примером может служить всем известный вид крестоцветных *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. Это космополитный, морфологически полиморфный и фенотипически пластичный вид с запутанной таксономией (полагали, что это один вид с двумя уровнями пloidности или 3–4 разных вида) и самоопылением, т.е. объект, доказать участие которого в событиях межвидовой гибридизации экспериментально затруднительно. Только анализ полных геномов выявил недавнее аллополиплоидное, т.е. гибридное, происхождение тетраплоидного генома (Douglas et al., 2015).

Наиболее ярким случаем выявления криптического гибрида, поменявшим представления об отношениях трех цитотипов, стал злак *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv., который долго считался единственным однолетним видом в роде и классическим примером автополиплоидной серии в пределах одного вида с тремя цитотипами ($2n = 10, 20, 30$). Эти цитотипы встречаются как в смешанных популяциях, так и по отдельности. Из-за маленького генома и короткого жизненного цикла *B. distachyon* сделали модельным видом для исследования пищевых, кормовых и биотопливных злаков. Был запущен специальный проект International Brachypodium Initiative, вид был исследован с привлечением морфометрии, цитогенетики и ядерных и хлоропластных маркеров, геном полностью секвенирован (IBI, 2010). Цитогенетики показали, что диплоидный и тетраплоидный цитотипы обладают разными геномами, и то, что считалось автотетраплоидом, на самом деле — другой диплоидный вид, а предполагавшийся гексаплоид на самом деле — аллотетраплоид, возникший в результате объединения двух диплоидных видов с разными хромосомными числами (Catalán et al., 2012). Морфометрический анализ подтвердил эти результаты, были описаны два новых вида *B. stacei* Catalán, Joch. Müll., Mur et Langdon и *B. hybridum* Catalán, Joch. Müll., Mur et Langdon (Catalán et al., 2012) и позднее скрещиванием двух диплоидных видов был получен синтетический гибрид, очень схожий с природным видом (Dinh Thi et al., 2016).

Повторный морфометрический анализ криптогибридов

Более пристальное морфологическое исследование образцов криптических или неявных гибридов, выявленных молекулярными методами, применение морфометрии, часто позволяет найти и морфологические, количественные или микроскопические (анатомические), признаки, подтверждающие гибридную природу данных растений, хотя это удается не всегда. После того как Haynes and Williams (1975), используя двумерную хроматографию фенольных экстрактов, показали гибридное происхождение узколистного *Potamogeton longiligulatus* от *P. strictifolius* и *P. zosteriformis*, более тщательное морфологическое исследование дополнительных экземпляров помогло найти у гибрида промежуточные морфологические признаки родителей и был описан нотовид *P. × haynesii* (Hellquist, Crow, 1986). Лишь очень внимательное изучение, в том числе в развитии, северо-американских гибридов *Potamogeton × aemulans* (*P. bicupulatus* × *P. epiphydrus*), *P. × mirabilis* (*P. gramineus* × *P. oakesianus*), *P. × versicolor* (*P. epiphydrus* × *P. perfoliatus*), *P. × absconditus* (*P. perfoliatus* × *P. richardsonii*), выявленных по молекуляр-

ным признакам, и сравнение с предполагаемыми родителями, позволило найти диагностические морфологические признаки этих гибридов (Kaplan et al., 2009). Специальное морфометрическое исследование показало, что промежуточными значениями обладали некоторые количественные морфологические признаки (Kaplan et al., 2009).

Сложным для определения по морфологическим признакам является инвазионный гибрид *Typha × glauca*, для надежного отличия его от родительских видов (особенно от инвазионного *T. angustifolia*) привлекали 15 качественных признаков (Kuehn, White, 1999). Дополнительный морфологический и дискриминантный анализ выборок, сформированных по результатам сравнительного анализа молекулярных маркеров, позволил авторам предложить несколько ранее не использовавшихся морфологических признаков для различения гибрида и родителей (Kuehn, White, 1999), хотя авторы последующих работ полагали, что генетический анализ более надежен (Ciotir, Freeland, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Криптические гибриды в ботанике, по определению, это растения, возникшие в результате межвидовой гибридизации, но морфологически не отличимые от одного из своих предков. Это не является неожиданным – в конце концов, еще Кельрейтером (1766) было показано, что потомство от возвратных скрещиваний гибридов первого поколения с каждым следующим актом возвратного скрещивания все больше и больше похоже на родительский вид и в следующих поколениях от него неотличимо. Наконец, о чем, как не о криптических гибридах говорит I закон Менделя – закон единообразия первого поколения при скрещивании “чистых” линий, и открытый Менделем феномен доминирования лежит в основе как законов расщепления в генетическом эксперименте, так и наследования морфологических признаков у природных криптических межвидовых гибридов.

Строго говоря, криптический гибрид воспринимается нами как “криптический” только потому, что зрение – наше главное чувство у приматов (Dominy et al., 2004). Crypticity can be defined only according to our visual performance – писал G. Jones (1997). Иные субъекты биоты, животные и растения, морфологические, структурные и физиологические гиаусы между видами и гибридами видят в ином “свете”. И в этом смысле принципиальной разницы между “морфологически-определенными” и криптическими гибридами нет. Раскрытие скрытого за морфологическим сходством биоразнообразия криптических видов и криптических гибридов с помощью генетиче-

ских, физико-химических, молекулярно-генетических, метаболомных подходов всего лишь отражает развитие аналитических возможностей человека с использованием технологических возможностей XX и XXI века (Liebeke et al., 2014; Lukhtanov, 2019; Wang et al., 2022). Практическая необходимость подобных исследований очевидна: человечество в условиях локальных мальтузианских кризисов, интенсивной экономики и глобальных экологических изменений вынуждено бороться с одними растениями и защищать, сохранять, размножать и распространять другие, изобретая и используя все новые и новые методы исследования и контроля. Исследование криптических гибридов – лишь частный случай нашего этапа изучения и освоения биоразнообразия.

После успехов в сравнительной геномике можно с уверенностью сказать, что межвидовая гибридизация – основной или один из основных путей видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений (Rodionov et al., 2020⁹, 2022¹⁰). Естественным этапом в этом процессе является появление в природных популяциях гибридов первого и последующих поколений гибридов – возникающих с той или иной частотой интрогрессантов. Среди них лишь незначительную часть составляют особи, в морфологических характеристиках которых сочетаются признаки “хороших” видов. Большая часть существующих в природных популяциях особей – в большей или меньшей степени удаленные потомки межвидовых скрещиваний – криптические гибриды – подводная часть айсберга, огромная и малоизученная доля биоразнообразия, дающая все новый и новый материал для естественного отбора и эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

см. References

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания 122011800672-6 Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

⁹ Родионов А.В. 2022. Тандемные дубликации генов, эуплоидия и вторичная диплоидизация – генетические механизмы видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений. – Turczaninowia. 25 (4): 87–121. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.4.12>

¹⁰ Родионов А.В., Шнеер В.С., Гнутиков А.А., Носов Н.Н., Пунина Е.О., Журбенко П.М., Лоскутов И. Г., Муравенко О.В. 2020. Диалектика видов: от исходного единообразия, через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию. – Бот. журн. 105 (9): 835–853. <https://doi.org/10.31857/S0006813620070091>

CRYPTOHYBRIDS IN PLANTS: UNDERWATER PART OF THE ICEBERG

V. S. Shneyer^{a, #}, E. O. Punina^a, V. V. Domashkina^{a, b}, and A. V. Rodionov^a

^aKomarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^bSt. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

[#]e-mail: shneyer@rambler.ru

Interspecific hybridization is widespread in plants and is the most important factor in their evolution. For a long time, the main criterion for the hybrid origin of a plant was considered to be the morphological intermediacy of noticeable external characters. However, as the methods of chemistry and molecular biology are introduced into systematics and larger samples are studied, the researches increasingly identify the plants which are chemically and genetically hybrid, but are outwardly indistinguishable from the hypothetical parents or have an unusual combination of traits that does not allow us to recognize the hybridity and the parents by morphology.

Subsequent closer study of such identified “molecular hybrids” with application of morphometry often makes it possible to find morphological, often quantitative or microscopic characteristics which confirm the hybrid nature of these plants as well. Identification and study of cryptic hybrids is important for the systematics of complex taxonomic groups with wide phenotypic plasticity, with a large number of similar species, and simplified morphology. It helps to better understand the conditions under which hybridization can occur, and is important in practical terms, especially for the control of invasive species, for the protection of rare and endangered species, etc.

Keywords: cryptohybrids, plants, interspecies hybridization, morphological intermediacy of characters, “molecular hybrids”

ACKNOWLEDGMENTS

The study was conducted in the framework of the Institutional research project 122011800672-6 of the Komarov Botanical Institute of RAS.

REFERENCES

- Alston R.E., Turner B.L., Lester R.N., Horne D. 1962. Chromatographic Validation of Two Morphologically Similar Hybrids of Different Origins. — *Science*. 137 (3535): 1048–1050.
<https://doi.org/10.1126/science.137.3535.1048>.
- Ayres D.R., Garcia-Rossi D., Davis H.G., Strong D.R. 1999. Extent and degree of hybridization between exotic (*Spartina alterniflora*) and native (*S. foliosa*) cordgrass (Poaceae) in California, USA determined by random amplified polymorphic DNA (RAPDs). — *Molec. Ecol.* 8 (7): 1179–1186.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00679.x>
- Ayres D.R., Zaremba K., Sloop C.M., Strong D.R. 2008. Sexual reproduction of cordgrass hybrids (*Spartina foliosa* × *alterniflora*) invading tidal marshes in San Francisco Bay. — *Diversity and Distributions*. 14: 187–195.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00414.x>
- Baiakhmetov E., Ryzhakova D., Gudkova P.D., Nobis M. 2021. Evidence for extensive hybridization and past introgression events in feather grasses using genome-wide SNP genotyping. — *BMC Plant Biol.* 21: 505.
<https://doi.org/10.1186/s12870-021-03287-w>
- Bateman R.M., Murphy A.R.M., Tattersall B.G. 2017. × *Dactyloдения lacerta* (Orchidaceae): a morphologically cryptic hybrid orchid new to science from the Lizard Peninsula, Cornwall. — *New Journal of Botany*. 7 (2–3): 64–77.
<https://doi.org/10.1080/20423489.2017.1408189>
- Bean D., Dudley T. 2018. A synoptic review of *Tamarix* bio-control in North America: tracking success in the midst of controversy. — *BioControl*. 63 (3): 361–376.
- Beatty G.E., Barker L., Chen P.-P., Kelleher C.T., Provan J. 2015. Cryptic introgression into the kidney saxifrage (*Saxifraga hirsuta*) from its more abundant sympatric congener *Saxifraga spathularis*, and the potential risk of genetic assimilation. — *Ann. Bot.* 115 (2): 179–86.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu226>.
- Beatty G.E., Philipp M., Provan J. 2009. Unidirectional hybridization at a species' range boundary: implications for habitat tracking. — *Diversity and Distributions*. 16 (1): 1–9.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00616.x>
- Beirincx L., Vanschoenwinkel B., Triest L. 2020. Hidden Hybridization and Habitat Differentiation in a Mediterranean Macrophyte, the Euryhaline Genus *Ruppia*. — *Front. Plant Sci.* 11: 830.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00830>
- Belyakov E.A., Mikhaylova Y.V., Machs E.M., Zhurbenko P.M., Rodionov A.V. 2022. Hybridization and diversity of aquatic macrophyte *Sparganium* L. (Typhaceae) as revealed by high-throughput nrDNA sequencing. — *Scientific Reports*, 12 (1): 1–12.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-25954-0>

- Bentham G., Hooker J. 1862–1887. *Genera plantarum*. Londini. Vol. 1–3.
- Borkin L.Ya., Litvinchuk S.N. 2013. Gibrizatsiya, vido-obrazovaniye i sistematika zhivotnykh. [Animal hybridization, speciation and systematics] – Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN. Prilozheniye 2: 83–139.
- Boswell A., Sing S.E., Ward S.M. 2016. Plastid DNA Analysis Reveals Cryptic Hybridization in Invasive Dalmatian Toadflax (*Linaria dalmatica*) Populations. – *Invasive Plant Science and Management*. 9: 112–120. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-16-00003.1>
- Buck R., Hyasat S., Hossfeld A., Flores-Renteria L. 2020. Patterns of hybridization and cryptic introgression among one- and four-needled pinyon pines. – *Ann. Bot.* 126: 401–411. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa045>
- Butkuvienė J., Sinkevičienė Z., Naugžemys D., Žvingila D., Skridaila A., Bobrov A.A. 2020. Genetic Diversity of Aquatic *Ranunculus* (*Batrachium*, Ranunculaceae) in One River Basin Caused by Hybridization. – *Plants*. 9: 1455. <https://doi.org/10.3390/plants9111455>
- Catalán P., Müller J., Hasterok R., Jenkins G., Mur L.A., Langdon T., Betekhtin A., Siwinska D., Pimentel M., López-Alvarez D. 2012. Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*. – *Ann. Bot.* 109 (2): 385–405. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr294>
- Ciotir C., Freeland J.R., 2016. Cryptic intercontinental dispersal, commercial retailers, and the genetic diversity of native and non-native cattails (*Typha* spp.) in North America. – *Hydrobiologia*. 768: 137–150.
- DeLoach C.J., Lewis P.A., Herr J.C., Carruthers R.I., Tracy J.L., Johnson J. 2003. Host specificity of the leaf beetle, *Diorhabda elongata deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae) from Asia, a biological control agent for saltcedars (*Tamarix*: Tamaricaceae) in the Western United States. – *Biological Control*. 27 (2): 117–147.
- Desjardins S.D., Leslie A.L., Stace C.A., Schwarzacher T., Bailey J.P. 2015. Intergeneric hybridisation between *Berula erecta* and *Helosciadium nodiflorum* (Apiaceae). – *Taxon*. 64 (4): 784–794.
- Dinh Thi V.H., Coriton O., Le Clainche I., Arnaud D., Gordon S.P., Linc G., Catalán P., Hasterok R., Vogel J.P., Jahier J., Chalhoub B. 2016. Recreating stable *Brachypodium hybridum* allotetraploids by uniting the divergent genomes of *B. distachyon* and *B. stacei*. – *PLoS One*. 11 (12): e0167171. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167171>
- Dominy N.J., Ross C.F., Smith T.D. 2004. Evolution of the special senses in primates: past, present, and future. – *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 281 (1): 1078–1082.
- Douglas G.M., Gos G., Steige K.A., Salcedo A., Holm K., Josephs E.B., Arunkumar R., Ågren J.A., Hazzouri K.M., Wang W., Platts A.E., Williamson R.J., Neuffer D., Lascoux M., Slotte T., Wright S.I. 2015. Hybrid origins and the earliest stages of diploidization in the highly successful recent polyploid *Capsella bursa-pastoris*. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 112(9): 2806–2811. <https://doi.org/10.1073/pnas.1412277112>
- Du Z.-Y., Yang C.-F., Chen J.-M., Guo Y.-H., Kadiri A.B. 2010. Using DNA-based techniques to identify hybrids among linear-leaved *Potamogeton* plants collected in China. – *Journal of Systematics and Evolution* 48 (4): 265–270. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2010.00089.x>
- Ellstrand N.C., Whitkus R., Rieseberg L.H. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 97: 7043–7050.
- Ferguson D., Sang T. 2001. Speciation through homoploid hybridization between allotetraploids in peonies (*Paeonia*). – *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98(7): 3915–3919.
- Focke W.O. 1881. *Die Pflanzen-Mischlinge: Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse*. – Berlin. 578 S.
- Gaskin J.F., Schaal B.A. 2002. Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range. – *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99(17): 11256–11259. https://doi.org/10.1073_pnas.132403299
- Gaskin J.F., Schaal B.A. 2003. Molecular Phylogenetic Investigation of U.S. Invasive *Tamarix*. – *Syst. Bot.* 28(1): 86–95. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-28.1.86>
- Gleason H.A., Cronquist A. 1963. *Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada*. Van Nostrand Company, Princeton, NJ. 810 p.
- Glisson W., Larkin D.J. 2021. Hybrid watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* × *Myriophyllum sibiricum*) exhibits traits associated with greater invasiveness than its introduced and native parental taxa. – *Biological Invasions* 23(8): 2417–2433. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02514-7>
- Gnutikov A.A., Nosov N.N., Koroleva T.M., Punina E.O., Probatova N.S., Shneyer V.S., Rodionov A.V. 2022a. Origin of the Rare Hybrid Genus × *Trisetokoeleria* Tzvelev (Poaceae) According to Molecular Phylogenetic Data – *Plants*. 11(24): 3533.
- Gnutikov A.A., Nosov N.N., Loskutov I.G., Machs E.M., Blinova E.V., Probatova N.S., Langdon T., Rodionov A.V. 2022b. New insights into the genomic structure of the oats (*Avena* L., Poaceae): intragenomic polymorphism of ITS1 sequences of rare endemic species *Avena bruhnsiana* Gruner and its relationship to other species with C-genomes – *Euphytica*. 218: 3. <https://doi.org/10.1007/s10681-021-02956-z>
- Haynes R.R., Williams D.C. 1975. Evidence for the hybrid origin of *Potamogeton longiligulatus* (Potamogetonaceae). – *Michigan Bot.* 14: 94–100.
- Hellquist C.B., Crow G.E. 1986. *Potamogeton* × *haynesii* (Potamogetonaceae), a new species from northeastern North America. – *Brittonia*, 38(4): 415–419.
- Hettiarachchi P., Triest L. 1991. Isozyme polymorphism in the genus *Potamogeton* (Potamogetonaceae). – *Opera Bot. Belg.* 4: 87–114.
- Hill M.O., Preston C.D., Roy D.B. 2004. PLANTATT: attributes of British and Irish plants: status, size, life history, geography and habitats. Huntingdon: Centre for Ecology and Hydrology. 72 p.

- Hollingsworth P.M., Preston C.D., Gornall R. J. 1995. Isozyme evidence for hybridization between *Potamogeton natans* and *P. nodosus* (Potamogetonaceae) in Britain. — Bot. J. Linn. Soc. 117: 59–69.
- IBI. 2010. Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon*. — Nature. 463: 763–768.
<https://doi.org/10.1038/nature08747>
- Isoda K., Shiraishi S., Watanabe S., Kitamura K. 2000. Molecular evidence of natural hybridization between *Abies veitchii* and *A. homolepis* (Pinaceae) revealed by chloroplast, mitochondrial and nuclear DNA markers. — Mol. Ecol. 9 (12): 1965–1974.
- Janzen D.H. 1979. How to Be a Fig. — Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 13–51.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.000305>
- Jasińska A.K., Wachowiak W., Muchewicz E., Boratyńska K., Montserrat J.M., Boratyński A. 2010. Cryptic hybrids between *Pinus uncinata* and *P. sylvestris*. — Bot. J. Linn. Soc. 163: 473–485.
- Jeffrey E.C. 1915. Some fundamental morphological objections to the mutation theory of de Vries. — The Amer. Nat. 49 (577): 5–121.
- Jones G. 1997. Acoustic signals and speciation: the roles of natural and sexual selection in the evolution of cryptic species. — Advances in the Study of Behaviour, 26: 317–354.
- Kaplan Z., Fehrer J. 2006. Comparison of natural and artificial hybridization in *Potamogeton*. — Preslia 78: 303–316.
- Kaplan Z., Fehrer J. 2011. Erroneous identities of *Potamogeton* hybrids corrected by molecular analysis of plants from type clones. — Taxon. 60 (3): 758–766.
<https://doi.org/10.1002/tax.603011>
- Kaplan Z., Fehrer J., Bamasová V., Hellquist C.B. 2018. The endangered Florida pondweed (*Potamogeton floridanus*) is a hybrid: Why we need to understand biodiversity thoroughly. — PLoS ONE 13 (4): e0195241.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195241>
- Kaplan Z., Fehrer J., Hellquist C.B. 2009. New hybrid combinations revealed by molecular analysis: The unknown side of North American pondweed diversity (*Potamogeton*). — Syst. Bot. 34: 625–642.
<https://doi.org/10.1600/036364409790139745>
- Kartzinel R.Y., Spalink D., Donald M., Waller D.M., Givnish T.J. 2016. Divergence and isolation of cryptic sympatric taxa within the annual legume *Amphicarpea bracteata*. — Ecology and Evolution. 6 (10): 3367–3379.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2134>
- Kellogg E.A., Appels R., Mason-Gamer R.J. 1996. When genes tell different stories: the diploid genera of Triticeae (Gramineae). — Syst. Bot. 21 (3): 321–347.
- Khlestkina E.K. 2013. Molekulyarnyie markery v geneticheskikh issledovaniyakh i v selektsii [Molecular markers in genetical researches and in selection]. — Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. 17 (4): 1044–1054.
- Kölreuter J.G. 1761–1766. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen. Leipzig. 420 S.
- Komarov V.L. 1940. Ucheniye o vide u rasteniy. [The doctrine of the species in plants] Moscow, Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR. 212 p.
- Kook E., Vedler E., Püssa K., Kalamees R., Reier Ü., Pihu S. 2015. Intra-individual ITS polymorphism and hybridization in *Pulmonaria obscura* Dumort. and *Pulmonaria angustifolia* L. (Boraginaceae). — Plant Syst. Evol. 301: 893–910.
<https://doi.org/10.1007/s00606-014-1123-8>
- Knobloch I. W. 1972. Intergeneric Hybridization in Flowering Plants. — Taxon. 21 (1): 97–103.
- Kuehn M.M., Minor J.E., White B.N. 2000. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA. — Mol. Ecol. 8 (12): 1981–1990.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00792.x>
- Kuehn M.M., White B.N. 1999. Morphological analysis of genetically identified cattails *Typha latifolia*, *Typha angustifolia*, and *Typha × glauca*. — Can. J. Bot. 77: 906–912.
- Kutsev M.G. 2009. Fragmentnyi analiz DNK rasteniy: RAPD, DAF, ISSR [An analysis of plant DNA fragments: RAPD, DAF, ISSR]. Barnaul, 163 p.
- LaRue E.A., Grimm D., Thum R.A. 2013. Laboratory crosses and genetic analysis of natural populations demonstrate sexual viability of invasive hybrid water-milfoils (*Myriophyllum spicatum* × *M. sibiricum*). — Aquat. Bot. 109: 49–53.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.04.004>
- Les D.H., Philbrick C.T. 1993. Studies of hybridization and chromosome number variation in aquatic angiosperms: evolutionary implications. — Aquatic Botany. 44: 181–228.
- Levin D.A. 1967a. An analysis of hybridization in *Liatris*. — Brittonia. 19: 248–260.
- Levin D.A. 2012. The long wait for hybrid sterility in flowering plants. — New Phytologist 196: 666–670.
- Levin D.A., Francisco-Ortega J., Jansen R.K. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. — Conservation Biology. 10: 10–16.
- Liebeke M., Bruford M.W., Donnelly R.K., Ebbels T.M., Hao J., Kille P., Lahive E., Madison R., Morgan A.J., Pinto-Juma G.A., Spurgeon D.J., Svendsen C., Bundy J.G. 2014. Identifying biochemical phenotypic differences between cryptic species. — Biology letters, 10 (9): 20140615.
- Lukhtanov V.A. 2019. Species delimitation and analysis of cryptic species diversity in the XXI century. — Entomological Review 99: 463–472.
- Ma Y.-P., Tian X.-L., Zhang J.-L., Wu Z.-K., Sun W.-B. 2019. Evidence for natural hybridization between *Primula beesiana* and *P. bulleyana*, two heterostylous primroses in NW Yunnan, China. — Journal of Systematics and Evolution. 52 (4): 1–8.
<https://doi.org/10.1111/jse.12077>
- Mallet J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. — Trends Ecol. Evol. 20 (5): 229–237.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>
- Martinsson K. 1991. Natural hybridization within the genus *Callitriche* (Callitrichaceae) in Sweden — Nord. J. Bot. 11: 143–151.

- Mayonde S.G., Cron G.V., Gaskin J.F., Byrne M.J. 2016. *Tamarix* (Tamaricaceae) hybrids: the dominant invasive genotype in southern Africa. — Biol. Invasions. 18: 3575–3594.
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1249-4>
- McIntosh E.J., Rossetto M., Weston P.H., Wardle G.M. 2014. Maintenance of strong morphological differentiation despite ongoing natural hybridization between sympatric species of *Lomatia* (Proteaceae). — Ann. Bot. 113: 861–872.
- Mitchell N., Holsinger K.E. 2018. Cryptic natural hybridization between two species of *Protea*. — South Afr. J. Bot. 118: 306–314.
- Montes J.R., Peláez P., Willyard A., Moreno-Letelier A., Picero D., Gernandt D.S. 2019. Phylogenetics of *Pinus* subsection *Cembroides* Engelm. (Pinaceae) inferred from low-copy nuclear gene sequences. — Syst. Bot. 44: 501–518.
- Moody M.L., Les D.H. 2002. Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 99 (23): 14867–14871.
<https://doi.org/10.1073/pnas.172391499>
- Moody M.L., Les D.H. 2007. Geographic distribution and genotypic composition of invasive hybrid watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* × *M. sibiricum*) populations in North America. — Biol Invasions 9: 559–570.
<https://doi.org/10.1007/s10530-006-9058-9>
- Parker M.A. 1996. Cryptic species within *Amphicarpaea bracteata* (Leguminosae): evidence from isozymes, morphology, and pathogen specificity. — Can. J. Bot. 74: 1640–1650.
- Parker M.A., Doyle J.L., Doyle J.J. 2004. Comparative phylogeography of *Amphicarpaea* legumes and their rootnodule symbionts in Japan and North America. — J. Biogeogr. 31: 425–434.
- Parrish T.L., Koelewijn H.P., van Dijk P.J., Kruijt M. 2003. Genetic evidence for natural hybridization between species of dioecious *Ficus* on island populations. — Biotropica 35 (3): 333–343.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00587.x>
- Peto F.H. 1938. Cytology of poplar species and natural hybrids. — Can. J. Res., 16 (11): 445–455.
- Prančl J., Fehrer J., Caklová P., Bambasová V., Lučanová M., Kaplan Z. 2020. Intricate evolutionary history of *Callitriche* (Plantaginaceae) taxa elucidated by a combination of DNA sequencing and genome size. — Taxon. 69 (5): 1016–1041.
<https://doi.org/10.1002/tax.12315>
- Prančl J., Kaplan Z., Trávníček P., Jarolímová V. 2014. Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (Plantaginaceae). — PLoS ONE. 9 (9): e105997.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105997>
- Prančl J., Koutecky P., Trávníček P., Jarolímová V., Lučanová M., Koutecka E., Kaplan Z. 2018. Cytotype variation, cryptic diversity and hybridization in *Ranunculus* sect. *Batrachium* revealed by flow cytometry and chromosome numbers. — Preslia 90: 195–223.
- Preston C.D., Pearman D.A. 2015. Plant hybrids in the wild: evidence from biological recording. — Biol. J. Linn. Soc. 115: 555–572.
- Punina E.O., Machs E.M., Krapivskaya E.E., Kim E.S., Mordak E.V., Myakoshina Y.A., Rodionov A.V. 2012. Interspecific hybridization in the genus *Paeonia* (Paeoniaceae): Polymorphic sites in transcribed spacers of the 45S rRNA genes as indicators of natural and artificial peony hybrids — Russian J. Genet. 48 (7): 684–697.
- Punina E.O., Shneyer V.S., Nosov N.N., Gnutikov A.A., Rodionov A.V. 2021. The importance of hybridization in the study of the biodiversity of flowering plants. — Problems of botany of South Siberia and Mongolia. 20 (2): 59–63.
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2021120>. EDN: UOI-OLT.
- Ramirez B.W. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. — Ann. Mo. Bot. Garden. 61: 770–780.
<https://doi.org/10.2307/2395028>
- Rieseberg L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. — Annu. Rev. Ecol. Syst. 28:359–89.
- Rieseberg L.H., Ellstrand N.C., Arnold M. 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization. — Critical Reviews in Plant Sciences. 12: 213–241.
- Rieseberg L.H., Wood T.E., Baack E. J. 2006. The nature of plant species. — Nature 440: 524–527.
- Rodionov A.V. 2022. Tandem duplications, eupolyploidy and secondary diploidization — genetic mechanisms of plant speciation and progressive evolution. — Turczaninowia. 25 (4): 87–121.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.4.12>
- Rodionov A.V., Amosova A.V., Belyakov E.A., Zhurbenko P.M., Mikhailova Yu. V., Punina E.O., Shneyer V.S., Loskutov I.G., and Muravenko O.V. 2019. Genetic Consequences of Interspecific Hybridization, Its Role in Speciation and Phenotypic Diversity of Plants. — Genetika. 55 (3): 255–272.
<https://doi.org/10.1134/S0016675819030159>
- Rodionov A.V., Shneyer V.S., Gnutikov A.A., Nosov N.N., Punina E.O., Zhurbenko P.M., Loskutov I.G., and Muravenko O.V. 2020. Species dialectics: from initial uniformity, through the greatest possible diversity to ultimate uniformity. — Botanicheskii Zhurnal. 105 (9): 835–853.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620070091>
- Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F. 1995. Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA; implications for biogeography and concerted evolution. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 92 (15): 6813–6817.
- Sang T., Zhong Y. 2000. Testing hybridization hypotheses based on incongruent gene trees. — Syst. Biol. 49 (3): 422–434.
- Smirnov S., Skaptsov M., Shmakov A., Fritsch R.M., Friesen N. 2017. Spontaneous hybridization among *Allium tulipifolium* and *A. robustum* (*Allium* subg. *Melanocrommyum*, Amaryllidaceae) under cultivation. — Phytotaxa, 303 (2): 155–164.
- Smith D.M., Levin D.A. 1963. A Chromatographic Study of Reticulate Evolution in the Appalachian *Asplenium* Complex. — Amer. J. Bot. 50 (9): 952–958.

- Soltis D.E., Kuzoff R.K. 1995. Discordance between nuclear and chloroplast phylogenies in the *Heuchera* group (Saxifragaceae). — *Evolution*. 49: 727–742.
- Stace C.A. 1984. Chromosome numbers of British plants, 7. — *Watsonia* 15: 38–39.
- Stace C.A. 2010. New flora of the British Isles, 3 edn. Cambridge: Cambridge University Press. 1266 p.
- Stace C.A., Preston C.D., Pearman D.A. 2015. Hybrid flora of the British Isles. Bristol: Botanical Society of Britain and Ireland. 500 p.
- Surveswarana S., Gowdab V., Mei Sun M. 2018. Using an integrated approach to identify cryptic species, divergence patterns and hybrid species in Asian ladies' tresses orchids (*Spiranthes*, Orchidaceae). — *Mol. Phyl. Evol.* 124: 106–121.
- Sweigart A.L., Martin N.H., Willis J.H. 2008. Patterns of nucleotide variation and reproductive isolation between a *Mimulus* allotetraploid and its progenitor species. — *Molec. Ecol.* 17: 2089–2100.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03707.x>
- Taylor L.A. L., McNair J.N., Guastello P., Pashnick J., Thum R.A. 2017. Heritable variation for vegetative growth rate in ten distinct genotypes of hybrid water-milfoil. — *J. Aquat. Plant Manag.* 55: 51–57.
- Trusty J.L., Lockaby B.G., Zipperer W.C., Goertzen L.R. 2007. Identity of naturalised exotic *Wisteria* (Fabaceae) in the south-eastern United States. — *Weed Research*. 47: 479–487.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2007.00587.x>
- Tsai L., Hayakawa H., Fukuda T., Yokoyama J. 2015. A breakdown of obligate mutualism on a small island: an interspecific hybridization between closely related fig species (*Ficus pumila* and *Ficus thunbergii*) in western Japan. — *Am. J. Plant Sci.* 6: 126–131.
<https://doi.org/10.4236/ajps.2015.61014>
- Tschermak E. 1907. The importance of hybridization in the study of descent. Report of the Third International Conference 1906 on Genetics: Hybridisation (the Cross-breeding of Genera or Species), the Cross-breeding of Varieties, and General Plant-breeding. Ed. W. Wilks, Royal Horticultural Society, 1907. P. 278–284.
- Tsvelev N.N. 2000. *Opredelitel' sosudistykh rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [Key to vascular plants of North-Western Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. — St. Petersburg. 781 s.
- Wang J., Fu C.N., Mo Z.Q., Möller M., Yang J.B., Zhang Z.R., Li D.Z., Gao L.M. 2022. Testing the complete plastome for species discrimination, cryptic species discovery and phylogenetic resolution in *Cephalotaxus* (Cephalotaxaceae). — *Frontiers in Plant Science*, 13: 768810.
- Whitney K.D., Ahern J.R., Campbell L.G., Albert L.P., King, M.S. 2010. Patterns of hybridization in plants. — *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12: 175–182.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.02.002>
- Wiegand G., Kaplan Z. 1998. An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae). — *Folia Geobot.* 33: 241–316.
- Xiao Y.-E., Yu F.-Y., Zhou X.-F. 2021. A new natural hybrid of *Iris* (Iridaceae) from Chongqing, China. — *PhytoKeys*. 174: 1–12. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.174.62306>
- Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P. 2010. The extent of hybridization and its impact on the genetic diversity and population structure of an invasive tree, *Ulmus pumila* (Ulmaceae). — *Evolutionary Applications*. 3 (2): 157–168.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00106.x>
- Zalewska-Gałosz J., Kaplan Z., Kwolek D. 2018. Reinterpretation of *Potamogeton ×nerviger*: solving a taxonomic puzzle after two centuries. — *Preslia*. 90: 135–149.
<https://doi.org/10.23855/preslia.2018.135>

ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕР РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

© 2023 г. П. Г. Беляева^{1,2,*}

¹“Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН” филиал ПФИЦ УрО РАН
ул. Голева, 13, Пермь, 614081, Россия

²Пермский филиал ФГБНУ “ВНИРО”
ул. Чернышевского, 3, Пермь, 614002, Россия

*e-mail: belyaeva@psu.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023 г.

После доработки 02.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

В результате исследований фитопланктона ряда озер Башкирского Зауралья (Атавды, Султанкуль (2017), Бурсунсы, Кулдыбай (2019), Большие Учалы, Узункуль (2021) и пойменного озера Предуралья – Большой Толпак (2022)) изучена таксономическая структура, количественные характеристики, доминантные виды, особенности распределения основных групп водорослей. В составе альгофлоры зарегистрировано 257 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 9 отделов. Установлено, что наиболее высокое видовое разнообразие в озерах имеют зеленые водоросли (33%), цианопрокариоты и диатомовые (по 21% от общего числа видов). Альгофлора специфична для каждого озера и имеет невысокую степень флористического сходства. В эколого-географическом аспекте альгофлора озер представлена в основном широко распространенными планктонными видами, олигогалолами, обитающими в водоемах с нейтральными водами. Количественные показатели фитопланктона изменялись в широком диапазоне значений: численность от 4.4 до 344 млн кл./л, биомасса – от 0.23 до 22.97 мг/л. Доминантные виды по численности представлены преимущественно цианопрокариотами, по биомассе – зелеными, динофитовыми, десмидиевыми водорослями и цианопрокариотами. По величине индекса сапробности воды озер соответствуют β - и α -мезосапробным типам водных объектов с водой III и IV класса качества (умеренно загрязненные или грязные воды).

Ключевые слова: фитопланктон, таксономический состав, структура сообщества, доминантные виды, озера, Башкортостан

DOI: 10.31857/S0006813623120025, EDN: DCLKNB

Фитопланктон в лимнических экосистемах является одним из наиболее важных компонентов. Таксономический состав, разнообразие фитопланктона и уровень его количественного развития являются основными показателями состояния водных экосистем. В озерах эти характеристики определяются климатическими условиями, особенностями ландшафтов водосборного бассейна, генезисом озерных котловин, морфометрией, гидрологией, гидрохимией водоемов, а также совокупностью многих других факторов среды (Drabkova, Sorokin, 1979; Kitaev, 1984, 2007; Smirnova et al., 1993; Trifonova, 1994; Palagushkina, 2004; Bul'on, 2007; Shigapov et al., 2010; Soininen, Luoto, 2012; Ozkan et al., 2013).

В Республике Башкортостан насчитывается более 2200 крупных и мелких озер. Систематические исследования фитопланктона озер Башкирии были начаты в 1978 г. и отражены в многочисленных публикациях (Shkundina, 1983, 1992;

Shkundina, Denisova, 2001, 2002; Denisova, 2003; Gulamanova, 2008; Shkundina, Gulamanova, 2011). Обследованиями в основном были охвачены районы Башкирского Предуралья, а альгофлора водоемов Башкирского Зауралья оставалась недостаточно изученной. Ранее были проведены исследования планктонных водорослей материковых озер Яктыкуль, Суртанды и Малые Улянды (Gulamanova, Shkundina, 2009). Фитопланктон материковых озер Атавды, Бурсунсы, Кулдыбай, Большие Учалы, Узункуль, Султанкуль и пойменного озера Большой Толпак исследован впервые.

Цель работы заключалась в определении особенностей и сравнительной оценке видового состава и количественных характеристик фитопланктона озер, расположенных на территории Республики Башкортостан, а также в определении качества воды по показателям фитопланктона.

Таблица 1. Морфометрические параметры озер Республики Башкортостан (РБ)
Table 1. Morphometric parameters of the studied lakes in the Republic of Bashkortostan

Озеро Lake	Район РБ District	Географические координаты Geographical coordinates	Длина, км Length, km	Ширина, км Width, km	Глубина, м Depth, m		Площадь, га Area, ha
					макс. max	средняя average	
Султанкуль Sultankul	Абзелиловский Abzelilovsky	53°01'06" N, 58°32'47" E	3.0	0.5	5.0	1.5	144
Кулдыбай Kuldybay		53°52'20" N, 58°48'59" E	0.9	1.0	3.5	1.5	215
Атавды Atavdy		53°10'08" N, 58°40'34" E	4.0	2.1	6.5	3.4	830
Бурсунсы Bursunsy		53.193106 N, 58.600282 E	1.9	1.1	2.8	2.2	124
Узункуль Uzunkul	Учалинский Uchalinsky	53°57'31" N, 58°50'05" E	4.56	1.21	4.1	2.0	460
Большие Учалы Bolshiye Uchaly		52°20'40" N, 59°25'35" E	2.8	1.1	5.5	2.5	310
Большой Толпак Bolshoy Tolpak	Кармаскалинский Karmaskalinsky	54°30'11" N, 56°16'39" E	4.0	0.3	5.0	2.0	130

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили данные по фитопланктону озер, полученные в ходе полевых исследований в июле 2017, 2019, 2021 и 2022 гг. Изучен фитопланктон материковых озер (преимущественно тектонического происхождения), расположенных в Башкирском Зауралье: Атавды и Султанкуль (2017), Бурсунсы и Кулдыбай (2019), Большие Учалы и Узункуль (2021), а также пойменного озера Башкирского Предуралья — Большой Толпак (2022 г.). Изученные озера небольшие и неглубокие (табл. 1). Большинство озер характеризуется водой гидрокарбонатного класса (HCO_3^- — 535 ± 142 мг/л), магниевой (Mg^{2+} — $65.0 \pm \pm 25.6$ мг/л), кальциевой (Ca^{2+} — 22.0 ± 2.7 мг/л) и кальциево-натриево-магниевой группы (Abdrakhmanov, 2014). Нарастающее поступление с водосборов продуктов эрозионной деятельности обуславливает заиливание и зарастание многих водоемов. Практически все озера испытывают значительное влияние хозяйственной деятельности человека (Gareev, 2001).

Пробы фитопланктона объемом 1 л отбирали в прибрежных зонах и в пелагиали озер в горизонте 0–2 м на 4 станциях в каждом водоеме. Всего за период исследований было отобрано 28 количественных и качественных проб. Пробы концентрировали методом фильтрации через мембранные фильтры “Владипор” с диаметром пор 1.2–3.0 мкм. Количественный учет фитопланктона и определение размеров клеток проводили в камере Учинская объемом 0.01 см^3 . Определение видового со-

става водорослей проводили с использованием зарубежных и отечественных определителей, сводок систематического характера и монографий (Opredelitel' presnovodnykh..., 1951–1986; Ettl, 1983; Komárek, Fott, 1983; Starmach, 1983; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; 1988; 1991a, b; Komárek, Anagnostidis, 1999; 2005; Krakhmalny, 2011). Номенклатура выявленных видов приведена по международной базе данных интернетресурса Algaebase (Guiry, Guiry, 2022). В общее число таксонов включены несколько представителей, определенных до рода. Эколого-географическая характеристика водорослей составлена по наиболее разработанным системам, принятым в экологии и биогеографии водорослей (Proshkina-Lavrenko, 1953; Sládeček, 1973; Davydova, 1985; Marvan et al., 2005).

Биомассу фитопланктонных организмов вычисляли стандартным счетным объемно-весовым методом (Metodika..., 1975). Для сравнения степени сходства видового состава фитопланктона применяли коэффициент Серенсена (Megarran, 1992). По его величинам проведена кластеризация данных в программе Statistica (v. 6.0), методом Варда. Доминирующими считали виды с биомассой или численностью большей и равной 10% от общей биомассы/численности всех видов сообщества фитопланктона. Для каждой пробы по численности и биомассе фитопланктона вычисляли индекс видового разнообразия Шеннона—Уивера (Pesenko, 1982).

Трофический статус водоемов определяли по значениям биомассы фитопланктона, используя классификацию С.П. Китаева (Kitaev, 1984). Оцен-

Таблица 2. Таксономическая структура фитопланктона озер Республики Башкортостан
Table 2. Taxonomic structure of phytoplankton of the studied lakes in the Republic of Bashkortostan

Отдел водорослей Division of algae	Порядок Order	Семейство Family	Род Genus	Вид Species	Внутривидовые таксоны Intraspecific taxa	Таксоны, идентифициро- ванные до рода Taxa identified to the genus	% от общего числа видов (257) % of the total species (257)
Цианопрокaryota	5	10	28	42	1	11	21.0
Bacillariophyta	11	18	27	48	3	5	20.6
Chrysophyta	2	5	10	22	—	5	11.7
Chlorophyta	6	19	36	64	2	6	28.0
Euglenophyta	1	2	4	9	1	3	5.1
Dinophyta	3	3	5	10	1	2	5.1
Cryptophyta	2	2	2	3	—	1	1.6
Charophyta (Desmidiaceales)	2	3	7	13	1	3	6.5
Raphidophyta	1	1	1	1	—	—	0.4
Всего Total	32	63	120	212	9	36	100.0

ка качества воды проводилась по значениям индекса сапробности Пантле и Букка в модификации Сладечка (Unifitsirovannyye metody..., 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и таксономическая структура фитопланктона исследованных озер весьма разнообразны. К настоящему времени идентифицировано 257 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 9 отделам, 14 классам, 31 порядку, 63 семействам, 112 родам, в том числе: Цианопрокaryota — 54, Cryptophyta — 4, Dinophyta — 13, Euglenophyta — 13, Bacillariophyta — 53, Chlorophyta — 72, Charophyta (Desmidiaceales) — 17, Chrysophyta — 30, Raphidophyta — 1 (табл. 2).

Богатство видов в фитопланктоне анализируемых озер изменяется от 28 до 117 (рис. 1). Исследования фитопланктона озер Башкирского Зауралья единичны, в оз. Талкас выявлено 47 таксонов (Baktybaeva et al., 2016), в оз. Сурьтанды и Малые Улянды по 47 (Gulamanova, Shkundina, 2009), в оз. Яктыкуль — 106 (Shkundina, Gulamanova, 2011). На данный момент альгофлора озер Башкирского Предуралья более богата и включает около 500 таксонов, от 84 до 287 в разных озерах (Shkundina, Gulamanova, 2011).

Наиболее высокое видовое разнообразие в изученных нами озерах Башкирии характерно для зеленых водорослей, формирующих основу таксономического состава планктонных сообществ (33% альгофлоры). Основными факторами, способствующими развитию хлорококковых водорослей в озерах, являются отсутствие уско-

ренного стока, умеренная минерализация воды и повышенное содержание биогенных элементов. Преобладание зеленых водорослей в изучаемых озерах обусловлено также временем исследования (июль), т.к. зеленые водоросли, особенно представители хлорококковых, развиваются летом во всех водоемах планеты. Преобладание представителей зеленых водорослей в целом характерно для озер мезотрофного и эвтрофного уровней, расположенных в различных географических зонах России, в том числе и для других

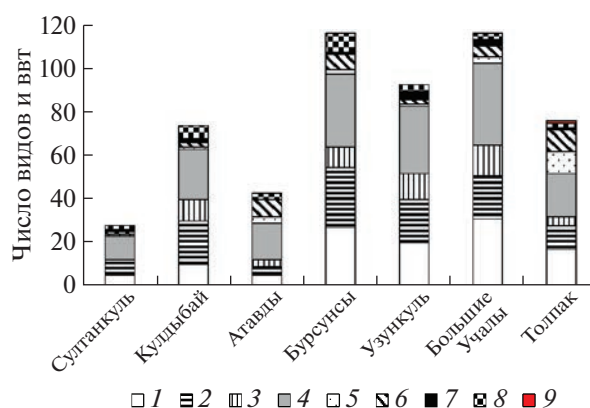


Рис. 1. Видовой состав фитопланктона озер Республики Башкортостан.

Fig. 1. Species composition of phytoplankton in the lakes of the Republic of Bashkortostan. 1 — Cyanoprokaryota, 2 — Bacillariophyta, 3 — Chrysophyta, 4 — Chlorophyta, 5 — Euglenophyta, 6 — Dinophyta, 7 — Cryptophyta, 8 — Charophyta (Desmidiaceales), 9 — Raphidophyta

Таблица 3. Эколого-географическая характеристика альгофлоры озер Республики Башкортостан
Table 3. Environmental and geographic characteristics of phytoplankton of the studied lakes in the Republic of Bashkortostan

Характеристика/Characteristic	Количество видов (%) Number of species (%)
Распространение/Distribution	167 (100%)
Космополиты/Cosmopolite	144 (86.2%)
Бореальные/Boreal	14 (8.4%)
Аркто-альпийские/Arctic-alpine	9 (5.4%)
Галобность/Halobity	110 (100%)
Галофилы/Halophilic	26 (24%)
Индиференты/Indifferent	73 (66%)
Галофобы/Halophobic	7 (6%)
Мезогалобы/Mesohalobic	4 (4%)
Местообитание/Habitat	180 (100%)
Планктонные/Planktonic	124 (69%)
Бентосные/Benthic	30 (17%)
Планктонно-бентосные/Planktonic-benthic	12 (7%)
Литоральные/Littoral	6 (3%)
Эпифитные/Epiphytic	8 (4%)
pH приуроченность/pH preferences	136 (100%)
Ацидофилы/Acidophilic	4 (3%)
Индиференты/Indifferent	89 (65%)
Алкалифилы/Alkaliphilic	43 (32%)
Алкалибионты/Alkalibiontic	—
Сапробность/Saprobity	156 (100%)
о-сапробы/o-saprobic	18 (11%)
о-α-мезосапробы/o-α-saprobic	8 (5%)
о-β (β-о)-мезосапробы/o-β (β-о)-saprobic	37 (24%)
β-мезосапробы/β-mesosaprobic	72 (46%)
α-β (β-α)-мезосапробы/α-β (β-α)-mesosaprobic	9 (6%)
α-мезосапробы/α-mesosaprobic	6 (4%)
о-χ (χ-о) сапробы/o-χ (χ-о)-saprobic	1 (1%)
χ-сапробы/χ-saprobic	2 (1%)
α-ρ (ρ-α)-сапробы/α-ρ (ρ-α)-saprobic	3 (2%)

Спектр галобности отражает преобладание в изучаемой альгофлоре олигогалобов, из них более 65% составляют индиференты, для которых известно отношение к солености воды, к их числу

относится 73 таксона рангом ниже рода. Галофилов — 26 таксонов рангом ниже рода. Они иногда достигают значительного количественного развития и входят в комплекс доминирующих

видов (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault, *Anathece clathrata* (West et G.S. West) Komárek, Kastovsky et Jezberová, *Merismopedia tenuissima* Lemm., а также некоторые виды родов *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont и *Navicula* Bory). Галофобы включают 7 видов: доминантный в оз. Кулдыбай — *Staurodesmus cuspidatus* (Bréb.) Teiling и сопутствующие в планктоне виды *Cosmarium reniforme* (Ralfs) W. Archer, *Closterium gracile* Brébisson ex Ralfs, *C. rufescens* Klebs, *Ceratium hirundinella*, *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Lauterborn V.N., *Chrysococcus biporus* Skuja). Мезогалофы представлены видами *Euglena proxima* P.A. Dang, *E. viridis* (O.F. Müll.) Ehrenb., *Trichormus variabilis* (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagnostidis, *Surirella ovalis* Bréb. Согласно литературным данным (Yarushina et al., 2004; Gulamanova, Shkundina, 2009; Snit'ko, 2009; Eremkina, 2010; Shkundina, Gulamanova, 2011; Baktybaeva et al., 2016) планктон озер Южного Урала представлен широко распространёнными планктонными, эвритермными видами, олигогалофами, что характерно и для фитопланктона изучаемых нами озер.

В изученных озерах в период 2017–2022 гг. отмечены индикаторы всех степеней сапробности (67% общего числа таксонов). Большинство индикаторных организмов относится к бета-мезосапробам (46%), виды, развивающиеся в переходной зоне между олиго- и бета-мезосапробной зонами, занимают второе место (24%). Олигосапробов меньше — 7%. Видов с более высокой степенью сапробности — 12%.

Соотношение водорослей разных отделов по численности и биомассе в изученных озерах представлено на рис. 3. Общая численность фитопланктона изменялась от 4.4 до 344 млн кл./л (табл. 4) и определялась, как правило, массовым развитием цианопрокариот (*Snowella lacustris* (Chod.) Kom. et Hind., *Aphanocapsa delicatissima* West et G.S. West, *A. incerta* (Lemm.) Cronb. et Komárek, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata* P. Richt., *Merismopedia tenuissima*, *Pseudanabaena galeata* Böcher, *Planktolingbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb., *Woronichinia compacta* (Lemm.) Kom. et Hind., *Anathece clathrata*, *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Lauterborn), а также зеленых водорослей в озерах Султанкуль, Атавды и Узункуль (*Dictyosphaerium subsolitarium* Van Goor, *Scenedesmus apiculatus* (W. et G.S. West) Chod, *Monoraphidium minutum* (Näg.) Kom.-Legn., *Sphaerocystis planctonica* (Korsh.) Bourr., *Oocystis lacustris* Chod., *O. marssonii* Lemm., *O. solitaria* Wittr. in Witter. et Nordst., *O. borgei* Snow) (табл. 5). Значения общей биомассы фитопланктона озер варьировали от 0.23 до 24.00 мг/л (табл. 4). В формировании биомассы фитопланктона значительный вклад принадлежит зеленым (озера Узункуль, Султанкуль, Атавды, Кулдыбай) и диатомовым водорослям (озера Султанкуль, Кулдыбай, Бур-

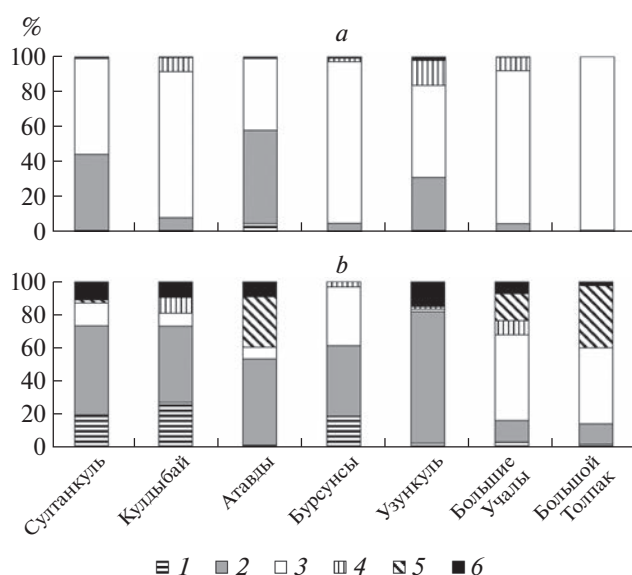


Рис. 3. Вклад отделов водорослей в структуру фитопланктона озер Республики Башкортостан. 1 — Bacillariophyta; 2 — Chlorophyta; 3 — Cyanoprokaryota; 4 — Chrysophyta; 5 — Dinophyta; 6 — прочие отделы водорослей. По оси ординат: а — численность (млн кл./л); б — биомасса (мг/л).

Fig. 3. Contribution of main microalgae taxa in the lakes of the Republic of Bashkortostan. 1 — Bacillariophyta; 2 — Chlorophyta; 3 — Cyanoprokaryota; 4 — Chrysophyta; 5 — Dinophyta; 6 — other divisions of microalgae. Y-axis: number, million cells/L (a); biomass, mg/L (b).

сунсы). В озерах Учалы, Атавды, Бурсунсы и Толпак велика роль динофитовых водорослей, доминирующих по биомассе (рис. 3). Десмидиевые вносят существенный вклад в формирование общей биомассы фитопланктона в озерах Бурсунсы и Кулдыбай. Золотистые водоросли не имеют высоких количественных показателей, только в оз. Узункуль при развитии *Uroglena* sp. в мелководной зоне роль этой группы в формировании общей численности достигала 20%. Сведения о доминантных видах и доле разных отделов водорослей в формировании численности и биомассы фитопланктона в других озерах Башкирии в литературе отсутствуют.

Средние индексы видового разнообразия Шеннона–Уивера, рассчитанные по численности и биомассе фитопланктона, были достаточно велики, соответственно 3.44 ± 0.25 бит/экз. (от 1.56 до 4.57) и 3.83 ± 0.38 бит/мг (от 1.15 до 4.84), как и для многих озер Южного Урала (Yarushina et al., 2004; Snit'ko, 2009; Eremkina, 2010). Более высокие показатели индекса (выше 4) характерны для фитопланктона озер Учалы, Бурсунсы, Атавды и Кулдыбай, где фитопланктон имеет значительное таксономическое разнообразие на уровне отделов, а вклад каждого из доминирующих видов не превышает 25%. При массовом развитии (до 70%) зеленых водорослей по биомассе в

Таблица 4. Структура фитопланктона озер Республики Башкортостан

Table 4. Structure of phytoplankton of the studied lakes in the Republic of Bashkortostan

Показатели Indicators	Узункуль Uzunkul	Большие Учалы Bolshiye Uchaly	Большой Толпак Bolshoy Tolpak	Султанкуль Sultankul	Атавды Atavdy	Бурсунсы Bursunsy	Кулдыбай Kuldybay
Численность, млн кл./л Number, million cells/L	<u>24.0–26.6</u> 25.3 ± 0.6	<u>108.9–344.3</u> 226.6 ± 55.6	<u>600–984</u> 909 ± 62	<u>7.9–9.2</u> 8.3 ± 1.4	<u>14.2–19.8</u> 17.6 ± 3.2	<u>52.4–63.5</u> 59 ± 2.63	<u>4.4–12.1</u> 8.2 ± 1.79
Биомасса, мг/л Biomass, mg/L	<u>11.63–15.90</u> 13.76 ± 1.10	<u>8.82–17.95</u> 13.38 ± 4.15	<u>19.91–24.80</u> 22.97 ± 3.54	<u>0.89–1.93</u> 1.08 ± 0.39	<u>3.56–5.00</u> 4.16 ± 0.49	<u>1.46–3.24</u> 2.35 ± 0.42	<u>0.23–0.40</u> 0.32 ± 0.04
Индекс сапроб- ности по чис- ленности Index of sapro- bity by number	<u>1.71–1.82</u> 1.77 ± 0.12	<u>2.05–2.34</u> 2.17 ± 0.08	<u>2.57–2.80</u> 2.69 ± 0.12	<u>2.13–2.44</u> 2.39 ± 0.17	<u>1.85–2.40</u> 2.09 ± 0.13	<u>1.57–2.10</u> 1.85 ± 0.14	<u>1.62–1.90</u> 1.73 ± 0.07

Примечание: над чертой пределы, под чертой среднее со стандартной ошибкой.

Note. Above the line: limits, below the line: average with standard error.

Таблица 5. Доминантные виды фитопланктона озер Республики Башкортостан

Table 5. Dominant phytoplankton species in lakes of the Republic of Bashkortostan

Озеро Lake	Доминанты виды по биомассе Dominant species by biomass	Доминанты виды по численности Dominant species by number of cells
Султанкуль Sultankul	<i>Scenedesmus apiculatus</i> <i>Oocystis marssonii</i> <i>Navicula viridula</i> (Kütz.) Ehrenb.	<i>Dictyosphaerium subsolitarium</i> <i>Scenedesmus apiculatus</i>
Кулдыбай Kuldybay	<i>Staurodesmus cuspidatus</i> <i>Cosmarium contractum</i> O. Kirchn. <i>C. cucumis</i> Corda ex Ralfs <i>Navicula radiosa</i> Kütz.	<i>Sphaerocystis planctonica</i> <i>Planktolyngbya limnetica</i> <i>Rhabdoderma lineare</i> <i>Pseudanabaena galeata</i>
Атавды Atavdy	<i>Oocystis lacustris</i> <i>Peridinium cinctum</i> (O.F. Müll.) Ehrenb.	<i>Planktolyngbya limnetica</i> <i>Monoraphidium minutum</i> <i>Woronichinia compacta</i>
Бурсунсы Bursunsy	<i>Peridinium cinctum</i> <i>Staurodesmus cuspidatus</i> <i>Cosmarium</i> sp.	<i>Snowella lacustris</i> <i>Rhabdoderma lineare</i> <i>Aphanocapsa incerta</i> <i>Anathece clathrata</i>
Узункуль Uzunkul	<i>Oocystis solitaria</i> <i>O. borgei</i>	<i>Oocystis solitaria</i> <i>O. borgei</i> <i>Uroglena</i> sp. <i>Snowella lacustris</i> <i>Anathece clathrata</i>
Большие Учалы Bolshiye Uchaly	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Gloeotrichia echinulata</i> <i>Gymnodinium</i> sp.	<i>Aphanocapsa delicatissima</i> <i>Snowella lacustris</i> <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Gloeotrichia echinulata</i> <i>Merismopedia tenuissima</i>
Большой Толпак Bolshoy Tolpak	<i>Pseudanabaena galeata</i> <i>Ceratium furcoides</i> (Levander) Langhans	<i>Pseudanabaena galeata</i> <i>Planktolyngbya limnetica</i>

оз. Узункуль и цианопрокариот по численности в оз. Толпак значения индекса резко снижались (менее 2), что указывает на упрощение структуры фитопланктона.

По биомассе фитопланктона трофический статус озер изменяется от олиго- до гиперэвтрофного. Величины индексов Пантле-Букка, рассчитанные по численности, для альгоценозов озер изменялись от 1.57 до 2.80 (табл. 4), что соответствует β - и α -мезосапробным типам водных объектов с водой III и IV класса качества (умеренно загрязненные или грязные воды).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведены первые сведения о фитопланктоне материковых озер Башкирского Зауралья Атавды, Бурсуны, Султанкуль, Кулдыбай, Большие Учалы, Узункуль и пойменного озера Предуралья — Большой Толпак. В составе фитопланктона озер выявлено 257 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 9 отделов. Установлено, что наиболее высокое видовое разнообразие в озерах имеют зеленые (33%), диатомовые и цианопрокариоты (по 21% от общего числа видов). Видовой состав фитопланктона специфичен для озер и имеет невысокую степень флористического сходства по коэффициентам Серенсена (пределы 0.20–0.53). В эколого-географическом аспекте альгофлора озер представлена преимущественно планктонными видами, широко распространенными в водоемах земного шара, индифферентными к солености воды и предпочитающими нейтральные воды.

Количественные показатели развития фитопланктона менялись в широком диапазоне: численность от 4.4 до 344 млн кл./л, биомасса — от 0.23 до 22.97 мг/л. Минимальные количественные показатели отмечены в олиготрофном оз. Кулдыбай, а максимальные зафиксированы в гиперэвтрофном оз. Большой Толпак.

Для каждого из водоемов характерен специфический набор видов, входящих в состав доминирующего комплекса фитопланктона. В основном это широко распространенные с разнообразным спектром экологических характеристик виды водорослей, представленные преимущественно видами цианопрокариот по численности, и зелеными, динофитовыми водорослями и цианопрокариотами — по биомассе.

Индексы сапробности, отражающие степень органического загрязнения водных масс, характеризовали озера как β -мезосапробные с III клас-

сом качества воды (умеренно загрязненная), и α -мезосапробные с III–IV классом качества воды (умеренно загрязненная — грязная).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично поддержана программой, номер госрегистрации НИОКТР АААА-А19-119112290008-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abdrakhmanov] Абдрахманов Р.Ф. 2014. Пресные подземные и минеральные лечебные воды Башкортостана. Уфа. 416 с.
- [Al'goflora...] Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. 2006. Петрозаводск. 81 с.
- [Baktybaeva et al.] Бактыбаева З.Б., Габидуллина Г.Ф., Кулагин А.А. 2016. Изучение водорослей и цианопрокариот водных объектов Зауралья республики Башкортостан. — Вестник Удмуртского ун-та. Серия Биология. Науки о Земле. 26 (4): 5–11.
- [Bul'on] Бульон В.В. 2007. Влияние географических факторов на первичную продукцию озерных и наземных экосистем. — Водные ресурсы. 34 (5): 565–572.
- [Davydova] Давыдова Н.Н. 1985. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л. 244 с.
- [Denisova] Денисова Н.В. 2003. Фитопланктон пойменных озер и использование его в мониторинге (на примере озер Бирского района Башкортостана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 16 с.
- [Drabkova, Sorokin] Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. 1979. Озеро и его водосбор — единая природная система. Л. 196 с.
- [Eremkina] Ерёмкина Т.В. 2010. Структура и функционирование фитопланктона озер северной части Увильдинской зоны (Челябинская область) в условиях антропогенного эвтрофирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок. 22 с.
- Ettl H. 1983. Chlorophyta I. Phytomonadina. — Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena. Bd. 9. 807 s.
- [Flora...] Флора водорослей континентальных водоемов Украины: Десмидиевые водоросли. 2003. Вып. 1. Ч. 1. Киев. 355 с.
- [Gareev] Гареев А.М. 2001. Реки и озера Башкортостана. Уфа. 258 с.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. 2022. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (дата обращения 20.11.2022).
- [Gulamanova] Гуламанова Г.А. 2008. Автотрофный планктон как показатель степени эвтрофирования (на примере разнотипных озер Республики Башкортостан): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 16 с.

- [Gulamanova, Shkundina] Гуламанова Г.А., Шкундина Ф.Б. 2009. Видовое разнообразие планктонных водорослей и цианопрокариот озер Башкирского Зауралья. — Вестник ОГУ. 6: 111–112.
- [Kitaev] Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М. 207 с.
- [Kitaev] Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск. 395 с.
- Komárek J., Anagnostidis K. 1999. Cyanoprokaryota. 1. Teil. Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1. Jena. 548 p.
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota. 2. Teil. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/2. München. 759 p.
- Komárek J., Fott B. 1983. Chlorophyceae (Gruunalgen). Ordnung: Chlorococcales Bd. 16 (7, 1). Schweizerbart, Stuttgart. 1044 s.
- [Krakhmalny] Крахмальный А.Ф. 2011. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель). Киев. 444 с.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. T. 1: Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/1. Jena. 876 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. T. 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/2. Stuttgart-New York. 596 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. T. 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/3. Stuttgart-Jena. 576 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. T. 4: Achnanthaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/4. Stuttgart-Jena. 437 p.
- Marvan P., Marsalek B., Hetesa J., Sukacova K., Marsalkova E., Geris R., Kozakova M. 2005. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 — discussion material for assessment of trophic status of water bodies. — Association Flos Aquae. www.cyanobacteria.net on 6th May 2005.
- [Megarran] Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. 184 с.
- [Metodika...] Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М. 239 с.
- [Opredelitel' presnovodnykh...] Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951–1986. М.; Л. Т. 1–14.
- Ozkan K., Jeppesen E., Sondergaard M. et al. 2013. Contrasting roles of water chemistry, lake morphology, land-use, climate and spatial processes in driving phytoplankton richness in the Danish landscape. — Hydrobiologia. 710 (1): 173–187.
- [Palagushkina] Палагушкина О.В. 2004. Экология фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань. 25 с.
- [Pesenko] Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. 287 с.
- [Proshkina-Lavrenko] Прошкина—Лавренко А.И. 1953. Диатомовые водоросли — показатели солёности воды. — В кн.: Диатомовый сборник. Л. С. 186–205.
- [Shigapov et al.] Шигапов И.С., Мингазова Н.М., Шарифуллин А.Н. и др. 2010. Зависимость физико-химических показателей воды озер урбанизированных территорий от морфометрических параметров. — География и природные ресурсы. 1: 177–179.
- [Shkundina] Шкундина Ф.Б. 1983. Сезонные изменения фитопланктона озера Кандры-Куль. — Биол. науки. 2: 60–64.
- [Shkundina] Шкундина Ф.Б. 1992. Морфологическая структура сообществ фитопланктона водоемов Башкирии. — Биол. науки. 9: 98–102.
- [Shkundina, Denisova] Шкундина Ф.Б., Денисова Н.В. 2001. Биологический мониторинг состояния пойменных озер реки Белой по фитопланктону. — Совр. пробл. биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпоз. по биомониторам. Сыктывкар. С. 209.
- [Shkundina, Denisova] Шкундина Ф.Б., Денисова Н.В. 2002. Изменение трофической структуры озер Башкортостана под влиянием различных форм урбанизации. — Проблемы региональной экологии. 5: 5–8.
- [Shkundina, Gulamanova] Шкундина Ф.Б., Гуламанова Г.А. 2011. Биологическое разнообразие автотрофного планктона озер Республики Башкортостан (Россия). — Альгология. 21 (3): 329–345.
- Sládeček V. 1973. System of Water Quality from the Biological Point of View. — Arch. Hydrobiol. Beih. 7. Ergebnisse der Limnologie. H. 7. 218 s.
- [Smirnova et al.] Смирнова Н.П., Исаченко А.Г., Андроникова И.Н. 1993. Теоретические вопросы классификации озер. СПб. 192 с.
- [Snit'ko] Снитко Л.В. 2009. Экология и сукцессии фитопланктона озер Южного Урала. Миасс. 376 с.
- Soininen J., Luoto M. 2012. Is catchment productivity a useful predictor of taxa richness in lake plankton communities? — Ecol. Appl. 22 (2): 6.
- Starmach K. 1983. Euglenophyta — Eugleniny. T. 3. Flora Słodkowodna Polski. Warszawa. Krakow. 594 p.
- [Trifonova] Трифонова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л. 184 с.
- [Trifonova] Трифонова И.С. 1994. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 78 с.
- [Unifitsirovannyye metody...] Унифицированные методы исследования качества вод: Методы биологического анализа вод. 1983. М. Т. 3. 371 с.
- [Vodorosli...] Водоросли, вызывающие “цветение” водоемов северо-запада России. 2006. М. 367 с.
- [Yarushina et al.] Ярушина М.И., Танаева Г.В., Ерёмкина Т.В. 2004. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург. 307 с.

PHYTOPLANKTON IN THE LAKES OF THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

P. G. Belyaeva^{a,b,#}

^a“Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, UB RAS”
Goleva Str., 13, Perm, 614081, Russia

^bPerm Branch of the All-Russian Federal Biological Scientific Research Institute “VNIRO”
Chernyshevskogo Str., 3, Perm, 614002, Russia

[#]e-mail: belyaeva@psu.ru

The phytoplankton in a number of lakes in the Bashkir Trans-Urals (Atavdy, Sultankul (2017), Bursunsky, Kuldybay (2019), Bolshiye Uchaly, Uzunkul (2021)) and Bashkir Pre-Urals (Bolshoy Tolpak, 2022)) was studied. As a result of the study, the taxonomic structure, quantitative characteristics, dominant species, distribution features of main algal groups were revealed, and their ecological and geographical characteristics were identified. 257 species and intraspecific taxa of algae from 9 divisions were registered in the algal flora. Green algae (33%), cyanoprokaryotes and diatoms (21% each of total species number) show the highest species diversity in the lakes. The algal flora is specific for each lake and has low degree of floristic similarity (0.13–0.57 according to Sørensen coefficients). In the ecological and geographical terms, the algal floras of lake plankton is represented by typical planktonic species, widespread in waterbodies of the globe, indifferent to water salinity, living only in fresh waterbodies and preferring neutral waters. Quantitative indicators of phytoplankton varied in a wide range of values: number of cells from 4.4 to 344 mln cells/L, biomass from 0.23 to 22.97 mg/L. Dominant species in terms of abundance are represented predominantly by cyanoprokaryotes (*Snowella lacustris*, *Aphanocapsa delicatissima*, *A. incerta*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata*, *Merismopedia tenuissima*, *Pseudanabaena galeata*, *Planktolyngbya limnetica*, *Woronichinia compacta*, *Anathece clathrata*, *Rhabdoderma lineare*), in terms of biomass by green (*Oocystis lacustris*, *O. borgei*, *O. marssonii*, *Scenedesmus apiculatus*), dinophyte (*Peridinium cinctum*, *Gymnodinium* sp., *Ceratium furcoides*), desmidium algae (*Staurodesmus cuspidatus*, *Cosmarium contractum*, *C. cucumis*) and cyanoprokaryotes (*Pseudanabaena galeata*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gloeotrichia echinulata*). According to the value of the saprobity index (Pantle – Bucc by number 1.57–2.80), the lake waters correspond to β - and α -mesosaprobic types of waterbodies with III and IV water quality classes (moderately polluted or dirty water).

Keywords: phytoplankton, taxonomic composition, community structure, dominant species, lakes, Republic of Bashkortostan

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was partially supported with the program, state registration number: NIOKTR AAAA-A19-119112290008-4.

REFERENCES

- Abdrakhmanov R.F. 2014. Presnyye podzemnyye i mineral'nyye lechebnyye vody Bashkortostana [Fresh underground and mineral medicinal waters of Bashkortostan]. Ufa. 416 p. (In Russ.).
- Al'goflora ozer i rek Karelii. Taksonomicheskii sostav i ekologiya. 2006. [Algal flora of the lakes and rivers in Karelia. Taxonomic composition and ecology]. Petrozavodsk. 81 p. (In Russ.).
- Baktybaeva Z.B., Gabidullina G.F., Kulagin A.A. 2016. Izucheniye vodorosley i tsianoprokariot vodnykh ob'yektov Zaural'ya respubliki Bashkortostan [Study of algae and cyanoprokaryotes of water bodies of the Trans-Urals of the Republic of Bashkortostan]. – Bulletin of the Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences. 26 (4): 5–11 (In Russ.).
- Bul'on V.V. 2007. Vliyaniye geograficheskikh faktorov na pervichnyuyu produktsiyu ozernykh i nazemnykh ekosistem [Geographical factors effect on the primary production of lacustrine and terrestrial ecosystems]. – Vodnye resursy. 34 (5): 565–572 (In Russ.).
- Davydova N.N. 1985. Diatomovyye vodorosli – indikatory prirodnikh usloviy vodoyemov v golotsene [Diatoms algae – indicators of environmental conditions of water bodies in the Holocene]. Leningrad. 244 p. (In Russ.).
- Denisova N.V. 2003. Fitoplankton poymennykh ozer i ispol'zovaniye yego v monitoringe (na primere ozer Birskego rayona Bashkortostana) [Phytoplankton of floodplain lakes and its use in monitoring (on the example of the lakes of the Birske region of Bashkortostan)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Ufa. 16 p. (In Russ.).
- Drabkova V.G., Sorokin I.N. 1979. Ozero i ego vodosbor – edinaya prirodnaya Sistema. [Lake and its catchment as an united natural system]. Leningrad. 196 p. (In Russ.).
- Eremkina T.V. 2010. Struktura i funktsionirovaniye fitoplanktona ozer severnoy chasti Uvil'dinskoy zony (Chelyabinskaya oblast') v usloviyakh antropogennogo evtrofirovaniya [Structure and functioning of phytoplankton in lakes of the northern part of the Uvild zone (Chelyabinsk region) under conditions of anthropogenic eutrophication]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Borok. 22 p. (In Russ.).
- Ettl H. 1983. Chlorophyta I. Phytomonadina. – Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena: Gustav Fischer Verlag, Bd. 9. 807 s.

- Flora vodorosley kontinental'nykh vodoyemov Ukrainy: Desmidiyevyye vodorosli. 2003. [Flora of algae of continental water bodies of Ukraine: Desmid algae]. Part 1. Kyiv. 355 p. (In Russ.).
- Gareev A.M. 2001. Reki i ozero Bashkortostana [Rivers and lakes of Bashkortostan]. Ufa. 258 p. (In Russ.).
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. 2022. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (20.11.2022).
- Gulamanova G.A., Shkundina F.B. 2009. Vidovoye raznoobraziye planktonnykh vodorosley i tsianoprokariot ozer Bashkirskogo Zaural'ya [Species diversity of planktonic algae and cyanoprokaryotes in lakes of the Bashkir Trans-Urals]. — Bulletin of OSU. 6: 111–112 (In Russ.).
- Gulamanova G.A. 2008. Avtotrofnyy plankton kak pokazatel' stepeni evtrofirovaniya (na primere raznotipnykh ozer Respubliki Bashkortostan) [Autotrophic plankton as an indicator of the degree of eutrophication (on the example of different types of lakes in the Republic of Bashkortostan)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Ufa. 16 p. (In Russ.).
- Kitaev S.P. 1984. Ekologicheskie osnovy bioproduktivnosti ozer raznykh prirodnnykh zon [Ecological bases of lake bioproductivity in different natural areas]. Moscow. 207 p. (In Russ.).
- Kitaev S.P. 2007. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ikhtologov [Fundamentals of limnology for aquatic biologists and ichthyologists]. Petrozavodsk. 395 p. (In Russ.).
- Komárek J., Anagnostidis K. 1999. Cyanoprokaryota. 1. Teil. Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/1. Jena. 548 p.
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota. 2. Teil. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/2. München. 759 p.
- Komárek J., Fott B. 1983. Chlorophyceae (Gruenalgen). Ordnung: Chlorococcales Bd. 16 (7, 1). Schweizerbart, Stuttgart. 1044 s.
- Krakhmalny A.F. 2011. Dinofitovyye vodorosli Ukrainy (il'yustrirovannyi opredelitel') [Dinophyta of Ukraine (illustrated book for identification)]. Kiev. 444 p. (In Russ.).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. T. 1: Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/1. Jena. 876 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. T.2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/2. Stuttgart-New York. 596 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. T. 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/3. Stuttgart-Jena. 576 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. T. 4: Achnanthesaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/4. Stuttgart-Jena. 437 p.
- Marvan P., Marsalek B., Hetesá J., Sukacova K., Marsalkova E., Geris R., Kozakova M. 2005. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 — discussion material for assessment of trophic status of water bodies. — Association Flos Aquae. www.cyanobacteria.net on 6th May 2005.
- Megarran E. 1992. Ekologicheskoe raznoobraziye i ego izmerenie [Ecological diversity and its measurement]. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov. 1975. [Methods for Studying Biogeocenoses of Inland Water Bodies]. Moscow. P. 73–84 (In Russ.). Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR. 1951–1986. [Identification Guide of the USSR freshwater algae]. Moscow, Leningrad. Vol. 1–14 (In Russ.).
- Ozkan K., Jeppesen E., Sondergaard M. et al. 2013. Contrasting roles of water chemistry, lake morphology, land-use, climate and spatial processes in driving phytoplankton richness in the Danish landscape. — Hydrobiologia. 710 (1): 173–187.
- Palagushkina O.V. 2004. Ekologiya fitoplanktona karstovykh ozer Srednego Povolzh'ya [Ecology of the karst lakes phytoplankton of the Middle Volga region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Kazan'. 25 p. (In Russ.).
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic research] Moscow. 287 p. (In Russ.).
- Proshkina-Lavrenko A.I. 1953. Diatomovyye vodorosli — pokazateli solenosti vody [Diatom algae — indicators of salinity. Diatomcollection]. Leningrad. P. 186–205 (In Russ.).
- Shigapov I.S., Mingazova N.M., Sharifullin A.N., Palagushkina O.V., Pavlova L.R., Musin A.G. 2010. Zavisi-most' fiziko-khimicheskikh pokazatelei vody ozer urbanizirovannykh territorii ot morfometricheskikh parametrov [Relation between physical and chemical characteristics of lakes water in urban lands and morphometric parameters]. — Geografiya i prirodnye resursy. 1: 177–179 (In Russ.).
- Shkundina F.B. 1983. Sezonnyye izmeneniya fitoplanktona ozer Kandry-Kul' [Seasonal changes in phytoplankton of Lake Kandy-Kul]. — Biol. nauki. 2: 60–64 (In Russ.).
- Shkundina F.B. 1992. Morfologicheskaya struktura soobshchestv fitoplanktona vodoyemov Bashkirii [Morphological structure of phytoplankton communities in water bodies of Bashkiria]. — Biol. nauki. 9: 98–102 (In Russ.).
- Shkundina F.B., Denisova N.V. 2001. Biologicheskii monitoring sostoyaniya poymennykh ozer reki Beloy po fitoplanktonu [Biological monitoring of the state of floodplain lakes of the Belaya River by phytoplankton]. — In: Sovr. probl. bioindikatsii i biomonitoringa: Tez. dokl. XI mezhdunar. simpoz. po biomonitoram. Syktyvkar. P. 209 (In Russ.).
- Shkundina F.B., Denisova N.V. 2002. Izmeneniye troficheskoy struktury ozer Bashkortostana pod vliyaniyem razlichnykh form urbanizatsii [Changes in the trophic structure of the lakes of Bashkortostan under the influence of various forms of urbanization]. — Problem. rekon. 3: 5–8 (In Russ.).
- Shkundina F.B., Gulamanova G.A. 2011. Biologicheskoye raznoobraziye avtotrofnogo planktona ozer Respubliki Bashkortostan (Rossiya) [Biological diversity of auto-

- trophic plankton in lakes of the Republic of Bashkortostan (Russia)]. — *Al'gologiya*. 21 (3): 329–345 (In Russ.).
- Sládeček V. 1973. System of Water Quality from the Biological Point of View. — *Arch. Hydrobiol. Beih.* 7. Ergebnisse der Limnologie. H. 7. 218 s.
- Smirnova N.P., Isachenko A.G., Andronikova I.N. 1993. *Teoreticheskie voprosy klassifikatsii ozer*. [Theoretical issues of lakes classification]. St. Petersburg. 192 p. (In Russ.).
- Snit'ko L.V. 2009. *Ekologiya i suksessii fitoplanktona ozer Yuzhnogo Urala*. [Ecology and succession of phytoplankton in lakes of the Southern Urals]. Miass. 376 p. (In Russ.).
- Soininen J., Luoto M. 2012. Is catchment productivity a useful predictor of taxa richness in lake plankton communities? — *Ecol. Appl.* 22 (2): 6.
- Starmach K. 1983. *Euglenophyta — Eugleniny*. T. 3. *Flora Słodkowodna Polski*. Warszawa. Krakow. 594 p.
- Trifonova I.S. 1990. *Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona* [Ecology and succession of lake phytoplankton]. Leningrad. 184 p. (In Russ.).
- Trifonova I.S. 1994. *Zakonomernosti izmeneniya fitoplanktonnykh soobshchestv pri evtrofirovanii ozer* [Patterns of phytoplankton communities changes under lake eutrophication]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. St. Petersburg. 78 p. (In Russ.).
- Unifitsirovannyye metody issledovaniya kachestva vod. 1983. [Unified Methods for the Study of Water Quality] Chast' 3. *Metody biologicheskogo analiza vod* [Part 3. Methods of biological water analysis]. Moscow. 371 p. (In Russ.).
- Vodorosli, vyzyvayushchiye "tsveteniye" vodoyemov severo-zapada Rossii. 2006. [Algae causing "blooming" of reservoirs in the north-west of Russia]. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Yarushina M.I., Tanaeva G.V., Eremkina T.V. 2004. *Flora vodorosley vodoyemov Chelyabinskoy oblasti* [Flora of algae in reservoirs of the Chelyabinsk region]. Yekaterinburg. 307 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ БАССЕЙНА РЕКИ ЧЕРЕК БАЛКАРСКИЙ (КАБАРДИНО-БАЛКАРСКАЯ РЕСПУБЛИКА)

© 2023 г. Н. С. Ликсакова^{1,*}, Д. С. Шильников^{2,**}, Г. Я. Дорошина^{1,***}

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

²Перкальский дендрологический парк БИН РАН
Пятигорск, пос. Энергетик, Северо-восточный склон г. Машук, лит. А, Ставропольский край, 357506, Россия
*e-mail: nliks@mail.ru, nliksakova@binran.ru

**e-mail: demons2002@yandex.ru

***e-mail: marushka-le@mail.ru

Поступила в редакцию 06.10.2023 г.

После доработки 04.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Исследованы горные болота в долинах рек Карасу и Курноятсу — притоков р. Черек Балкарский, протекающих в Центральноюрской и Североюрской депрессиях. В результате эколого-фитоценологической классификации с применением методов кластерного анализа выделено 11 формаций, из которых 4 относятся к сфагновому, 4 — к травяно-гипновому типам болотной растительности, 2 близки к влажным лугам и 1 формация является приречевой. Наиболее часто встречаются сообщества формаций *Cariceta rostratae* и *Cariceta transcaucasici*. Ведущую роль в распределении сообществ играет режим проточности увлажнения, это отражено на ординационной диаграмме. Сообщества формации *Cariceta rostratae* охватывают наибольший диапазон высот над уровнем моря. Выше остальных заходят сообщества формации *Cariceta transcaucasici*. Небольшие болота включают сообщества 1–3 формаций, на более крупных болотах сочетаются сообщества 8 и более формаций, максимальное их разнообразие представлено на зарастающих озерах в долине р. Курноятсу. Зарастание озер и смены растительности болот происходят с различной скоростью.

Ключевые слова: горные болота, классификация растительности болот, Центральный Кавказ, Кабардино-Балкарская Республика

DOI: 10.31857/S0006813623120062, **EDN:** DDLDOF

На Кавказе болота имеют преимущественно небольшие размеры, но являются важным компонентом природных комплексов. Многие горные болота существуют в течение тысячелетий, а их растительные сообщества имеют реликтовый характер (Tumadzhyanov, 1949). Несмотря на продолжительный период изучения растительности горных болот Большого Кавказа, информация о них все еще остается ограниченной.

Исследования растительности болот Кавказа наиболее активно проводились в середине прошлого века. Им посвящены работы Н.А. Буша (Bush, 1932), И.И. Тумаджанова (Tumadzhyanov, 1948, 1949), Р.А. Еленевского (Elenevskiy, 1949) и др. Подробная характеристика отдельных формаций приводится в работах К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963a, b, 1964, 1966a). Он же описал общие закономерности распространения горных болот на Кавказе (Kimeridze, 1966b). Высокогорные озерно-болотные комплексы изучал В.В. Акатов (Akaton, 1986, 1987, 1989). Он разработал эколого-

флористическую классификацию (Akaton, 1989) и совместно с Т.В. Акатовой привел характеристику наиболее ценных горных болот Северного Кавказа для Рамсарской конвенции о водно-болотных угодьях (Akaton, Akatova, 2006). Эти же авторы дали характеристику четырех наиболее крупных болот Западного Кавказа (Akatova, Akaton, 2023).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Наши исследования проводились в долинах рр. Карасу и Курноятсу — притоков р. Черек Балкарский. Болота в долине р. Карасу в начале прошлого века кратко описал Н.А. Буш (Bush, 1932), в 2020 г. мы исследовали наиболее крупный из расположенных здесь болотных массивов — болото Каширты, флоре и растительности которого посвятили отдельную статью (Shilnikov et al., 2021). Каскад из переходных и низинных болот, расположенный выше болота Каширты по р. Карасу, подробно исследовали В.А. Караваев с соав-

торами (Karavaev et al., 2022) — их работа посвящена геоморфологическому строению и водному питанию болот, приводятся также списки видов. Болота в долине р. Курноятсу впервые описал Д.А. Тарноградский (Tarnogradskiy, 1959), который исследовал микрофлору и микрофауну торфяников. В своей работе он дал характеристику “сфагновых озер”, описал их расположение в рельефе и привел схематические планы некоторых из них (отобразив растительный покров такими условными обозначениями, как “Sphagnum”, “Carex”, “кустарник” и т.п.). В 2017 г. бриофлора этого озера-болотного комплекса была подробно изучена Г.Я. Дорошиной и А.В. Якимовым (Doroshina, Yakimov, 2019) — они приводят видовой состав мхов одного болота и шести зарастающих озер.

В статье представлен результат геоботанического исследования болот и заболоченных участков в бассейне р. Черек Балкарский, в частности — характеристика их фитоценотического разнообразия, классификация, описание состава, структуры и распространения выделенных синтаксонов, а также оценка фитосозологической значимости.

Река Черек Балкарский расположена в центральной части Северного Кавказа, в южной части Кабардино-Балкарской Республики (рис. 1). Она образуется при слиянии двух рек — Дыхсу и Карасу. Обе они берут начало из ледников Главного Кавказского хребта, и на значительном протяжении их русла проходят по Центральноюрской депрессии, сложенной среднеюрскими глинистыми сланцами. Здесь речные долины достигают значительной ширины и имеют троговый профиль. Долина р. Карасу более пологая, и вытянутые вдоль нее моренные гряды подпруживают выходы грунтовых вод, в результате чего образуются небольшие озера и болота, последние были найдены на высотах от 2005 до 2457 м над ур. м. Значительная часть описанных здесь болот располагается в субальпийском поясе у верхней границы леса или немного выше ее, только некоторые из них заходят в альпийский пояс.

В верхнем течении река Черек Балкарский пересекает Боковой хребет. Здесь склоны долины крутые, и болота почти не образуются — лишь в одном месте у впадения ручья был найден заболоченный участок. Долина расширяется за Боковым хребтом в Верхне-Балкарской котловине. Здесь в р. Черек Балкарский впадает р. Курноятсу. Она протекает по Североюрской депрессии — межгорному понижению с многочисленными моренными террасами на северном склоне Бокового хребта. Депрессия сложена песчаниками и глинистыми сланцами (Maslov, Kerefov, 1957), встречаются гранитные валуны. На высотах от 1524 до 1980 м над ур. м (в области распространения субальпийских лугов и березняков) расположено множество небольших болот, приуроченных к

выходам грунтовых вод и к понижениям между моренными холмами. Они различаются по глубине, степени проточности и растительному покрову.

По данным WorldClim, в районе исследования средняя температура июля колеблется от +10°C на верхнем пределе распространения изученных нами болот до +16°C внизу, но на большей части болот составляет +12 — +14°C. Средняя температура января —5 — —10°C. Среднегодовое количество осадков 983—1150 мм, причем оно увеличивается от самых нижних точек с увеличением высоты, но на самых верхних участках (как в долине р. Карасу, так и в долине р. Курноятсу) снова уменьшается. Наибольшее количество осадков выпадает в теплое время года — так, если в январе среднее количество осадков колеблется от 63 до 82 мм, то в июле оно составляет 104—117 мм. Больше всего осадков выпадает в районе болота Каширты (урочище Уштулу).

Исследованные болота различаются по происхождению, положению в ландшафте, по типу водного питания и преобладающей растительности. Их образование происходило разными путями, среди которых можно выделить заболачивание суши, грунтовое зарастание озер и образование сплавин. Однако на горных болотах эти процессы подвергаются дополнительным воздействиям, и их типология часто усложняется. Так, в Альпах Н. Gams (1958) только среди высокогорных болот, образовавшихся путем заболачивания суши, выделяет 4 типа. По его данным, высокогорные болота подвергаются эрозионному воздействию талых вод, промерзанию, часто временно засыпаются песком и гравием, сносятся или погребаются мореной и ледниками. В Армении А.М. Барсегян (Barsegyan, 1990) выделяет 8 типов болот, основываясь на положении в рельефе и происхождении. Среди них: торфяники на месте бывших озер, зарастающие озера, склоновые и висячие болота, заболоченные луга, болота-эфемеры на различных элементах ледникового рельефа или в ложбинах движения паводковых вод — их развитие часто прерывается под действием эрозионных процессов, и др. И.И. Тумаджанов (Tumadzhyanov, 1949) среди сфагновых болот Кавказа различает горно-долинные, развитые по днищам ледниковых долин, некогда подпруженных моренами отступавших ледников и прошедших озерный цикл развития долинного ландшафта, и болота межморенных понижений в области развития карового рельефа высоко на склоне хребтов. Т.К. Юрковская (Yurkovskaya, 1975) проводит типологию болот по преобладающей растительности, выделяя в качестве низших единиц сфагновый, травяно-лишайниково-моховой, травяно-сфагново-гипновый, травяной, гипново-травяной и лесной классы типов болот.

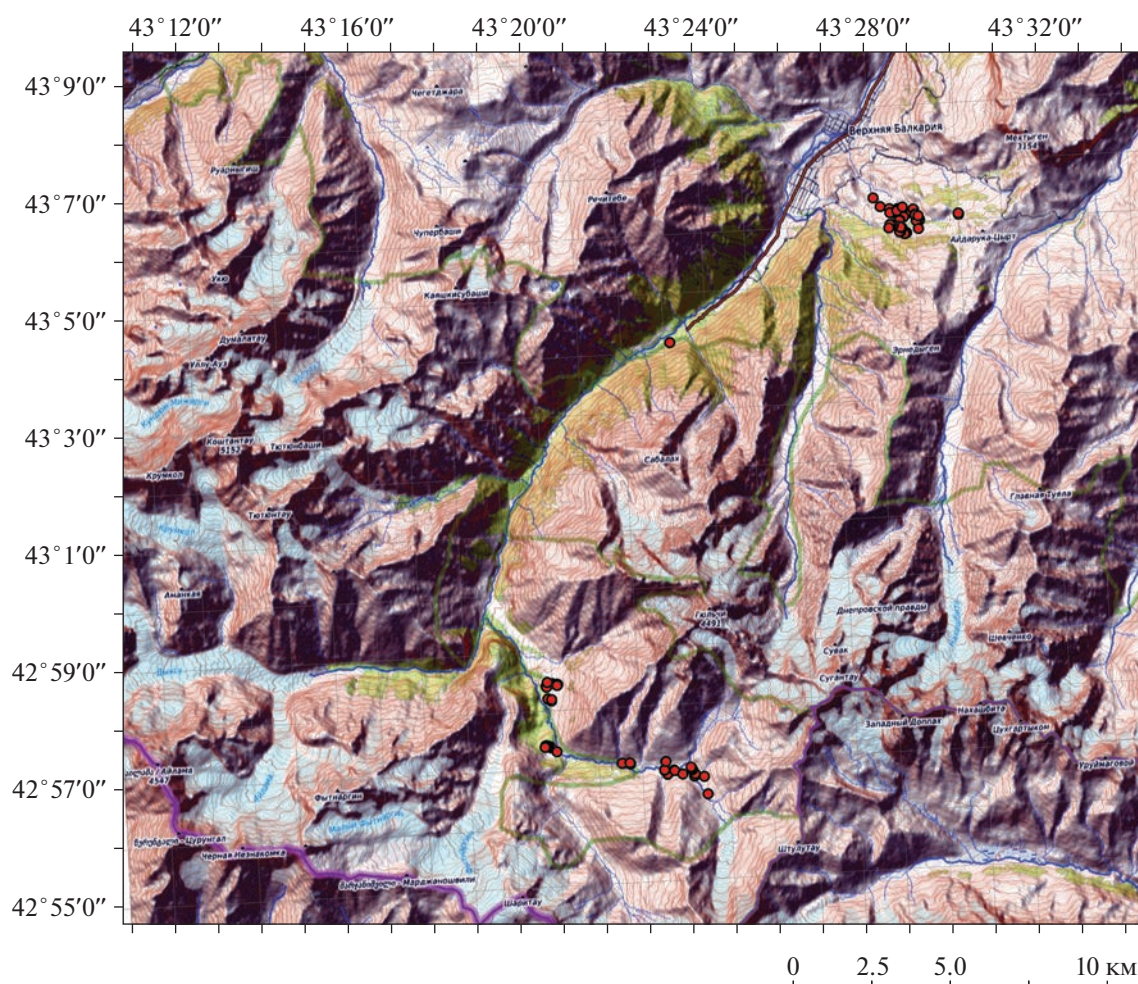


Рис. 1. Расположение описаний на карте OSM.
 Fig. 1. Location of relevés on the OSM map.

Среди описанных нами болот встречаются болота на месте зарастающих и заросших озер, вдоль подпруженных мореной берегов рек и по широким днищам долин, а также ключевые склоновые болота. Их образование тесно связано с ледниковым рельефом — троговыми долинами и холмистым моренным ландшафтом. По преобладающей растительности исследованные нами болота можно отнести к травяному, гипново-травяному, травяно-сфагново-гипновому и сфагновому типам.

В наиболее высокогорной части долины р. Карасу (2200–2484 м над ур. м.) встречаются преимущественно травяные и гипново-травяные болота с *Carex transcaucasica* T.V. Egorova и *C. rostrata* Stokes, расположенные на моренных террасах и на плоских участках долины. Лишь изредка на моренных террасах встречаются пятна сфагновых мхов. Торфяная залежь маломощная (до 0.5 м) или не выражена. Болота подвергаются сильному воздействию выпаса, от которого разбивается мо-

ховой покров, а в осоковые сообщества при деградации проникает белоус *Nardus stricta* L.

Ниже, на высоте 2133–2152 м над ур. м., на моренных террасах была описана каскадная система из нескольких переходных и низинных болот, геоморфологическое строение которой исследовано В.А. Караваевым с соавторами (Karavaev et al., 2022). В верхней части системы на сфагновых переходных болотах встречаются редкие деревья сосны и отдельные кочки с олиготрофными кустарничково-сфагновыми сообществами, плоские участки покрыты осоково-сфагновой растительностью. Под ними располагаются низинные осоково-сфагновые и осоково-гипновые болота и зарастающее озеро с заболоченными берегами.

Еще ниже, на высоте 2004–2016 м над ур. м., располагается наиболее крупный болотный массив Каширты. Площадь болота 18 га, оно образовано в ледниковой котловине, в которую стекают воды Уштулинских минеральных источников. Блисмусовые, хвощевые, осоковые, гипново-осоковые и

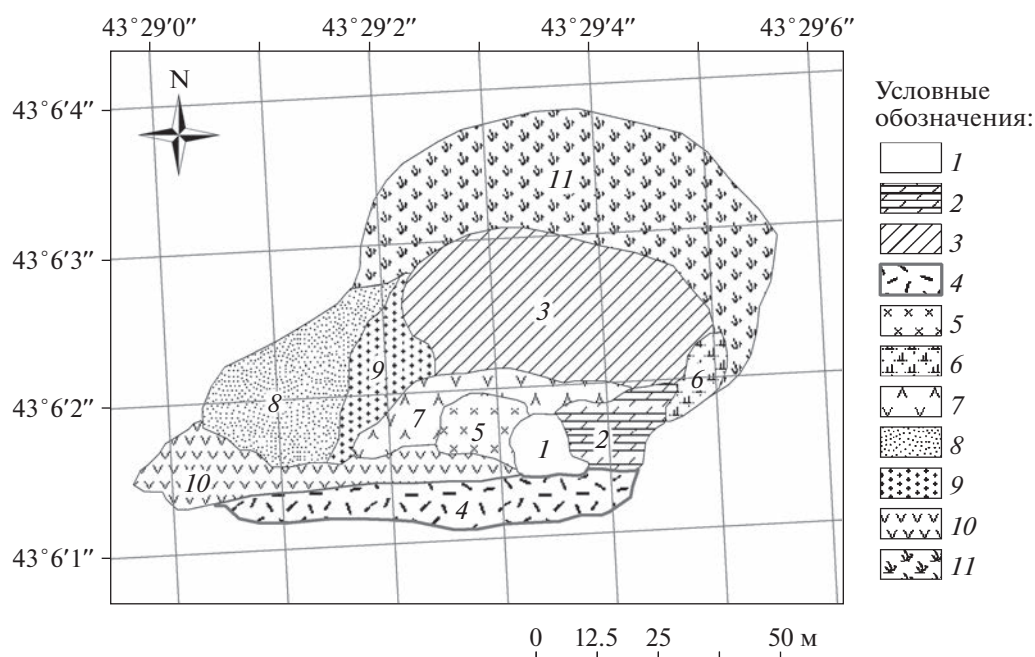


Рис. 2. Карта растительности одного из болот в долине р. Курнойтсу. Легенда: 1 — открытая вода; 2 — вахтово-сфагновая (*Sphagnum flexuosum*) сплавина; 3 — вахтово-сфагновое (*Sphagnum fuscum*, *S. divinum*); 4 — осоково-сфагновое (*Carex rostrata*); 5 — осоково-вахтовое гипново-сфагновое (*Carex disticha*, *Sphagnum squarrosum*); 6 — хвощево-осоковое (*Equisetum palustre*, *Carex diandra*, *C. elata*) с участием сфагнов (до 50% — *Sphagnum teres*, *S. divinum*) и гипновых мхов (*Calliergonella cuspidata*, *Campylium protensum*); 7 — осоково-вахтовое с *Carex disticha*, с незначительным участием *Sphagnum squarrosum*; 8 — вахтово-хвощево; 9 — осоковое с *Carex rostrata*; 10 — хвощево-осоковое с *Carex cespitosa*; 11 — хвощево-молиниевое.

Fig. 2. Vegetation map of one of the mires in the Kurnoyatsu river valley. Legend: 1 — open water; 2 — bogbean-sphagnum community (*Sphagnum flexuosum*); 3 — bogbean-sphagnum (*Sphagnum fuscum*, *S. divinum*); 4 — sedge-sphagnum (*Carex rostrata*); 5 — sedge-bogbean hyponum-sphagnum (*Carex disticha*, *Sphagnum squarrosum*); 6 — horsetail-sedge (*Equisetum palustre*, *Carex diandra*, *C. elata*) with participation of sphagnum (up to 50% — *Sphagnum teres*, *S. divinum*) and hyponum mosses (*Calliergonella cuspidata*, *Campylium protensum*); 7 — sedge-bogbean (*Carex disticha*) with minor involvement of *Sphagnum squarrosum*; 8 — bogbean-horsetail; 9 — sedge (*Carex rostrata*); 10 — horsetail-sedge (*Carex cespitosa*); 11 — horsetail-purple moor grass (*Molinia caerulea*).

осоково-сфагновые сообщества с участием *Menyanthes trifoliata* L. и *Comarum palustre* L. были подробно описаны здесь нами ранее (Shilnikov et al., 2021).

В долине р. Черек Балкарский на высоте 1350 м над ур. м. описано камышово-осоковое (с *Carex rostrata*) болото с разреженным (сомкнутость 0.15) древостоем из черной ольхи и участием лесных видов кустарников и трав. Это единственное облесенное болото, оно располагается на самой низкой из всех описанных болот высоте.

В долине р. Курнойтсу, на высоте 1524–1980 м над ур. м. встречаются небольшие (0.1–1 га) болота. У выходов ключей и вдоль ручьев, по окраинам заболоченных озер в местах с более проточным увлажнением распространены кочкарноосоковые сообщества с доминированием *Carex cespitosa* L. В понижениях между моренными холмами встречаются небольшие заболоченные участки, покрытые осоковыми (*Carex transcaucasica*, *C. rostrata*, *C. disticha* Huds.), хвощевыми (*Equisetum palustre* L.) и камышовыми сообществами на торфе глубиной 0.8–1.5 м, с участием гипновых и места-

ми с незначительным участием сфагновых мхов. Более крупные болота, образующиеся вокруг зарастающих и на месте заросших озер, включают как гипново-травяные, так и сфагновые сообщества, сложенные большим разнообразием видов травяного и мохового ярусов. Часто в них, грунтовое зарастание одних берегов сочетается со сплавинообразованием на других и с заболачиванием участков с проточным увлажнением в местах впадения и вытекания ручьев (рис. 2, 3). Глубина торфа обычно значительная, превышает 1.5 м. Толщина сфагновых сплавин местами достигает 1 м. По краям некоторых болот образуются переходные к луговым сообщества, в которых болотные виды соседствуют с видами мезофильного и гидромезофильного разнотравья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На протяжении двух полевых сезонов (2020 и 2021 гг.) нами было обследовано 38 болот — 16 в долине р. Карасу, одно — у ручья вблизи р. Черек



Рис. 3. Фотография болота на зарастающем озере, изображенного на рис. 6.
Fig. 3. Photo of a mire on an overgrown lake, shown in Fig. 6.

Балкарский и 21 — в долине р. Курнойтсу (рис. 1). Из них 9 представляют собой зарастающие озера с участками открытой воды, остальные образовались путем заболачивания суши или на месте заросших озер. Долины обеих рек были пройдены нами от верхнего предела распространения болот до впадения в р. Черек Балкарский.

Выполнено 124 геоботанических описания. Размер пробных площадей в большинстве случаев ограничивался размерами фитоценозов, иногда вытянутых вдоль края болота или русла водотока, лишь на наиболее обширных однородных участках оказалось возможно заложить пробные площади размером 10×10 м. При выполнении описаний учитывалось общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов и отдельно — проективное покрытие каждого вида. Для всех пробных площадей фиксировались географические координаты (в системе WGS 84) и высота над уровнем моря.

Геоботанические описания были собраны в базу данных в программе Turboveg for Windows (Hennekens, Schaminée, 2001) с использованием обновленного списка видов (Korablev et al., 2020). Названия видов сосудистых растений даны согласно работе А.С. Зернова (Zernov, 2006) и интернет-ресурсу World Flora Online (WFO, 2023). Названия мхов приводятся по списку мхов Во-

сточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006), с учетом современных таксономических публикаций (Hassel et al., 2018). Латинские бинарные названия выделенных формаций даны по доминирующим видам (Shennikov, 1964).

Статистическая обработка материалов проводилась в программах JUICE 7.1 (Tichy, Jason, 2006) и PC-ORD 6.12 (McCune, Mefford, 2011). Первичная классификация описаний происходила на основе кластерного анализа методом гибкой беты (flexible beta) при значении $\beta = -0.25$ (Lance, Williams, 1967). Для вычисления матрицы расстояний использовалась относительная дистанция Сьёренсена. Ординация выделенных групп описаний проведена на основе бестрендового анализа соответствия — Detrended correspondence analysis, DCA (Hill, Gauch, 1980). Климатические данные были получены из ресурса WorldClim. Извлечение значений раstra из слоев WorldClim для точек геоботанических описаний было выполнено в системе электронного картографирования ESRI ArcGIS. Для сопоставления современных очертаний болот со схемами Д.А. Тарноградского (Tarnogradskiy, 1959) использовались геоботанические описания и фотографии с координатной привязкой, а также крупномасштабная космическая съемка Yandex. В качестве картографической основы для иллюстрации местополо-

жения геоботанических описаний использована топографическая карта из открытого источника Open Street Map (OSM).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Классификация растительности

Многие авторы более ранних исследований (Bush, 1932; Elenevskiy, 1949) описание болотной растительности приводили в виде списков видов, иногда с указанием основных доминантов. И.И. Тумаджанов (Tumadzhyanov, 1948) отмечал чрезвычайную пестроту растительности болот в бассейне Теберды — в описанных им болотных сообществах он перечисляет доминирующие и сопутствующие виды, не выделяя четких классификационных единиц. В работах К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963a, b, 1964, 1966a) подробно описаны отдельные формации, выделенные по доминирующему виду травяного яруса — *Cariceta rostratae*, *Cariceta dacicae*, *Cariceta limosae* и др. Внутри каждой формации выделяются группы ассоциаций на основе групп сопутствующих видов — *pura*, *herbosa*, *hypnosa*, *sphagnosa* и т.д., ассоциации выделены на основе содоминирующих видов.

В.В. Акатов (Akotov, 1989) для классификации растительности болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа использовал эколого-флористический подход, в результате которого сообщества высокогорных болот были объединены в две ассоциации — *Primulo auriculatae*—*Caricetum rostratae* Akotov 1989, близкую к европейской ассоциации *Caricetum rostratae* Osvald 1923 em Dierssen 1982, и асс. *Primulo auriculatae*—*Caricetum dacicae* Akotov 1989. Обе ассоциации относятся к классу *Scheuchzerio*—*Caricetum nigrae* (Nordh. 1936) Tx. 1937. В.Г. Онипченко разработал эколого-флористическую классификацию альпийских болот Тебердинского заповедника (Onipchenko, 2002). Сообщества болот он отнес к новым асс. *Caro caucasicum*—*Caricetum nigrae* и *Swertio ibericae*—*Caricetum nigrae* союза *Caricion fuscae* Koch 1926 em Klika 1934 порядка *Caricetalia fuscae* Koch 1926 em Braun-Blanquet 1949 и к асс. *Caricetum rostratae* Osvald 1923 em Dierssen 1982 союза *Caricion lasiocarpae* Vanden Berghen in Lebrun et al. 1949 порядка *Scheuchzerietalia palustris* Nordhagen 1937, класса *Scheuchzerio*—*Caricetalia fuscae* Tüxen 1937.

В классификации болотной растительности, предложенной Т.К. Юрковской (Yurkovskaya, 1995) на основе эколого-фитоценотического подхода, выделяется два типа: **Phorbion** (травяно-гипновый) и **Hygrosphagnion** (сфагновый). Первый тип связан с низинными болотами и наличием грунтового или делювиального питания. Специфика второго типа связана с сильной эдификационной ролью сфагновых мхов, обуславливаю-

щих набор видов сосудистых растений, способных к сосуществованию с ними.

В описанных нами растительных сообществах горных болот участие сфагновых мхов варьирует от полного отсутствия до практически сплошного покрова. Это затрудняет проведение границы между сфагновыми и травяно-гипновыми сообществами. Для первичной классификации мы применили кластерный анализ, в результате которого хорошо выделились группы описаний с доминированием следующих видов: *Carex rostrata* (кластер 1 на рис. 4), *Sphagnum subsecundum* Nees с *Carex rostrata* (кластер 2) (при понижении порогового расстояния объединяются в один кластер), *Scirpus sylvaticus* L. (13), *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link, (17) *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. (18), *Carex cespitosa* (19), *Carex transcaucasica* (20). Сообщества этих групп могут быть выделены в отдельные синтаксоны в ранге формаций. При этом далеко не все стоящие между ними кластеры удалось интерпретировать как синтаксономические единицы.

Так, более или менее выражена группа сообществ с доминированием *Equisetum palustre* (она лишь частично перекрывается с сообществами, в которых доминирует *Molinia caerulea* Moench и которые были исключены из-за неясной очерченности и небольшого числа описаний; кластер 3 на рис. 4). Труднее разделить сообщества с высоким обилием *Sphagnum teres* (Schimp.) Åongstr., *S. obtusum* Warnst., *Calamagrostis pseudophragmites* (Haller f.) Koeler и *Sphagnum flexuosum* Dozy et Molk. — все эти виды содоминируют в разных сочетаниях, а кластеры описаний с ними (3—8) сливаются в единый кластер при понижении порогового расстояния. Однако если придать большее значение сфагновым мхам, которые считаются более сильными эдификаторами (Yurkovskaya, 1995), можно выделить в отдельную формацию сообщества с доминированием *Sphagnum flexuosum*, обилие которого в кластере 8 составляет 60—100%. Также при объединении некоторых описаний из соседних кластеров более или менее выделяется группа сообществ с доминированием *Sphagnum teres* (в ряде сообществ он содоминирует со *Sphagnum obtusum*). Отдельный кластер (15) образуют приречные сообщества, в которых преобладают виды, характерные для проточных местообитаний — *Catabrosa aquatica* (L.) P. Beauv., *Cardamine seidlitziana* Albov, *Palustriella falcata* (Brid.) Hedenäs. Перечисленные группы также были выделены в ранге формаций.

Довольно сильно перекрываются кластеры с описаниями, в которых обильные виды *Carex disticha*, *Menyanthes trifoliata*, *Calligonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, *Sphagnum squarrosum* Crome, *Carex diandra* Schrank образуют разные сочетания (кластеры 9—12). Из этих кластеров в отдельную фор-

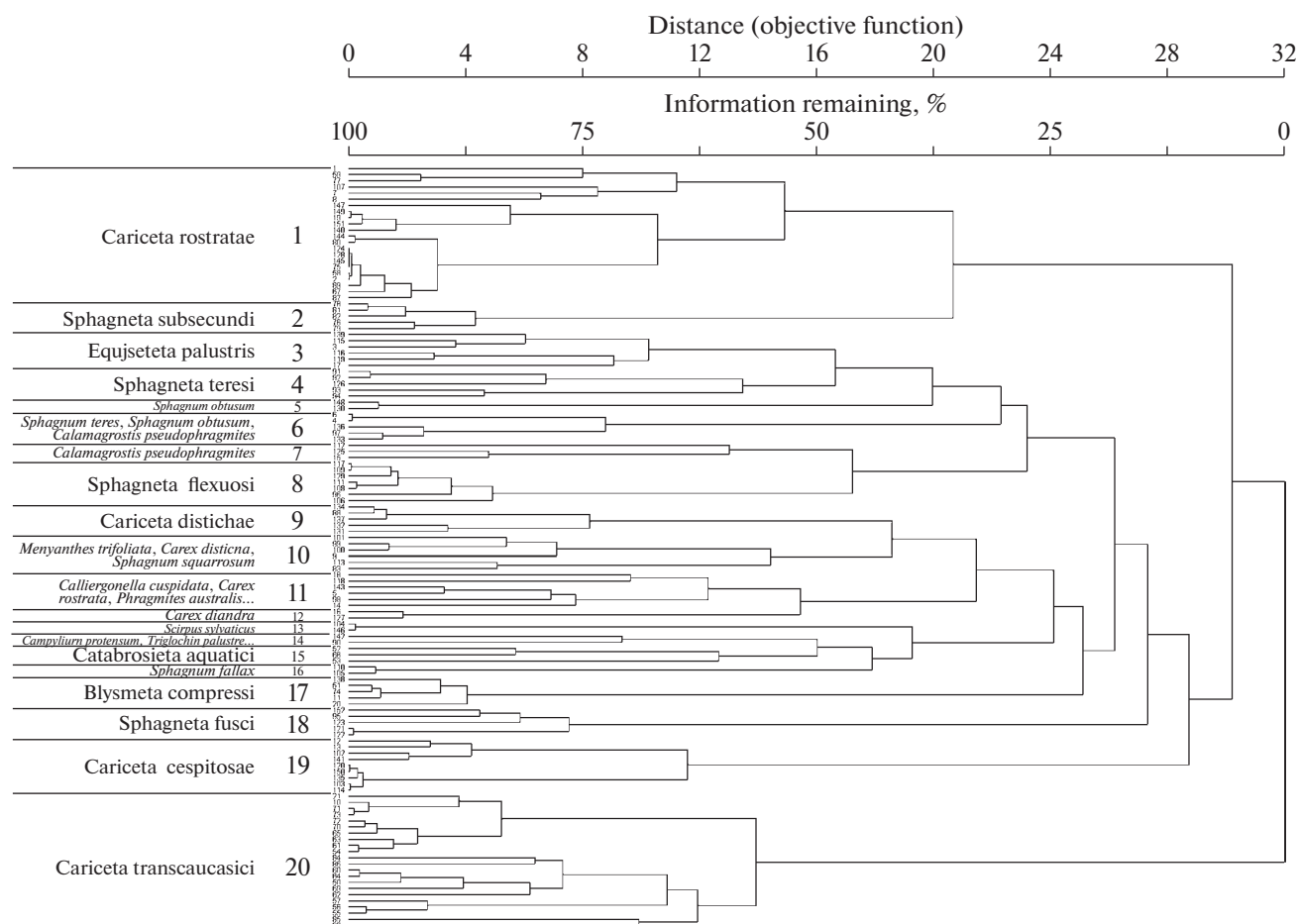


Рис. 4. Кластерная дендрограмма выделенных формаций и не включенных в них описаний.

Fig. 4. Cluster analysis dendrogram of the resulting formations and relevés not included in them.

мацию удалось выделить только описания с доминированием *Carex disticha* (кластер 9). Вахта достигает высокого обилия как здесь, так и в некоторых сообществах с доминированием *Sphagnum teres* и *S. flexuosum*, оказавшихся в других кластерах и отнесенных к соответствующим формациям. *Calliergonella cuspidata* обильна в сообществах с доминированием разных видов сосудистых растений и мхов, но гипновые мхи не считаются сильными эдикаторами (Yurkovskaya, 1995) и четкая группа с ней не выделяется.

Описания, входящие в кластеры, в которых не удалось выделить формации, из дальнейшего анализа были исключены. Также не использовались кластеры из небольшого числа описаний с доминированием *Scirpus sylvaticus* (13) и *Sphagnum fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr. (16) — несмотря на то, что эти виды абсолютно доминируют и группы довольно четко очерчены, для статистического анализа по ним пока недостаточно данных.

Для визуализации выделенных групп и выявления гипотетических экологических факторов,

влияющих на состав сообществ, была проведена ординация, основанная на бестрендовом анализе соответствия (DCA) (рис. 5). Наибольшая нагрузка приходится на ось 1, она составляет 0.098 (кумулятивная нагрузка — 0.173). Расположение формаций вдоль оси 1 хорошо коррелирует с градиентом степени проточности. Корреляцию с другими осями установить не удалось, поэтому мы расположили характеристику формаций в тексте и данные по ним в таблице 1 вдоль оси 1.

Ниже приводится характеристика наиболее четко очерченных формаций (табл. 1). В связи с малым числом описаний для большинства формаций, выделение в них ассоциаций не проводилось. По мере накопления материалов это будет выполнено в дальнейшем.

Формация *Sphagneta fusci*

Сообщества с доминированием *Sphagnum fuscescens* были описаны на кочках переходного болота в долине р. Карасу и на окраинах двух зарастающих озер в долине р. Курноятсу. Травяно-кустар-

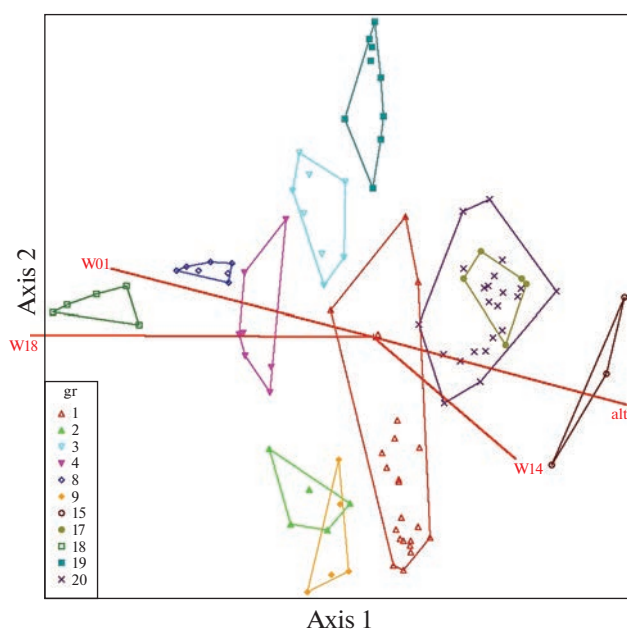


Рис. 5. Ординационная диаграмма формаций (номера формаций соответствуют номерам в табл. 1 в Приложении: 1 – *Cariceta rostratae*; 2 – *Sphagneta subsecundi*; 3 – *Equiseteta palustris*; 4 – *Sphagneta teresi*; 8 – *Sphagneta flexuosi*; 9 – *Cariceta distichae*; 15 – *Catabrosieta aquatici*; 17 – *Blysmeta compressi*; 18 – *Sphagneta fuscii*; 19 – *Cariceta cespitosae*; 20 – *Cariceta transcaucasici*). Alt – высота над уровнем моря, W01 – среднегодовая температура, W14 – количество осадков в наиболее сухой месяц, W18 – количество осадков в наиболее теплый квартал.

Fig. 5. Ordination diagram of formations (the numbers of formations correspond to the numbers in Table 1 in Appendix: 1 – *Cariceta rostratae*; 2 – *Sphagneta subsecundi*; 3 – *Equiseteta palustris*; 4 – *Sphagneta teresi*; 8 – *Sphagneta flexuosi*; 9 – *Cariceta distichae*; 15 – *Catabrosieta aquatici*; 17 – *Blysmeta compressi*; 18 – *Sphagneta fuscii*; 19 – *Cariceta cespitosae*; 20 – *Cariceta transcaucasici*). Alt – altitude above sea level, W01 – annual mean temperature, W14 – precipitation of driest month, W18 – precipitation of warmest quarter.

ничковый ярус несомкнутый, его покрытие составляет 30–70%. Высоким постоянством обладают *Empetrum caucasicum* Juz., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rhododendron luteum* Sweet. Наиболее обильны в разных сообществах *Empetrum caucasicum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis pseudophragmites*, *Menyanthes trifoliata*, встречаются *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Calamagrostis pseudophragmites*, *Carex rostrata* и др. Число видов травяно-кустарничкового яруса колеблется от 5 до 13, мхов – от 1 до 5. В сообществах с брусникой, описанных на кочках переходного болота, к *Sphagnum fuscum* примешиваются *S. flexuosum* и *S. palustre* L., образуя сомкнутый моховой покров, заходят как осоки из фоновое сообщества формации *Sphagneta subsecundi*, так и мезофильные виды – *Pinus sylvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin, *Juniperus communis* L.

subsp. *hemisphaerica* (J. et C. Presl.) Nyman, *Rhododendron caucasicum* Pall, *Vaccinium myrtillus* L. Описания с доминированием *Empetrum caucasicum* и *Menyanthes trifoliata* выполнены на заболоченных участках по краям заросших озер, где сфагновые мхи образуют сплошной ковер. В сообществах с шикшей ее обилие меняется от края болота к центру и достигает максимума вдоль границы, отделяющей сфагновую окраину от более обводненной центральной части болота. В моховом покрове в сообществе с вахтой содоминантом является *Sphagnum divinum* Flatberg et K. Hassel. В сообществе с обилием *Calamagrostis pseudophragmites* покрытие сфагновых мхов менее выражено – всего 40%.

Сходные сообщества наблюдала Е.М. Брадис (Bradis, 1951) в горах Закарпатья, где изредка встречаются олиготрофные болота, сложенные *Sphagnum fuscum* и *Empetrum*, но в их сложении принимает участие больше олиготрофных видов.

Полукустарничково-сфагновые сообщества с доминированием *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum nigrum* описал И.И. Тумаджанов (Tumadzhyanov, 1948) на висячих болотах в долине р. Алибек-Ульген (притока Теберды), на высоте 2300–2500 м над ур. м., а также на кочках зарастающих озер в межморенных понижениях в долине р. Гончарих на высоте 2100–2200 м над ур. м. В отличие от наших сообществ, из сфагновых мхов на них преобладали *Sphagnum girgensohnii* и *S. warnstorffii*, а на кочках – *S. acutifolium* (сейчас – *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.).

Формация *Sphagneta flexuosi*

Сообщества встречаются на сплавинах зарастающих и заросших озер в долине р. Курнойте, покрывая небольшие болота целиком или располагаясь ближе к берегам на топких окраинах более крупных болот. В травяном покрове часто доминирует *Calamagrostis pseudophragmites*, реже *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum polystachion* L., *Carex canescens* L., *Molinia caerulea*. Сфагновые мхи образуют сплошной покров, в одном из сообществ совместно со *Sphagnum flexuosum* обильны *S. divinum*. Количество видов в травяном покрове от 4 до 13, в моховом – 1–6. Наиболее постоянно встречаются *Calamagrostis pseudophragmites*, *Carex canescens*, *C. rostrata*, *Potentilla erecta*, а в моховом покрове – *Polytrichum strictum* Brid., *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenäs, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.

Формация *Sphagneta teresi*

Сообщества с доминированием *Sphagnum teresi* довольно пестрые по составу и обилию сопутствующих видов. На разных болотах в травяном ярусе преобладают *Comarum palustre* (болото Каширты), *Menyanthes trifoliata*, *Calamagrostis pseudo-*

phragmites. На некоторых участках совместно с другими видами значимым обилием обладает *Phragmites australis* (Cav.) Steud., а в моховом покрове местами содоминируют *Sphagnum obtusum*, *S. divinum*, *Campylium protensum* (Brid.) Kindb. Покрытие сфагновых мхов варьирует от 25 до 100%. Наиболее постоянно встречаются *Carex rostrata*, *C. canescens*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum squarrosum*. Всего в травяном покрове от 6 до 27 видов в описании, в моховом — от 3 до 9. Сообщества формации описаны в центральной части болота Каширты и в долине р. Курнойтсу, где они чаще встречаются на небольших болотцах без открытой воды, реже — вокруг более обводненных травяно-гипновых участков зарастающих озер.

По данным В.В. Акатова (Akotov, 1986), сообщества с господством *Sphagnum teres* образуются при зарастании озер после затягивания осокой (*C. rostrata*) всего или большей части водоема. И.И. Тумаджанов считает сообщества со *Sphagnum teres* и *S. subsecundum* наиболее ранней стадией, на которой появляются сфагновые мхи, позднее же их сменяет менее гидрофильный *Sphagnum warnstorffii* (Tumadzhyanov, 1948).

Формация *Sphagneta subsecundi*

Сообщества формации описаны только в каскадной системе болот на левом берегу р. Карасу. На переходных болотах здесь встречаются кочки с сообществами формации ***Sphagneta fusci***, но преобладают плоские участки, на которых большую роль играют осоки (20–50%). Во всех описаниях в травяном ярусе доминирует *Carex rostrata*, регулярно встречаются *Carex echinata* Murray, *Potentilla erecta*, *Dactylorhiza euxina* (Nevski) Czerep., *Carex limosa* L., *Nardus stricta*. Покрытие сфагновых мхов варьирует от 20 до 80%, содоминантом *Sphagnum subsecundum* местами является *S. flexuosum*. Число видов колеблется от 7 до 25 в травяном ярусе и от 2 до 5 в моховом.

По данным К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963a), сообщества с преобладанием *Sphagnum subsecundum* являются сравнительно широко распространенными на Кавказе. Сходные сообщества описаны Р.А. Еленевским (Elenevskiy, 1949) на Западном Кавказе на р. Азмыш, притоке верховья р. Мзымты, на высоте 1900–1950 м над ур. м. Здесь также обильны *Carex rostrata* и *C. echinata* (названы синонимами — *C. inflata* и *C. stellulata*), а в моховом покрове *Sphagnum subsecundum* местами доминирует совместно со *S. fallax* (*S. apiculatum*) и в небольшом количестве — с другими видами, в том числе со *S. flexuosum* (*S. amblyphyllum*). Подобные сообщества встречаются и в горах Закарпатья, где Е.М. Брадис (Bradis, 1951) описала осоково-сфагновые эвтрофные болота с *Carex echinata*, *C. canescens*, *C. rostrata*, *Sphagnum teres*, *S. subsecundum*.

Формация *Cariceta distichae*

Содоминантами *Carex disticha* в разных сообществах могут являться *Carex rostrata*, *Equisetum palustre* или *Phragmites australis*, в моховом покрове обильны *Calliergonella cuspidata* (35–70%), реже *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. или же мхи необильны. Высоким постоянством обладают *Carex rostrata*, *Equisetum palustre*, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. В травяном ярусе описаний насчитывается от 4 до 12 видов, в моховом — от 1 до 3. Чаще всего сообщества этой формации встречаются в наиболее обводненных центральных частях небольших болот или на топких участках заболачивающихся озер в долине р. Курнойтсу, описаны они также и на болоте Каширты.

Формация *Equiseteta palustris*

Сообщества характерны для окраин более обширных болот, где образуют полосы от 2 до 20 м шириной, реже они покрывают небольшие болота целиком или располагаются в их центральных частях. Встречаются как сообщества со значительной ролью болотных видов (*Phragmites australis*, *Carex diandra*, *C. disticha*, *Menyanthes trifoliata*), так и сообщества с заметной ролью луговых видов (*Molinia caerulea*, *Filipendula ulmaria*, *Ligularia subsagittata* Pojark.). Местами образуются и практически чистые хвощевые сообщества. Покрытие хвоща варьирует от 15 до 85%, участие мхов — от отсутствия до сомкнутого покрова из *Calliergonella cuspidata* или *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr., описано также сообщество со значительным участием *Sphagnum flexuosum*. Наиболее постоянными видами являются *Festuca rubra* L., *Filipendula ulmaria*, *Ligularia subsagittata*, *Geranium palustre* L., *Epilobium palustre* Willd. Всего в травяном покрове присутствует от 6 до 27 видов, в моховом — от 0 до 6.

Формация *Cariceta cespitosae*

Сообщества с доминированием *Carex cespitosa* занимают переувлажненные местообитания в местах выхода грунтовых вод, вдоль ручьев и по окраинам болот в местах вытекания из них водотоков. Они не заходят в высокогорья, все описанные нами сообщества располагались в долине р. Курнойтсу на высоте от 1669 до 1834 м над ур. м. Помимо *Carex cespitosa*, обычными для данной формации являются *Filipendula ulmaria*, *Vicia cracca* L., *Poa palustris* L. Постоянным спутником осоки дернистой и местами содоминантом является *Equisetum palustre*. В сообществах регулярно встречаются *Geranium palustre*, *Ligularia subsagittata*, *Ranunculus oreophilus* M. Bieb., характерные также для влажных лугов. Моховой покров практически не выражен. Число видов в травяном ярусе от 11

до 32 — это самые богатые по видовому составу сообщества. Количество видов мхов — от 0 до 6.

В эколого-флористической классификации ассоциация **Caricetum cespitosae** Steffen 1931 находится на границе между сырыми лугами и низинными болотами (Vasilevich, Smagin, 2007). На описанной территории сообщества осоки дернистой были встречены как на отдельных участках, так и в комплексе с сообществами других формаций на окраинах болот.

Формация *Cariceta rostratae*

Это одна из наиболее часто встречающихся формаций на изученной нами территории. Ее сообщества охватывают максимальный диапазон высот — от 1350 до 2422 м над ур. м. Встречаются как почти чистые заросли *Carex rostrata*, занимающие наиболее обводненные местообитания, так и сообщества с участием других видов осок (*Carex canescens*, реже *Carex limosa*, *C. transcaucasica* и др.) и мхов (*Calliergonella cuspidata*, реже *Climacium dendroides*, *Sphagnum subsecundum*, *Calliergon cordifolium* и др.). В некоторых сообществах содоминирует *Equisetum palustre* — вероятно, они могут быть выделены в отдельную ассоциацию, как это сделал Кимеридзе (Kimeridze, 1963b). Характерен очень широкий разброс в видовом богатстве сообществ, где в травяном ярусе количество видов варьирует от 1 до 30, а в моховом — от 0 до 7.

Сообщества этой формации являются наиболее широко распространенными на Кавказе, встречаясь как на Большом Кавказе от Западного Кавказа до Дагестана, так и на Малом Кавказе (Barsegyan, 1990), а также в других горных системах. И.И. Тумаджанов (Tumadzhanov, 1948) считает ее пионером заболачивания. К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963b) выделил внутри формации 6 групп ассоциаций, в одной из которых обильны сфагновые мхи. В.В. Акатов (Akotov, 1987) выделил асс. **Primulo auriculatae—Caricetum rostratae** Akotov 1989, близкую к европейской ассоциации **Caricetum rostratae** Osvald 1923 em Dierssen 1982 и объединяющую сообщества низинных болот озерного генезиса (Akotova, Akotov, 2023). К последней ассоциации отнес сообщества болот с *Carex rostrata* Тебердинского заповедника В.Г. Онипченко (Onipchenko, 2002).

Формация *Cariceta transcaucasici*

Большинство сообществ этой формации сосредоточено в долине р. Карасу у верхнего предела распространения болот, достигая наибольшей из исследованных сообществ высоты — 2484 м над ур. м. Местами содоминантом *Carex transcaucasica* выступает *Blysmus compressus*, реже *Carex leporina* L. С большим постоянством встречаются *Carex rostrata*, *C. canescens*, реже, в основном ближе к проточной воде — *Cardamine seidlitziana*, а по наиболее

вытоптаным участкам — *Nardus stricta*. По окраинам болот встречаются и другие луговые виды — *Poa pratensis* L., *Trifolium repens* L. Покров мхов колеблется в широких пределах — от полного отсутствия до 70%. Наиболее часто встречается *Climacium dendroides*, реже *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb., *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J. Kop., *Phlo-notis tomentella* Molendo и др., в том числе сфагновые мхи (*Sphagnum warnstorffii* Russow, *S. squarrosum*). В травяном покрове количество видов в описаниях разных сообществ колеблется от 4 до 30, в моховом — от 0 до 6. Сообщества развиваются на мало-мощном торфе по днищам троговых долин и на моренных террасах вдоль рек, слагая отдельные небольшие болота, либо располагаются по краям более крупных болот (окраины болота Каширты).

Синонимами *Carex transcaucasica* T.V. Egorova являются *C. dacica* auct. non Heuff. (название, принятое в старой литературе) и *C. nigra* auct. non (L.) Reichard (Zernov, 2006). Т.В. Егорова считает *Carex transcaucasica* видом, замещающим *C. nigra* на Кавказе и во всей Западной Азии (Egorova, 1999). На сайте WFO она считается подвидом *C. nigra* (*Carex nigra* ssp. *transcaucasica* (T.V. Egorova) Jim. Mejías, G.E. Rodr.-Pal., Amini Rad et Martín-Bravo). В.Г. Онипченко приводит эту осоку как *Carex nigra* (L.) Reichard, считая *C. dacica* Heuff. и *C. transcaucasica* Egor. ее синонимами (Onipchenko, 2002). В связи с этим мы сочли сопоставимыми сообщества, образованные *Carex transcaucasica*, *C. nigra* и *C. dacica* (последней — на Кавказе) при сравнении наших данных с материалами из разных литературных источников.

По данным К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963a), формация **Cariceta dacicae** специфична для альпийского пояса и широко распространена на высотах от 1800 до 2800 м над ур. м. В Армении сообщества этой формации встречаются в озерно-моренных ландшафтах ранних фаз отступления ледников (Barsegyan, 1990). Это согласуется с нашими данными — большинство болот с доминированием *Carex transcaucasica* описаны нами в долине р. Карасу на высотах от 2005 до 2484 м над ур. м., ниже они встречались лишь единично, и здесь их существование, в соответствии с данными К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963a), может быть связано с питанием холодными грунтовыми водами.

По мнению В.В. Акатова (Akotov, 1987), выделенная им в широком понимании асс. **Caricetum dacicae** может быть отнесена к союзу **Scheuchzerio-Caricetea nigrae**, порядку **Caricetalia nigrae**. Позднее он (Akotov, 1989) приводит ее как асс. **Primulo auriculatae—Caricetum dacicae** Akotov 1989. Сообщества этой ассоциации встречаются в прибрежной и периодически затопляемой зонах озер, на аллювиальных отложениях в дельтовых зонах рек и ручьев (Akotova, Akotov, 2023). В.Г. Онипченко (Onipchenko, 2002) сообщества болот с этой осокой, описан-

ные в высокогорьях Тебердинского заповедника, отнес к новым асс. **Caro caucasicum**—**Caricetum nigrae** и **Swertio ibericae**—**Caricetum nigrae** союза **Caricetalia fuscae** Koch 1926 em Braun-Blanquet 1949, класса **Scheuchzerio**—**Caricetea fuscae** Tüxen 1937.

Формация *Blysmeta compressi*

Сообщества этой формации располагаются по окраинам болот в переходных к луговому местообитаниях, часто на сильно вытоптанных местах. Помимо *Blysmus compressus*, обычными видами для формации являются *Triglochin palustris* L. и *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. Характерно участие видов мелкотравья, как болотных, так и луговых. Часто встречаются *Juncus articulatus* L., *Carex rostrata*, реже *C. transcaucasica*. Мхи чаще не играют заметной роли, местами б.м. обильны *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey et Scherb., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. Количество видов травяного яруса — от 8 до 12, мохового — от 0 до 2. Большинство сообществ описано на высоте более 2000 м над ур. м.

По данным К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1963b), сообщества формации **Blysmeta compressi** встречаются только на субстратах, богатых карбонатами. Сообщества этой формации широко распространены как на Кавказе, так и на других горных территориях. Н.А. и Е.А. Буш (Bush, Bush, 1936) описали асс. **Blysmetum compressi** на болотистом сенокосном лугу в бассейне р. Большой Лиахвы в Южной Осетии, на высоте 1900 м над ур. м. А.М. Барсегян (Barsegyan, 1990) приводит формацию *Blysmus compressus* для Армении, где она развивается на сильно увлажненных склонах гор и не занимает больших площадей. Нами сообщества с доминированием *Blysmus compressus* были встречены на небольших болотах в Дагестане (Liksakova et al., 2021). А.М. Ибрагимова (Ibragimova, 2015) относит блисмусовую формацию в Нахичеванской Автономной Республике к классу формаций Субальпийские болота. На западе Ирано-Туранской флористической области сообщества с *Triglochin maritima* и *Blysmus compressus* выделены в отдельную группу, относящуюся к союзу **Dactylorhiza umbrosae**—**Caricion orbicularis** A. Nowak et al. 2016 класса **Scheuchzerio**—**Caricetea fuscae** (Naqinezhad et al., 2021). Авторы отмечают, что синтаксономическое положение этой группы сообществ еще будет уточняться, поскольку ее основные виды отмечены и в других сообществах.

Формация *Catabrosieta aquatici*

На сильно обводненных местообитаниях на высоте более 2400 м над ур. м. среди сообществ *Carex transcaucasica* и вдоль водотоков встречаются участки с доминированием *Cardamine seidlitziana*, *Catabrosa aquatica*, *Juncus articulatus*. В моховом по-

крове часто обильна *Palustriella falcata*. В травяном ярусе 3–9 видов, в моховом — от 0 до 3. Несмотря на то, что в данную формацию вошли только 3 описания, мы сочли правомерным ее выделить, поскольку подобные сообщества хорошо узнаваемы и были встречены нами среди болот в других регионах Кавказа. Эти сообщества можно отнести к околотовидным, тем не менее они входят в комплексы растительности описанных болот.

По местообитаниям и сходным видам с нашими описаниями сравнимы сообщества асс. **Cerastio cerastioidis**—**Cardaminetum uliginosi**, выделенной В.Г. Онопченко в Тебердинском заповеднике (Onipchenko, 2002). Ассоциация отнесена к союзу **Montio**—**Cardaminetalia** Pawlowski 1928 em Zechmeister 1993 класса **Montio**—**Cardaminetea**, характерного для сообществ, связанных с холодными водотоками. *Cardamine uliginosa* понимается автором в широком смысле.

В описанные формации не вошли группы, выделяющиеся по кластерам из 1–2 описаний (рис. 4) и содержащие явно выраженные доминанты — это сообщества с доминированием *Sphagnum obtusum*, *S. fallax*, *S. palustre*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex diandra*, а также группы с неясными границами, пересекающимися субдоминантными видами или без четко выраженных доминантов и с небольшим количеством описаний — с *Molinia caerulea*, *Menyanthes trifoliata*, *Calamagrostis pseudophragmites*, *Phragmites australis*, *Sphagnum squarrosum*, *Calliergonella cuspidata*.

Sphagnum obtusum образует почти сплошной моховой покров в сообществе с высоким обилием *Equisetum palustre* и в сообществе с незначительным участием *Eriophorum polystachion* и *Carex limosa*. *Sphagnum fallax* доминирует в сообществах с участием *Carex rostrata* и *Eriophorum polystachion*. *Sphagnum palustre* доминирует в вейниково-сфагновом сообществе с участием *Sphagnum flexuosum* по краю зарастающего озера. В сообществах со *Scirpus sylvaticus*, описанных на небольшом болоте и на краю зарастающего озера в сильно обводненных местообитаниях, камыш абсолютно доминирует. Подобные сообщества неоднократно приводит И.И. Тумаджанов (Tumadzhanov, 1948) для разных участков бассейна р. Теберды, где они встречаются вдоль стоков грунтовых вод и на заболоченных берегах подпруженных мореной озерков. Сообщества с *Carex diandra* изредка встречаются по заболоченным берегам зарастающих озер, образуя практически чистые заросли либо со значительным участием гипновых мхов — *Calliergonella cuspidata*, *Aulacomnium palustre*.

В большей части сообществ с *Molinia caerulea* был обилен *Equisetum palustre*, и они вошли в формацию с его доминированием, лишь в одном описании на окраине болота хвощ отсутствовал, а совместно с молинией встречались *Potentilla erecta*, *Carex vaginata*

Tausch, *Festuca rubra*, *Polygonum carneum* K. Koch и некоторые луговые виды, разреженный моховой покров (покрытие 10%) образован пятнами *Sphagnum teres*. По данным И.И. Тумаджанова (Tumadzhyanov, 1948), *Molinia caerulea* разрастается в местах сильной минерализации торфа. Молиниевые сообщества обычно относят к влажным лугам (Redkiye..., 2013 и др.). Тем не менее, они часто связаны с болотами, иногда являются результатом их деградации после выпаса.

Сообщества с высоким обилием *Menyanthes trifoliata* встречаются в разнообразных местообитаниях — в центральной части болота Каширты, по обводненным берегам зарастающих озер, по сфагновым сплави́нам. В некоторых сообществах по краям озер с большим или меньшим обилием присутствует *Sphagnum squarrosum*, в других обильна *Calliergonella cuspidata*. В травяном покрове в разных сообществах с вахтой содоминируют *Carex disticha*, *C. rostrata*, *Equisetum palustre*. Некоторые сообщества по доминантам в моховом покрове были отнесены к формациям *Sphagneta flexuosi* или *Sphagneta teresi*. В итоге по имеющимся данным выделить отдельную б.м. цельную формацию с вахтой не удалось. Такую формацию выделял ранее К.Р. Кимеридзе (Kimeridze, 1964). По его данным, сообщества этой формации распространены по всему Кавказу, на территории горных областей и в Колхидской низменности, однако встречаются редко и не занимают больших площадей. В большинстве случаев они приурочены к болотам озерного происхождения, реже встречаются в болотных комплексах родникового питания в условиях слабопологого рельефа. Вахта обладает широким экологическим диапазоном, встречаясь как на сильно обводненных местообитаниях (где является пионерным видом при зарастании озер), так и в мезотрофных и иногда — олиготрофных условиях (Kimeridze, 1964).

Описания сообществ с доминированием *Calamagrostis pseudophragmites* также частично попали в формации *Sphagneta flexuosi* или *Sphagneta teresi*, в одном из описаний обилие *Sphagnum palustre*, в другом моховой покров не выражен и заметное участие принимают луговые виды — *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre* и др.

Phragmites australis является содоминантом в травяном покрове формаций *Equiseteta palustris*, *Sphagneta teresi*, *Cariceta distichae*, и лишь в одном сообществе по краю озера тростник выходит на первый план. Как правило, сообщества с участием тростника занимают сильно обводненные местообитания. *Sphagnum squarrosum* образует сообщества совместно с *Menyanthes trifoliata*, *Carex disticha*, встречается в сообществах со *Sphagnum teres*, *S. flexuosum*, *S. palustre*, *Calliergonella cuspidata*, при этом не всегда является доминантом — его обилие колеблется от 10 до 60%. Чаще всего он разраста-

ется по обводненным окраинам болот. Обилие *Calliergonella cuspidata* колеблется от 15 до 40%, она образует сообщества с *Carex rostrata*, *C. diandra*, *Menyanthes trifoliata*, *Phragmites australis* и др.

На ординационной диаграмме (рис. 5) в левой части расположились описания формации *Sphagneta fuscii*, основной доминант которых характерен для олиготрофных болот. Правее располагаются формации мезоевтрофных и евтрофных видов — *Sphagneta flexuosi*, *Sphagneta teresi*, и внизу — *Sphagneta subsecundi*. Таким образом, все сфагновые формации оказались в левой и левой нижней частях ординационной диаграммы. Эти формации по классификации Т.К. Юрковской (Yurkovskaya, 1995) можно отнести к типу растительности *Hygrosphagnion* — сфагновый. В остальных формациях главная роль принадлежит травяному покрову, во многих из них заметное участие принимают гипновые мхи. Большая часть этих формаций относится к типу растительности *Phorbion* — гипново-травяной. Некоторые формации стоят на границе между болотами и влажными лугами и разными авторами трактуются по-разному. К таким формациям можно отнести *Cariceta cespitosae* и *Blysmeta compressi*, расположившиеся ближе к правой части диаграммы, а также сообщества с доминированием *Molinia caerulea*. Формация *Catabrosieta aquatici* включает приручьевые сообщества, которые часто связаны с болотами и нередко пересекают их. Они оказались в самой правой части ординационной диаграммы. Таким образом, вдоль оси 1 мы наблюдаем градиент от сообществ, связанных с застойным увлажнением, к проточным приручьевым. Центральную часть диаграммы занимает формация *Cariceta rostratae*, одна из наиболее широко распространенных.

С осью 1 частично коррелирует высота над уровнем моря, однако распределение сообществ не всегда отражает эту корреляцию. Так, сообщества формации *Sphagneta fuscii*, располагающиеся в правой части диаграммы, местами занимают довольно высокие местоположения, доходя до 2149 м над ур. м. При этом расположение сообществ формаций *Catabrosieta aquatici*, *Blysmeta compressi* и *Cariceta transcaucasici* действительно чаще связано с высокогорьями. Анализ высотного распределения описанных сообществ разных формаций показал, что самый широкий диапазон высот свойственен сообществам формации *Cariceta rostratae*. На наибольшую высоту — 2484 м над ур. м. — входят сообщества формации *Cariceta transcaucasici*, а самые низкие местоположения занимают сообщества формации *Cariceta cespitosae*. С высотой и осью 1 отрицательно коррелируют среднегодовая температура и количество осадков наиболее теплого квартала. Эти же факторы оказались наиболее значимыми при построении модели потенциального распределения болот на Большом Кавказе (Liksakova et al., 2023). Более или менее положительно кор-

релирует количество осадков в наиболее сухой месяц (т.е. количество снега в январе).

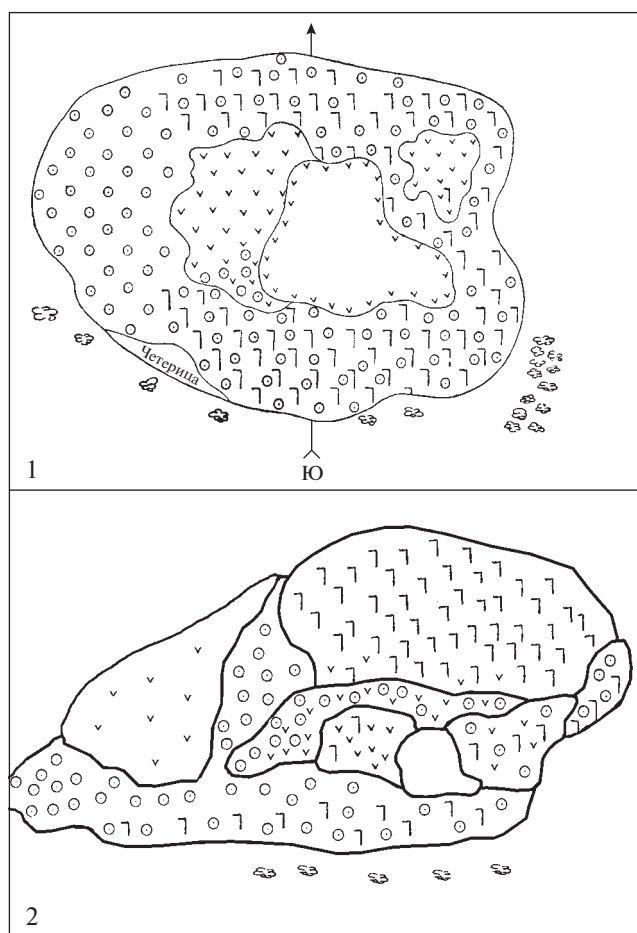
На 20 из 38 описанных нами болот были найдены сфагновые мхи. Из них на наибольшую высоту (2390 м над ур. м.) заходит *Sphagnum warnstorffii*. По данным И.И. Тумаджанова (Tumadzhanov, 1948), этот же вид заходит на наибольшую высоту в долине р. Джамагат (приток Теберды).

Динамика болот

В.В. Акатов (Akaton, 1987) на основании анализа аэрофотоснимков и любительских фотографий, выполненных за 15–30–50 лет до его исследований, сделал вывод, что степень зарастания озер за это время практически не изменилась. Причина этого в том, что глубина, на которой могут расти укореняющиеся осоки и другие гелофиты, относительно постоянна, а накопление органических веществ, уменьшающих глубину озера вне их зарослей, происходит очень медленно. Горизонтальный рост сплавин также происходит очень медленно и при масштабе аэрофотоснимков 1 : 30000 не различим.

Сравнивая наши описания растительности болота Каширты с описаниями Н.А. Буша (Bush, 1932), мы пришли к выводу, что состав флоры и растительности несколько изменился, в основном — в сторону увеличения роли видов мезотрофных и мезоевтрофных болот (Shilnikov et al., 2021).

В работе Д.А. Тарноградского (Tarnogradskiy, 1959) приводятся довольно подробные картосхемы нескольких болот с озерами (“осоково-сфагновых озер”) в долине р. Курнойтсу. Мы сопоставили картосхемы с нашими фотографиями, описаниями и крупномасштабными космическими снимками Yandex (рис. 6–8). Для наглядности на составленных нами картосхемах использованы легенда и условные обозначения Тарноградского. На “1-м осоково-сфагновом озере” (название из работы Тарноградского) бросается в глаза уменьшение площади открытой воды (рис. 6). В северной части болота на месте осоково-сфагнового сообщества сейчас расположено вахтово-сфагновое с участием шикши. Вахта по-прежнему обильна к северо-востоку и к западу от открытой воды. Часть осокового сообщества у западного края болота сменилась вахтово-хвощевым. “3-е осоково-сфагновое озеро” (рис. 7) почти не изменилось, лишь в центральной части по нашим данным преобладают осоковые сообщества вместо осоково-сфагновых у Тарноградского и присутствуют небольшие окна открытой воды. Предположительно, их появление может свидетельствовать о деградации болота. С эрозийными процессами может быть связан и торфяной вал, отделяющий сфагновую сплавину от заросшей осоками центральной части (рис. 3). Торфяные валы



Условные обозначения:

1 2 3 4

Рис. 6. Сопоставление картосхемы 1-го осоково-сфагнового озера из работы Д.А. Тарноградского (Tarnogradskiy, 1959) (1) с современной картосхемой (2). 1 — *Sphagnum* sp., 2 — *Carex* sp., 3 — *Menyanthes trifoliata*, 4 — кустарник.

Fig. 6. Comparison of the schematic map of the 1st sedge-sphagnum lake from the work of D.A. Tarnogradskiy (1959) (1) with a modern schematic map (2). 1 — *Sphagnum* sp., 2 — *Carex* sp., 3 — *Menyanthes trifoliata*, 4 — shrub.

описаны Т.В. и В.В. Акатовыми по краям зарастающих вторичных озер (Akatoва, Akaton, 2023). На “4-м осоково-сфагновом озере” (рис. 8) очертания водной поверхности практически не изменились, но вокруг воды осоковые сообщества сменились сфагновыми и осоково-сфагновыми. Одну из картосхем Тарноградского не удалось сопоставить с современными болотами, вероятно, это болото сильнее заросло и изменило очертания.

Таким образом, на разных болотах мы можем наблюдать разную степень изменений, касающуюся как зарастания открытой воды, так и смены растительных сообществ.

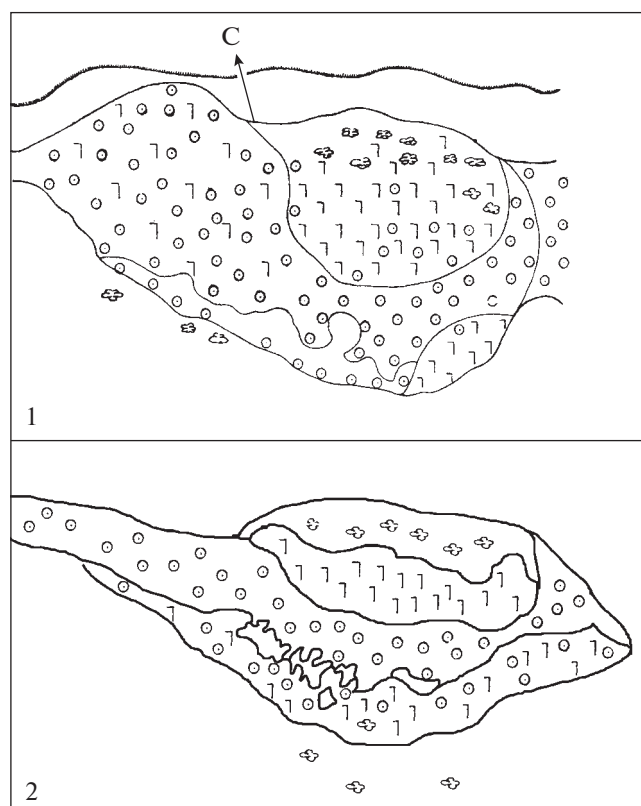


Рис. 7. Сопоставление картосхемы 3-го осоково-сфагнового озера из работы Д.А. Тарноградского (Tarnogradskiy, 1959) (1) с современной картосхемой (2). Обозначения — как на рис. 6

Fig. 7. Comparison of the schematic map of the 3rd sedge-sphagnum lake from the work of D.A. Tarnogradskiy (1959) (1) with a modern schematic map (2). Designations — as in Fig. 6.

Созологическая значимость изученных болот

Сообщества переходных болот каскадной системы в долине р. Карасу включают ряд видов, занесенных в Красную книгу Кабардино-Балкарской Республики (Krasnaya..., 2018) — это рододендрон кавказский *Rhododendron caucasicum*, черника обыкновенная *Vaccinium myrtillus* и брусника обыкновенная *Vaccinium vitis-idaea*, а на нескольких болотах в долине р. Курноятсу найден кокушник комарниковый *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., также занесенный в Красную книгу. Редкими для Кавказа считаются также *Carex limosa*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Comarum palustre*, *Parnassia palustris* L., *Menyanthes trifoliata*, *Meesia triquetra* (Jolycl) Ångstr. и виды сфагнумов (Akatoва, Akatov, 2023). Озерно-болотный комплекс в долине р. Курноятсу содержит наибольшее видовое разнообразие сфагновых мхов для Республики Кабардино-Балкария и для всего Центрального Кавказа — 12 видов (Doroshina, Yakimov, 2019).

Растительность болот вносит важный вклад в разнообразие растительного покрова Кавказа. Ее

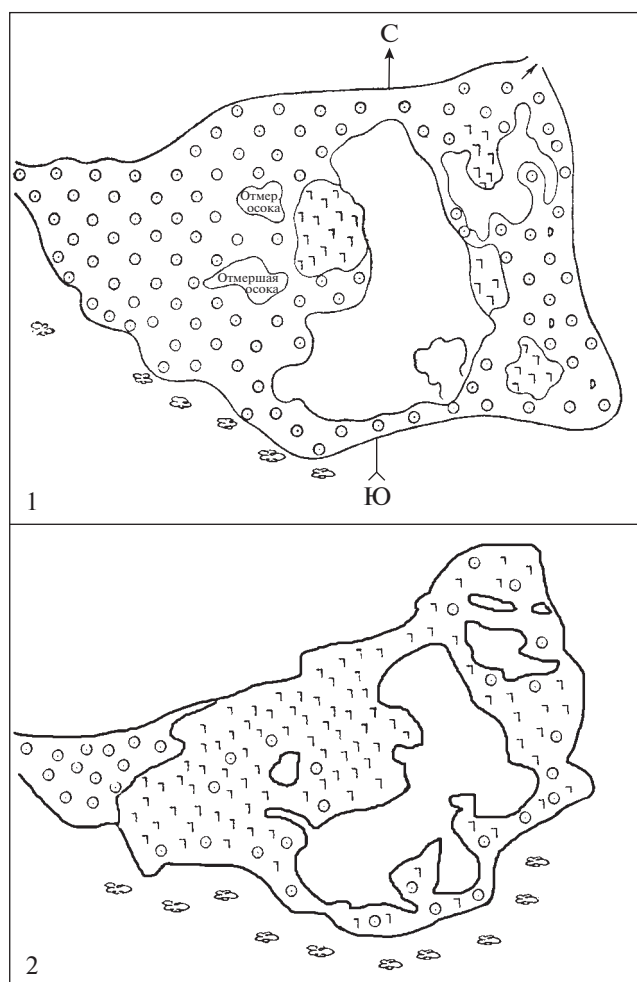


Рис. 8. Сопоставление картосхемы 4-го осоково-сфагнового озера из работы Д.А. Тарноградского (Tarnogradskiy, 1959) (1) с современной картосхемой (2). Обозначения — как на рис. 6.

Fig. 8. Comparison of the schematic map of the 4th sedge-sphagnum lake from the work of D.A. Tarnogradskiy (1959) (1) with a modern schematic map (2). Designations — as in Fig. 6.

формирование связано с дочетвертичным периодом, а распространение по территории Кавказа — с четвертичным оледенением. Высокогорные болота и озерно-болотные комплексы представляют собой редкие реликтовые водно-болотные образования и служат рефугиумами многим видам, малочисленные изолированные популяции которых сильно уязвимы (Doroshina et al., 2017; Akatova, Akatov, 2023). Многие авторы отмечают отрицательное влияние выпаса скота на болота (Akatoв, 1987; Doroshina, Yakimov, 2019 и др.). Мы наблюдали влияние интенсивного выпаса на растительность болот в долине р. Карасу, когда не только разбивается сфагновый покров, но и осоки практически под корень съедаются скотом. Рекомендуется сократить выпас и придать территориям распространения болот природоохранный статус.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследований растительности 38 болот, расположенных в долинах рр. Карасу и Курнойтсу (притоков р. Черек Балкарский), проведена эколого-фитоценотическая классификация болотных сообществ. Выделено 11 формаций, из которых 4 относятся к сфагновому, 4 — к травяно-гипновому типам болотной растительности, 2 близки к влажным лугам и 1 формация является приручевой. Наиболее часто встречаются сообщества формаций **Cariceta rostratae** и **Cariceta transcaucasici**. Ведущую роль в распределении сообществ играет степень проточности увлажнения, что хорошо отражает ординационная диаграмма. Кроме того, влияет высота над уровнем моря, с которой отрицательно коррелируют среднегодовая температура и количество осадков наиболее теплого квартала.

Сообщества формации **Cariceta rostratae** охватывают наибольший диапазон высот над уровнем моря. Выше остальных заходят сообщества формаций **Cariceta transcaucasici**.

Болота с незначительной площадью включают сообщества 1–3 формаций — чаще гипново-травяных, реже сфагновых или гипново-травяных с участием сфагновых. Более крупные болота сочетают сообщества большего числа разных формаций. Наиболее сложно устроены болота вокруг зарастающих озер в долине р. Курнойтсу — они включают сообщества 8 и более формаций.

Зарастание озер и смены растительности болот происходят с различной скоростью. На некоторых болотах, образовавшихся путем зарастания озер, контуры открытой воды на протяжении нескольких десятилетий могут практически не менять свои очертания, другие же очевидно зарастают. На большинстве болот в той или иной степени изменяется состав, положение и соотношение площади разных сообществ.

Несмотря на незначительную площадь, занимаемую болотами, их синтаксономический спектр в бассейне р. Черек Балкарский очень пестрый и разнообразный. Этим обусловлен их значительный вклад в общее биоразнообразие. Изучение и сохранение болот необходимо для сохранения биоразнообразия Кавказа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа Н.С. Ликсаковой выполнена по плановой теме “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” (№ 121032500047-1), работа Г.Я. Дорошиной — “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” № 121021600184-6.

Авторы выражают благодарность за консультации д.б.н. Т.К. Юрковской, д.б.н. Т.Г. Ивченко и к.г.н. А.И. Резникову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Akotov] Акатов В.В. 1986. Основные тенденции в зарастании высокогорных озер Северо-Западного Кавказа. — Бот. журн. 71 (6): 798–804.
- [Akotov] Акатов В.В. 1987. Растительность высокогорных водоемов Северо-Западного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Майкоп. 20 с.
- [Akotov] Акатов В.В. 1989. К синтаксономии сообществ высокогорных болот и гидрофильных лугов Западного Кавказа. М. 32 с. Деп. в ВИНТИ, № 7472-B89.
- [Akotov, Akatova] Акатов В.В., Акатова Т.В. 2006. Луганское высокогорное болото. — В кн.: Водно-болотные угодья России. Том 6. Водно-болотные угодья Северного Кавказа. С. 129–132.
- [Akatova, Akotov] Акатова Т.В., Акатов В.В. 2023. Природоохранная значимость высокогорных болот Западного Кавказа и проблемы их сохранения. — В кн.: Научные основы сохранения полноты биоразнообразия в заповедниках и национальных парках. Перспективные для создания ООПТ территории. — Труды Сочинского национального парка. 15: 22–28.
- [Barsegyan] Барсегян А.М. 1990. Водно-болотная растительность Армении. Ереван. 357 с.
- [Bradis] Брадис Е.М. 1951. Болота горной части Закарпатской области. — Укр. бот. журн. 8 (1): 33–47.
- [Bush] Буш Н.А. 1932. О болотах озерного происхождения в Балкарии и Дигории (Центральный Кавказ). — Труды Ботанического музея АН СССР. 25: 7–16.
- [Bush, Bush] Буш Е.А., Буш Н.А. 1936. Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. — Труды СОПС АН СССР, серия Закавказская. 18: 12–263.
- [Doroshina et al.] Дорошина Г.Я., Кузьмина Е.Ю., Николаев И.А. 2017. Сфагновые мхи (Sphagnaceae, Bryophyta) Южной Осетии (Кавказ). — Новости сист. низш. раст. 51: 232–241.
- [Doroshina, Yakimov] Дорошина Г.Я., Якимов А.В. 2019. Сфагновые мхи (Sphagnaceae, Bryophyta) озерно-болотного комплекса Верхней Балкарии (Центральный Кавказ). — Новости сист. низш. раст. 53 (1): 167–176.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.167>
- [Egorova] Егорова Т.В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. — Сент-Луис. 772 с.
- [Elenevskiy] Еленевский Р.А. 1949. Азмышское высокогорное болото Западного Кавказа. — Научно-метод. записки. 12: 334–338.
- Gams H. 1958. Die Alpenmoore. Jahrb. Vereins Schutze. Alpenpfl. und -tiere. 23: 15–28.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. — J. Bryol. 40 (3): 1–26.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1474424>

- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. — *J. Veg. Sci.* 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. — *Vegetatio*. 42: 47–58.
- [Ibragimova] Ибрагимова А.М. 2015. Классификация водно-болотной растительности Нахчыванской автономной республики. — *Приволжский научный вестник*. 5–1 (45): 48–52.
- 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., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Karavaev et al.] Караваев В.А., Воскова А.В., Семиноженко С.С. 2022. Мезотрофные долинные болота на северном макросклоне Центрального Кавказа. — *Жизнь Земли*. 44 (4): 433–439. https://doi.org/10.29003/m3118.0514-7468.2022_4_4/433-439
- [Kimeridze] Кимеридзе К.Р. 1963а. К изучению одного из типов альпийских осоковых болот на Большом Кавказе. — *Сообщения АН Грузинской ССР*. 30 (3): 311–318.
- [Kimeridze] Кимеридзе К.Р. 1963б. Материалы к изучению формации осоки вздутой в высокогорных районах Кавказа. — *Сообщения АН Грузинской ССР*. 31 (2): 399–406.
- [Kimeridze] Кимеридзе К.Р. 1964. К изучению формации вахты в горах Кавказа. — *Сообщ. АН Грузинской ССР*. 33 (2): 405–412.
- [Kimeridze] Кимеридзе К.Р. 1966а. К изучению формации осоки топяной в Грузии. — *Сообщ. АН Грузинской ССР*. 42 (1): 175–182.
- [Kimeridze] Кимеридзе К.Р. 1966б. К вопросу закономерности распространения болотной растительности Кавказа. — *Сообщ. АН ГССР*. 43 (2): 439–446.
- [Korablev et al.] Кораблев А.П., Ликсакова Н.С., Мирин Д.М., Орешкин Д.Г., Ефимов П.Г. 2020. Новый список видов растений и лишайников России для программы Turboveg for Windows. — *Растительность России*. 38: 151–156. <https://doi.org/10.3111/vegus/2020.38.151>
- [Krasnaya...] Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. 2018. Нальчик. 496 с.
- Lance G.N., Williams W.T. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. — *The Computer Journal*. 9 (4): 373–380.
- [Liksakova et al.] Ликсакова Н.С., Дорошина Г.Я., Шильников Д.С. 2023. Опыт моделирования потенциального распространения болот на Большом Кавказе. — В кн.: Тезисы докл. Международного симпозиума “Болота Северной Евразии: биосферные функции, разнообразие и управление”. С. 54–55.
- [Liksakova et al.] Ликсакова Н.С., Шильников Д.С., Дорошина Г.Я., Щукина К.В. 2021. Болотная растительность Дагестана. — Материалы конференции “XI Галкинские Чтения”. СПб. С. 57–59.
- [Maslov, Kerefov] Маслов Е.П., Керевов К.Н. 1957. Экономико-географический очерк Кабардино-Балкарии. М. 176 с.
- McCune B., Mefford M.J. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software.
- Naqinezhad A., Nowak A., Świerszcz S., Jalili A., Kamrani A., Wheeler B.D., Shaw S.C., Attar F., Nobis M., Nowak S., Hájek M. 2021. Syntaxonomy and biogeography of the Irano-Turanian mires and springs. — *Appl. Veg. Sci.* 24 (2).
- Onipchenko V.G. 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zürich. 168 p.
- [Redkiye...] Редкие биотопы Беларуси. 2013. Минск. 236 с.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л. 445 с.
- [Shilnikov et al.] Шильников Д.С., Ликсакова Н.С., Дорошина Г.Я., Щукина К.В. 2021. Флора и растительность торфяного болота Каширты (Центральный Кавказ). — *Экосистемы: экология и динамика*. 5 (4): 58–77. <https://doi.org/10.24412/2542-2006-2021-4-58-77>
- [Tarnogradskiy] Тарноградский Д.А. 1959. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 8. Осоково-сфагновые озера в верховьях реки Балкарский Черек. — Работы Северо-Кавказской гидробиологической станции при ГСХИ. 6 (3): 2–17.
- Tichý L., Jason H. 2006. JUICE program for management, analysis and classification of ecological data. Program manual. Czech Republic. 98 p.
- [Tumadzhyanov] Тумаджанов И.И. 1948. Очерк болотной растительности долины р. Теберды. — *Труды Тбилисского ботанического института*. 12: 17–54.
- [Tumadzhyanov] Тумаджанов И.И. 1949. Сфагновое болото Хорла-кель у подножия Эльбруса. — *Заметки по систематике и географии растений АН Грузинской ССР*. 15: 100–104.
- [Vasilevich, Smagin] Василевич В.И., Смагин В.А. 2007. О границе между сырыми лугами и низинными болотами. — *Бот. журн.* 92 (8): 1161–1174.
- World Flora Online (WFO). <http://www.worldfloraonline-worldfloraonline.org/> (Accessed 01.08. 2023).
- [Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1975. География растительного покрова типов болотных массивов европейской части СССР. — *Бот. журн.* 60 (9): 1251–1264.
- [Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1995. Высшие единицы классификации растительности болот. — *Бот. журн.* 80 (11): 28–33.
- [Zernov] Зернов А.С. 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М. 664 с.

VEGETATION OF THE MIRES OF THE CHEREK BALKARSKY RIVER BASIN (KABARDINO-BALKARIAN REPUBLIC)

N. S. Liksakova^{a, #}, D. S. Shilnikov^{b, ##}, and G. Ya. Doroshina^{a, ###}

^aKomarov Botanical Institute RAS

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

^bPercalsky Arboretum Park BIN RAS

Pyatigorsk, Energetik village, North-Eastern slope of Mashuk, A, Stavropol Territory, 357506, Russia

[#]e-mail: nliks@mail.ru, nliksakova@binran.ru

^{##}e-mail: demons2002@yandex.ru

^{###}e-mail: marushka-le@mail.ru

Mountain mires are studied in the valleys of the Karasu and Kurnoyatsu Rivers – tributaries of the Cherek Balkarsky River flowing in the Central Jurassic and North Jurassic depressions. As a result of ecological and phytocenotic classification using cluster analysis methods, 11 formations were identified, 4 of which belonging to **Hygrophagnion**, 4 to **Phorbion** types of mire vegetation, 2 ones are borderline with wet meadows, and 1 includes stream communities. The most common communities belong to **Cariceta rostratae** and **Cariceta transcaucasici** formations. The leading role in the distribution of communities on the ordination diagram is played by the flow rate of moisture. The communities of the **Cariceta rostratae** formation cover the largest range of heights above sea level. The communities of the **Cariceta transcaucasici** formation occupy the highest habitats. Small mires include communities of 1–3 formations, larger mires combine communities of 8 or more formations, their maximum diversity is represented on the mire lakes in the valley of the Kurnoyatsu River. Mire lakes and mire vegetation changes occur at different rates.

Keywords: vegetation of mires, mountain mires, mire vegetation classification, Central Caucasus, Kabardino-Balkarian Republic

ACKNOWLEDGEMENTS

The work of the authors was carried out within the research projects of Komarov Botanical Institute of RAS: “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, organization principles”, No. 121032500047-1 (study by N.S. Liksakova), “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”, No. 121021600184-6 (study by G.Ya. Doroshina).

The authors express their gratitude to T.K. Yurkovskaya, T.G. Ivchenko and A.I. Reznikov for consultations.

REFERENCES

- Akatov V.V. 1986. Main trends in the overgrowth of alpine lakes in the North-Western Caucasus. – *Bot. Zhurn.* 71 (6): 798–804 (In Russ.).
- Akatov V.V. 1987. Vegetation of alpine reservoirs of the North-Western Caucasus: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Maykop. 20 p.
- Akatov V.V. 1989. On the syntaxonomy of communities of high-altitude mires and hydrophilic meadows of the Western Caucasus. Moscow. 32 p. Deposited in VINITI, № 7472-B89 (In Russ.).
- Akatov V.V., Akatova T.V. 2006. Lugansk highland mire. – In: *Wetlands in Russia. Vol. 6. Wetlands in the North Caucasus.* P. 129–132 (In Russ.).
- Akatova T.V., Akatov V.V. 2023. Environmental significance of high-mountain fens of the Western Caucasus and the problems of their preservation. – In: *Scientific basis for the conservation of completeness of biodiversity in reserves and national parks. Territories promising for the creation of protected areas.* – Proceedings of the Sochi National Park. 15: 22–28 (In Russ.).
- Barsegyan A.M. 1990. Wetlands in Armenia. Yerevan. 357 p. (In Russ.).
- Bradis Ye.M. 1951. Mires of the mountainous part of the Transcarpathian region. – *Ukr. Bot. Zhurn.* 8(1): 33–47 (In Ukr., Russ.).
- Bush N.A. 1932. About mires of lake origin in Balkaria and Digoria (Central Caucasus). – Proceedings of the Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences. 25: 7–16 (In Russ.).
- Bush E.A., Bush N.A. 1936. Vegetation cover of eastern South Ossetia and its dynamics. – Proceedings of the SOPS of the USSR Academy of Sciences, Transcaucasian series. 18: 12–263 (In Russ.).
- Doroshina G.Ya., Kuzmina E.Yu., Nikolaev I.A. 2017. Sphagnum mosses (Sphagnaceae, Bryophyta) of South Ossetia (Caucasus). – *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 51: 232–241 (In Russ.).
- Doroshina G.Ya., Yakimov A.V. 2019. Sphagnum mosses (Sphagnaceae, Bryophyta) of lake-mire complex of Verkhnyaya Balkariya (Central Caucasus). – *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 53 (1): 167–176 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.167>
- Egorova T.V. 1999. Sedges (*Carex* L.) of Russia and neighboring states (within the former USSR). St. Petersburg–St. Louis. 772 p. (In Russ.).
- Elenevskiy R.A. 1949. The Azmych highland mire of the Western Caucasus. – *Nauchno-metod. Zapiski.* 12: 334–338 (In Russ.).
- Gams H. 1958. Die Alpenmoore. *Jahrb. Vereins Schutze. Alpenpfl. und -tiere.* 23: 15–28.

- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Lmbr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. — J. Bryol. 40 (3): 1–26.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1474424>
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. — J. Veg. Sci. 12: 589–591.
<https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. — Vegetatio. 42: 47–58.
- Ibragimova A.M. 2015. Classification of wetland vegetation of the Nakhchivan Autonomous Republic. — Privolzhskiy Nauchnyy Vestnik. 5–1 (45): 48–52.
- 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., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — Arctoa. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Karavaev V.A., Voskova A.V., Seminozhenko S.S. Mesotrophic valley mires on the northern macroscline of the Central Caucasus. — Zhizn Zemli. 44 (4): 433–439 (In Russ.).
https://doi.org/10.29003/m3118.0514-7468.2022_44_4/433-439
- Kimeridze K.R. 1963a. To study one of the types of alpine sedge mires in the Greater Caucasus. — Soobshcheniya Akad. Nauk Gruzinskoy SSR. 30 (3): 311–318 (In Russ.).
- Kimeridze K.R. 1963b. Materials for the study of the formation of swollen sedges in the mountainous regions of the Caucasus. — Soobshcheniya Akad. Nauk Gruzinskoy SSR. 31 (2): 399–406 (In Russ.).
- Kimeridze K.R. 1964. To study the formation of the Bogbean in the Caucasus Mountains. — Soobshcheniya Akad. Nauk Gruzinskoy SSR. 33 (2): 405–412 (In Russ.).
- Kimeridze K.R. 1966a. To study the formation of the Bog-sedge in Georgia. — Soobshcheniya Akad. Nauk Gruzinskoy SSR. 42 (1): 175–182 (In Russ.).
- Kimeridze K.R. 1966b. To the question of the regularity of the distribution of mire vegetation of the Caucasus. — Soobshcheniya Akad. Nauk Gruzinskoy SSR. 43 (2): 439–446 (In Georg., Russ.).
- Korablev A.P., Liksakova N.S., Mirin D.M., Oreshkin D.G., Efimov P.G. 2020. New species list of plants and lichens of Russia for Turboveg for Windows. — Vegetation of Russia. 38: 151–156 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegus/2020.38.151>
- Krasnaya kniga Kabardino-Balkarskoi Respubliki [The Red Book of the Kabardino-Balkar Republic]. 2018. Nalchik. 496 p. (In Russ.).
- Lance G.N., Williams W.T. 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. 1. Hierarchical systems. — The Computer Journal. 9 (4): 373–380.
- Liksakova N.S., Doroshina G.Ya., Shilnikov D.S. 2023. The experience of modeling the potential spread of mires in the Greater Caucasus. — Abstracts of the dokl. International Symposium “Swamps of Northern Eurasia: biosphere functions, diversity and management”. P. 54–55 (In Russ.).
- Liksakova N.S., Shilnikov D.S., Doroshina G.Ya., Shchukina K.V. 2021. Mire vegetation of Dagestan. — Materials of the conference “XI Galkin Readings”. St. Petersburg. P. 57–59 (In Russ.).
- Maslov E.P., Kerefov K.N. 1957. Ekonomiko-geograficheskiy ocherk Kabardino-Balkarii [Economic and geographical sketch of Kabardino-Balkaria]. Moscow. 176 p. (In Russ.).
- McCune B., Mefford M.J. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.12. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software.
- Naqinezhad A., Nowak A., Świerczysz, Jalili A., Kamrani A., Wheeler B.D., Shaw S.C., Attar F., Nobis M., Nowak S., Hájek M. 2021. Syntaxonomy and biogeography of the Irano-Turanian mires and springs. — Appl. Veg. Sci. 24 (2).
- Onipchenko V.G. 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zürich. 168 p.
- Redkiye biotopy Belarusi [Belarus' rare Biotopes]. 2013. Minsk. 236 p. (In Russ.).
- Shennikov A.P. 1964. Introduction to Geobotany. Leningrad. 445 p. (In Russ.).
- Shilnikov D.S., Liksakova N.S., Doroshina G.Ya., Shchukina K.V. 2021. Flora and vegetation of the Kashirty peatbog (Central Caucasus). — Ecosystems: ecology and dynamics. 5 (4): 58–77 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24412/2542-2006-2021-4-58-77>
- Tarnogradskiy D.A. 1959. Microflora and microfauna of the peatlands of the Caucasus. 8. Sedge-sphagnum lakes in the upper reaches of the Balkar Cherek River. — Works of the North Caucasus Hydrobiological Station at the State Agricultural Academy. 6 (3): 2–17 (In Russ.).
- Tichý L., Jason H. 2006. JUICE program for management, analysis and classification of ecological data. Program manual. Czech Republic. 98 p.
- Tumadzhyanov I.I. 1948. An outline of the mire vegetation of the Teberdy River valley. — Trudy Tbilisskogo Botanicheskogo Instituta. 12: 17–54 (In Russ.).
- Tumadzhyanov I.I. 1949. Horlaket Sphagnum swamp at the foot of Elbrus. — Zametki po sistematike i geografii rasteniy AN Gruzinskoy SSR. 15: 100–104 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Smagin V.A. On the border between wet meadows and fens. — Bot. Zhurn. 92 (8): 1161–1174 (In Russ.).
- World Flora Online (WFO). <http://www.worldfloraonline-worldfloraonline.org/> (Accessed 01.08. 2023).
- Yurkovskaya T.K. 1975. Plant cover geography of types of mire complexes in the European part of the USSR. — Bot. Zhurn. 60 (9): 1251–1264 (In Russ.).
- Yurkovskaya T.K. 1995. The higher units of classification of mire vegetation. — Bot. Zhurn. 80 (11): 28–33 (In Russ.).
- Zernov A.S. 2006. Flora of the North-West Caucasus. Moscow. 664 p. (In Russ.).

ВЛИЯНИЕ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКОГО КОЛЬЦА НА УСТЬИЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ У *POPULUS MEXICANA* (SALICACEAE)

© 2023 г. А. А. Паутов^{1,*}, С. М. Бауэр¹, О. В. Иванова¹, Е. Г. Крылова¹, Ю. О. Сапач¹,
А. Н. Иванова^{1,2}, О. В. Яковлева², Г. Р. Трухманова¹, И. А. Паутова²

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

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

*e-mail: a.pautov@spbu.ru

Поступила в редакцию 22.10.2023 г.

После доработки 03.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Световая и сканирующая электронная микроскопия использованы для изучения устьичных комплексов *Populus mexicana*, листья которого имеют ксероморфное строение. Устьичные комплексы этого тополя латероцитные и парацитные. Стенки побочных клеток образуют перистоматическое кольцо, которое опирается сверху в наружные тангентальные стенки замыкающих клеток. Для выяснения функции перистоматического кольца мы применили моделирование, используя метод конечных элементов. Моделирование показало, что в процессе открывания устьища выгибаются наружные и внутренние тангентальные стенки его замыкающих клеток. Перистоматическое кольцо ограничивает движение наружных тангентальных стенок замыкающих клеток. Благодаря перистоматическому кольцу открытая устьичная щель погружается глубже в эпидерму. Она уже и больше прикрыта наружными устьичными выступами, чем в комплексе без кольца. Обсуждается возможное влияние устьичной механики *P. mexicana* на потери воды при транспирации.

Ключевые слова: устьичный комплекс, перистоматическое кольцо, устьичные движения, моделирование

DOI: 10.31857/S0006813623120086, **EDN:** CYHOLN

Рельеф поверхности листьев разнообразен у цветковых растений. Поверхность может нести в разной степени выраженные углубления, на дне которых располагаются устьица. Или, напротив, устьица приподняты над эпидермой (Guttenberg, 1959). Для многих видов растений типично наличие складок поверхности, имеющих разное строение и расположение. Очень часто складки образованы кутикулой, а их субкутикулярное пространство заполнено пектиновыми веществами или фибриллярным материалом. Оно может также содержать кристаллы окислов кремния или оксалата кальция. Наконец, складчатость является у части видов следствием волнистости целлюлозных стенок (Cheng et al., 1986; Koch et al., 2009). Складки могут располагаться на стенках замыкающих клеток, опоясывая устьице (устьичные кольца) (Pautov et al., 2019). В свою очередь, перистоматические кольца образованы стенками побочных или соседних клеток (Wilkinson, 1979).

Нередко складки равномерно расходятся во все стороны от устьища (расходящиеся складки) или отходят в стороны от дорсальных стенок за-

мыкающих клеток (латеральные складки) (Stace, 1965). Возможны и иные варианты расположения складок возле устьища (Pautov et al., 2022). Наконец, они могут покрывать всю поверхность эпидермы. К числу распространенных вариантов рельефа поверхности этой ткани относится образование ее клетками папилл.

Существенно, что разным вариантам рельефа поверхности приписывается выполнение конкретных функций. Так, плотное расположение складок и наличие папилл резко снижает смачиваемость поверхности листовой пластинки. Это обеспечивает полноценное функционирование устьиц, предотвращая их заливание водой у растений, произрастающих в условиях большого количества осадков и повышенной влажности (Barthlott, Neinhuis, 1997; Neinhuis, Barthlott, 1997). Согласно результатам моделирования, наличие на клетках устьичных комплексов латеральных складок и устьичных колец влияет как на гидропассивные, так и на гидроактивные устьичные движения (Pautov et al., 2002, 2019). Расположение устьиц в устьичных камерах и индивидуальных устьичных

криптах может приводить к резкому сокращению потерь воды при транспирации (Roth-Nebelsick et al., 2013). Поверхность таких листьев испещрена мелкими отверстиями, пронизывающими наружные стенки камер и крипт. Сильное развитие складчатости поверхности эпидермы, при которой складки пересекают по несколько клеток, увеличивает прочность и жесткость ткани. Последнее может иметь существенное значение для подвижных тонких листьев. Имеются данные, согласно которым сгибание листовых пластинок тополей вызывает массовый поток водяного пара через них и понижает общее сопротивление на пути его движения приблизительно на 25% (Kramer, Kozłowski, 1983). Формирование крупных складок, как полагают, влияет на турбулентность воздушных потоков возле листовой пластинки и, как следствие, на температуру ее поверхности и транспирацию (Bargel et al., 2006).

Ивовые не являются исключением в отношении наличия у них различных вариантов рельефа поверхности листа (Pautov, 2002). Так, основные клетки *Idesia polycarpa* Maxim несут головчатые папиллы. Их головки соединены друг с другом перемычками, стенки которых образованы кутикулой, а полость — пектиновыми веществами. Перемычки образуют густую сеть над тканью, а головки папилл могут смыкаться над устьищами (Pautov et al., 2003). Папиллярность свойственна также эпидерме представителя крупнолистных тополей (секция *Leucoides* Spach) — *Populus heterophylla* L. Папиллы у этого вида меньше, не дифференцированы на ножку и головку и соединены друг с другом не перемычками, а складками кутикулы. Эпидерма *P. heterophylla* напоминает незавершившую развитие эпидерму *Idesia polycarpa* (Pautov et al., 2003). Для представителя секции бальзамических тополей (*Tacamahaca* Spach) — *Populus szechuanica* Schneid. и *P. tremula* L. (подсекция *Trepidae* Dode) типичны отходящие от устьищ складки. Кроме этого, у осины складки покрывают поверхность основных клеток. У *P. pruinosa* Schrenk, представляющего пустынные тополя (секция *Turanga* (Bunge) Dode), устьища слегка погружены в эпидерму, которая, включая клетки устьичных комплексов, сильно завоскована. У другого тополя из этой секции, *P. ilicifolia* (Engl.) Rouleau, растущего по долинам рек, пересекающим районы с господством акациевой саванны в Восточной Африке, побочные клетки образуют выросты, прикрывающие устьища (Pautov, 2002).

В большинстве случаев рельеф поверхности эпидермы листьев постоянен в пределах вида (Ahmad, 1962). По этой причине его особенности часто предлагается использовать в качестве диагностических (Wilkinson, 1979; Dehgan, 1980; Fontenelle et al., 1994; Klimko, Truchan, 2006; Srinual, Thammathaworn, 2008; Akçin, 2013). Однако в случае произрастания представителей вида в суще-

ственно различающихся условиях возможны изменения в его строении. Так, выше было отмечено, что для устьичных комплексов *P. tremula* типичны латерально отходящие от устьищ складки. На безлесных островах Белого моря встречаются стелющиеся растения этого вида. Они имеют более мелкие размеры листьев. В отличие от типичных для осины устьичных комплексов с латеральными складками у них можно наблюдать тенденцию к кольцеобразному расположению складок вокруг устьищ, увеличение наружных устьичных выступов, уменьшение апертуры между ними (Pautov et al., 2021).

В ходе изучения поверхности листьев тополей, у *P. mexicana* Wesm. ex DC из секции черных тополей (*Aegeiros* Duby) были обнаружены перистоматические кольца (рис. 1a–c). Поскольку рельеф поверхности выполняет, в зависимости от его организации, ту или иную функциональную нагрузку, представляется целесообразным определить возможные функции перистоматического кольца, взяв за основу устьичный комплекс *P. mexicana*. Цель работы — оценка влияния перистоматического кольца на устьичную механику у *P. mexicana*. Задачи работы: 1. Охарактеризовать строение листьев *P. mexicana*. 2. Описать строение устьичного комплекса *P. mexicana*. 3. Сопоставить, используя методы моделирования, устьичные движения в комплексах с перистоматическим кольцом и без него.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучено строение листьев *Populus mexicana*, взятых с образцов, хранящихся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE 00018228, LE 00018229). Исследованы фрагменты из средней части листовой пластинки, расположенные между главной жилкой и краем листа. Предварительно они были размочены в смеси, состоящей из равных частей спирта (96%), глицерина и воды.

Для определения типов устьичных комплексов, длины устьищ и их числа на 1 мм² поверхности листа эпидерма листьев была отделена методом мацерации (Ker, 1990) и окрашена сафранином.

Материал для изготовления поперечных срезов листьев и устьичных комплексов фиксировали в 3%-ном растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) с постфиксацией в 2%-ном растворе OsO₄ на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.0). После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов возрастающих концентраций материал заключали в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы толщиной 0.75 мкм были изготовлены на ультратоме Leica UC7 (Austria) и окрашены толудиновым синим. Препараты эпидермы и поперечных

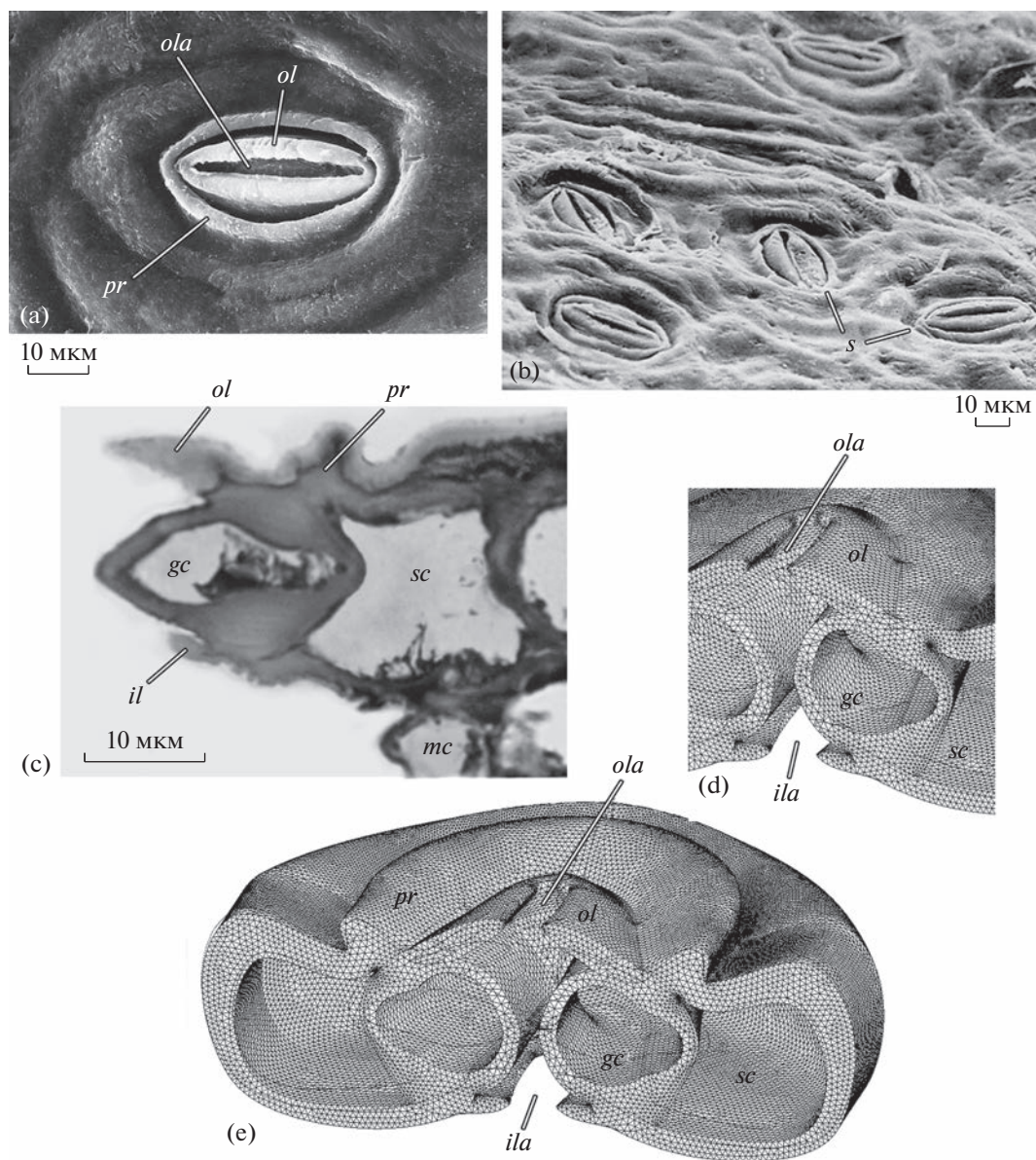


Рис. 1. Строение устьичного комплекса *Populus mexicana*. а – поверхность устьичного комплекса по данным СЭМ, б – общий вид поверхности эпидермы листа по данным СЭМ, с – фрагмент поперечного среза устьичного комплекса по данным световой микроскопии, д, е – фрагменты реконструированных устьичных комплексов без перистоматического кольца (д) и с кольцом (е). *s* – устьице, *gc* – замыкающая клетка, *sc* – побочная клетка, *mc* – клетка мезофилла, *pr* – перистоматическое кольцо, *ol* – наружный устьичный выступ, *ola* – апертюра наружных устьичных выступов, *il* – внутренний устьичный выступ, *ila* – апертюра внутренних устьичных выступов.

Fig. 1. Stomatal complex structure in *Populus mexicana*. а – surface of the stomatal complex under SEM, б – general view of the leaf epidermis surface under SEM, с – fragment of the stomatal complex cross section under light microscopy, д, е – fragments of modelled stomatal complexes with (е) and without (д) peristomal rim. *s* – stoma, *gc* – guard cell, *sc* – subsidiary cell, *mc* – mesophyll cell, *pr* – peristomal rim, *ol* – outer stomatal ledge, *ola* – outer stomatal ledge aperture, *il* – inner stomatal ledge, *ila* – inner stomatal ledge aperture.

срезов листьев изучены на световом микроскопе Leica DM 1000 (Wetzlar, Germany).

Для сканирующей электронной микроскопии объекты исследования обезжизняли в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата со спиртом и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при критической точке жидкой

углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и изучали в микроскопе JSM-6390LA (Akishima, Japan).

При оценке качественного проявления количественных признаков строения листа использована их классификация из работы Б.Р. Васильева (Vasiliev, 1988).

Чтобы определить влияние перистоматического кольца на устьичные движения у *P. mexicana* мы использовали метод конечных элементов (Lawrence, 2006; Madenci, Guven, 2006). Конечно-элементное моделирование неоднократно применялось для изучения движения замыкающих клеток (Woolfenden, 2017; Carter et al., 2017; Pautov et al., 2019). Моделирование проведено с использованием программного комплекса ANSYS (ANSYS v.13.0). Оно включало в себя следующие шаги:

1. **Построение 3D-моделей.** По всей длине устьичных комплексов *P. mexicana* была сделана серия полутонких срезов. На основе их анализа были получены данные о взаимном расположении замыкающих и побочных клеток, форме этих клеток, толщине их стенок, положении устьичных выступов и перистоматического кольца, их величине. На основе этих сведений были построены устьичные комплексы с перистоматическим кольцом и без него (рис. 1d, e, 2a, b).

2. **Разбиение клеток устьичных комплексов на конечные элементы** (рис. 1d, e). Разбиение было выполнено с применением элементов PLANE42, SOLID45 и SOLID95, представленных в программном обеспечении ANSYS.

3. **Задание механических параметров.** В работе были приняты параметры, использованные ранее другими авторами при проведении моделирования. Кроме прочего, это полезно для сопоставления различных моделей, вычленения влияния геометрии клеток на устьичные движения. В данной работе модуль Юнга для клеточных стенок составил 108 МПа (Woolfenden et al., 2017), для устьичных выступов — 502 МПа (Wiedemann, Neinhuis, 1998). Тургорное давление в замыкающих клетках имитировалось созданием распределенной по их внутренней поверхности нагрузкой. Оно составило 3 МПа (Franks et al., 1998). Значения коэффициента Пуассона клеточных стенок колеблются у разных авторов от 0.45 до 0.5 (Fung, 1993; Braybrook, 2015). В данной работе оно составило 0.45 для клеточных стенок и 0.48 для устьичных выступов.

4. **Оценка результатов моделирования.** Были получены следующие характеристики моделей с перистоматическим кольцом и без него: изолинии суммарных перемещений клеточных стенок устьичных комплексов, относительная ширина открытых устьичных щелей, их положение относительно поверхности листа, относительная ширина апертур наружных и внутренних устьичных выступов открытых устьиц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Листья *Populus mexicana* мелкие (площадь пластинки ~12 см²), очень тонкие (~130 мкм). Мезофил умеренной слоистости (~6.5 слоя). Он дифференци-

рован на однослойную гиподерму, подстилающую нижнюю эпидерму и хлоренхиму изолатерального типа. Коэффициент палисадности хлоренхимы очень высокий, около 90%. Верхняя эпидерма очень мелкоклеточная (~3400 клеток/мм²), нижняя — мелкоклеточная (~3500 клеток/мм²). Листья амфистоматные. Устьица практически поровну распределены между нижней и верхней эпидермой (коэффициент амфистоматности ~53%). На единице поверхности как верхней, так и нижней эпидермы насчитывается среднее число устьиц (соответственно ~130 и 150 устьиц/мм²).

Устьица крупные. Их длина около 35 мкм. Они входят в состав устьичных комплексов латероцитного и парацитного типов. Характерная особенность комплексов *P. mexicana* — наличие перистоматических колец (рис. 1a). Они образованы целлюлозной стенкой и покрыты кутикулой. У замыкающих клеток утолщены наружные и внутренние тангентальные стенки (рис. 1c, 2c). Их дорсальные и вентральные стенки более тонкие. Устьица обладают развитыми наружными и внутренними выступами. Замыкающие клетки лежат на одном уровне с побочными клетками и частично погружены в них. Устьица слегка приоткрыты в эпидерму (рис. 1b).

Согласно данным моделирования, в ходе открывания устьиц происходит вертикальное движение тангентальных стенок их замыкающих клеток: наружных — в сторону поверхности эпидермы, внутренних — в сторону мезофилла (рис. 2c). При этом основные движения совершают внутренние тангентальные стенки клеток устьичных комплексов (рис. 2a). Максимальные перемещения здесь демонстрируют внутренние устьичные выступы, точнее их участки, расположенные в центральной части устьица. Они ослабевают ближе к полюсам апертур внутренних устьичных выступов. Существенные перемещения свойственны также граничащим с внутренними выступами центральным участкам внутренних тангентальных стенок замыкающих клеток. Они постепенно затухают как по направлению к полюсам устьица, так и по направлению к внутренним тангентальным стенкам побочных клеток.

Что касается наружных тангентальных стенок клеток устьичных комплексов, то перемещения претерпевают преимущественно стенки замыкающих клеток, прежде всего — наружные устьичные выступы (рис. 2a).

Вентральные и дорсальные стенки замыкающих клеток существенно менее подвижны по сравнению с тангентальными стенками (рис. 2a). Сравнительно малоподвижно и перистоматическое кольцо. Наиболее же слабые перемещения имеют место в наружных тангентальных стенках побочных клеток вокруг перистоматического кольца, на внешней стороне самого кольца, на

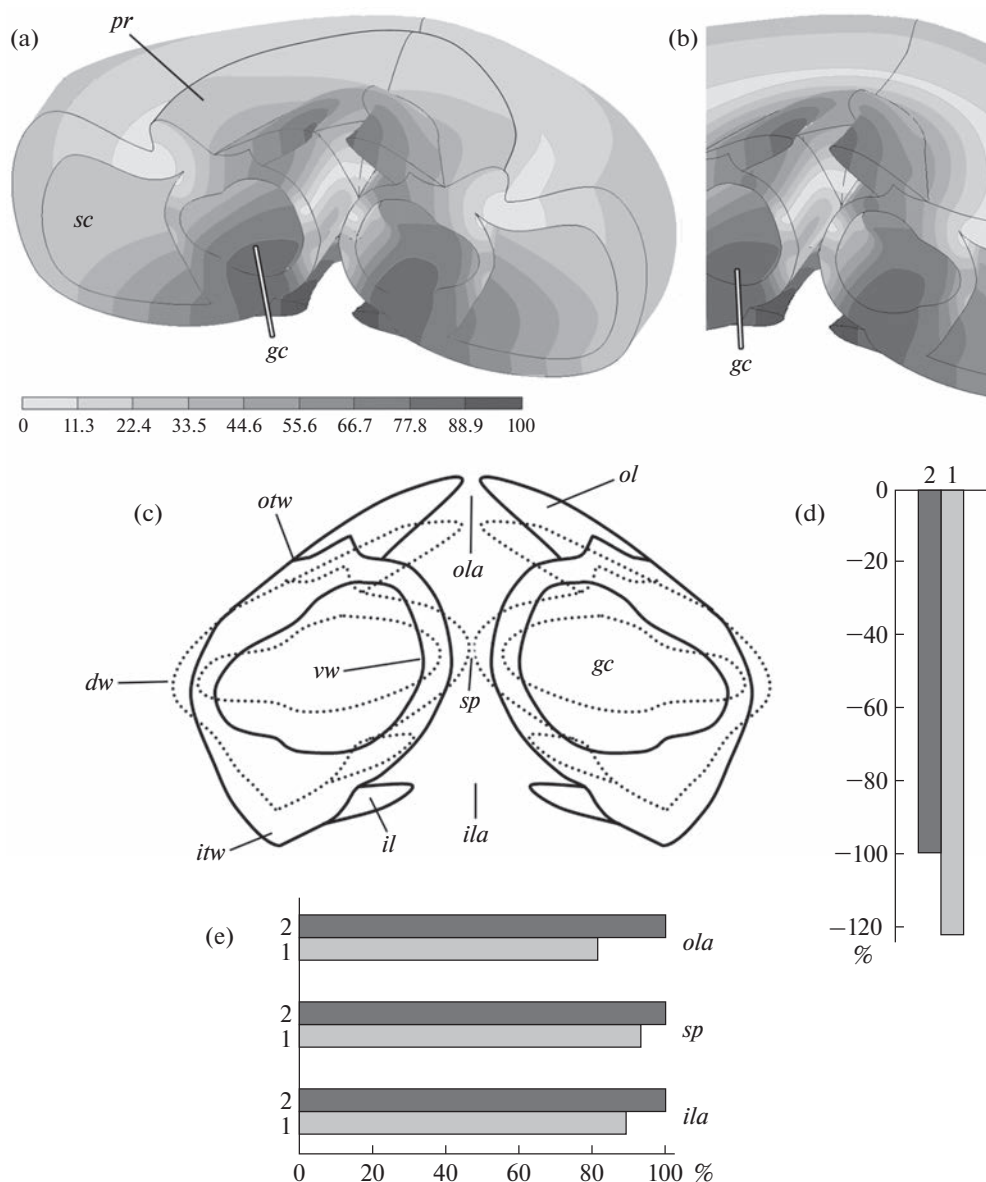


Рис. 2. Устьичные движения у *Populus mexicana*. а, б — изолинии суммарных перемещений клеточных стенок в устьичных комплексах с перистоматическим кольцом (Модель 1) (а) и без него (Модель 2) (б). На шкале показана величина перемещений (%) по отношению к максимальному перемещению в моделях, принятому за 100%, с — деформация замыкающих клеток после изменения в них тургорного давления. Замыкающие клетки закрытого устьища показаны пунктирной линией, открытого устьища — сплошной линией, д, е — диаграммы перемещений устьичной щели и апертур устьичных выступов: д — положение открытой устьичной поры в модели с перистоматическим кольцом по сравнению с ее начальной позицией, когда устьище закрыто. Положение открытой поры в модели без кольца (Модель 2) принято за 100%. Цифры на оси абсцисс — номера моделей. е — ширина устьичной щели и апертур выступов в Модели 1 по сравнению с их шириной в устьичном комплексе без перистоматического кольца (Модель 2) принятой за 100%. Цифры на оси ординат — номера моделей. *ola* — апертура наружных устьичных выступов, *sp* — устьичная щель, *ila* — апертура внутренних устьичных выступов, *gc* — замыкающая клетка, *sc* — побочная клетка, *ol* — наружный устьичный выступ, *il* — внутренний устьичный выступ, *vw* — вентральная стенка, *dw* — дорсальная стенка, *otw* — наружная тангентальная стенка, *itw* — внутренняя тангентальная стенка.

Fig. 2. Stomatal movements in *Populus mexicana*. а, б — isolines of the cell wall total displacements in the stomatal complexes with (Model 1, а) and without (Model 2, б) peristomal rim. On the scale, the percentage of displacement in relation to maximum displacement in the models taken as 100% is shown; с — deformation of the guard cells after turgor pressure change in them. The dotted line indicates the guard cells in the closed stoma, the solid line indicates the guard cells in the open stoma; д, е — charts of displacements of the stomatal pore and stomatal ledge apertures: д — the stomatal pore position in the model with peristomal rim (Model 1) when the stoma is open as compared with its initial position when the stoma is closed. The open stomatal pore position in the model without peristomal rim (Model 2) is taken as 100%. X-axis: the model numbers; е — the stomatal pore and stomatal ledge aperture widths in the Model 1 as compared with their widths in the stomatal complex without peristomal rim (Model 2) taken as 100%. Y-axis: the model numbers; *ola* — outer stomatal ledge aperture, *sp* — stomatal pore, *ila* — inner stomatal ledge aperture, *gc* — guard cell, *sc* — subsidiary cell, *ol* — outer stomatal ledge, *il* — inner stomatal ledge, *vw* — ventral wall, *dw* — dorsal wall, *otw* — outer tangential wall, *itw* — inner tangential wall.

участках вентральных стенок замыкающих клеток, расположенных между наружными устьичными выступами и устьичной щелью, а также на локальных участках дорсальных стенок замыкающих клеток, непосредственно граничащих с наружными тангентальными стенками побочных клеток (рис. 2a).

Картина перемещений стенок клеток устьичного комплекса без кольца очень похожа на такую в устьичном комплексе с кольцом. Однако есть и отличия. Так, в модели без кольца более подвижны наружные устьичные выступы и лежащие под ними наружные тангентальные стенки замыкающих клеток (рис. 2b).

Результаты моделирования свидетельствуют о том, что открывающаяся устьичная щель погружается в эпидерму глубже при наличии перистоматического кольца, чем без него (рис. 2d). При этом она несколько уже по сравнению с устьичной щелью в комплексе, имеющем кольцо (рис. 2e). Уже не только устьичная щель, но и апертуры как наружных, так и внутренних выступов (рис. 2e).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

При проведении сравнительно-анатомического изучения листьев представителей секции *Aegeiros* (черные тополя) было выделено три их морфотипа. Листья *Populus mexicana* относятся к морфотипу *folium isolaterale*, который демонстрирует наиболее ксероморфное строение этого органа в секции. Для данного морфотипа характерны небольшие размеры листьев, высокий уровень изолатеральности хлоренхимы и амфистоматность пластинки, при которой устьица практически поровну распределены между верхней и нижней эпидермой (Pautov, 2002). Листья *P. mexicana* можно отнести к пикноморфному типу, отличительной особенностью которого является плотный мезофилл. Эти же черты строения присущи видам секции *Turanga*, составляющим ксероморфное ядро рода. Пустынные тополя, произрастающие в условиях засушливого климата, входят в состав растительности речных долин, заселяют песчаные почвы в межбарханных понижениях, по склонам и даже на вершинах грядовых песков при условии близкого залегания грунтовых вод (Kogovin, 1934; Komarov, 1936; Besschetnov, Grudinskaya, 1981). Два вида черных тополей *P. mexicana* и *P. fremontii*, имеющие листья f. *isolaterale*, представлены в настоящее время в Мексике и на юго-западе США, где проникают в пустынные районы. Они приурочены здесь к берегам пересыхающих рек, у которых в течение года не иссякает подрусловый поток, а также к местам выхода источников у подножия горных склонов (Walter, 1968). *P. mexicana* — дерево среднего и крупного размера. Встречается в прибрежных местообита-

ниях, вдоль рек, ручьев, канав. Полагают, что наблюдаемое сокращение численности этого вида до разбросанных отдельных деревьев и небольших рощ обусловлено строительством плотин и изменением русел рек (Felger et al., 2001).

Критическая зависимость обладающих неглубокой корневой системой растений *P. mexicana* от уровня залегания водных горизонтов позволяет ожидать наличия у них структурных особенностей, способных снизить потери воды через открытые устьища. Как известно, в ходе “типичных” устьичных движений замыкающие клетки открывающегося устьища совершают латеральные смещения, вдавливаясь в побочные или соседние клетки. В случае *P. mexicana* латерального смещения замыкающих клеток не происходит. Имеет место выгибание их наружных и внутренних тангентальных стенок. В результате клетки приобретают более округлую форму и между ними открывается устьичная щель. Однако, в наружные тангентальные стенки замыкающих клеток *P. mexicana* упирается перистоматическое кольцо, расположенное вокруг наружных устьичных выступов. Как свидетельствуют материалы моделирования, его присутствие ослабляет движения наружных тангентальных стенок. При этом открытая устьичная щель глубже погружена в эпидерму, она уже и сильнее прикрыта наружными устьичными выступами по сравнению с точно таким же устьичным комплексом, но без перистоматического кольца. Перистоматические кольца *P. mexicana* образованы клеточными стенками побочных клеток. Однако, по своему расположению они сходны с краевыми устьичными кольцами, которые образованы стенками замыкающих клеток. Во многом сходно и влияние этих структур на устьичные движения (уменьшение ширины открытой устьичной щели, ее более глубокое погружение в эпидерму (Pautov et al., 2019)).

Согласно широко распространенной точке зрения, погруженность устьиц относится к числу ксероморфных признаков (Vasilevskaya, 1954). Считается, что заглубление устьиц приводит к снижению подвижности воздуха над ними, увеличению сопротивления пограничного слоя воздуха на пути диффундирующего из листовой пластинки пара и, как следствие, к уменьшению потери воды. По мнению ряда исследователей, к числу наиболее эффективных пассивных способов снижения потерь воды при транспирации относится крайнее сокращение апертур наружных выступов и аналогичных им образований, практически до узких точечных отверстий. В этом случае уровень транспирации может быть снижен в несколько раз (Roth-Nebelsick et al., 2013). В то же время хорошо известно, что у растений, произрастающих в условиях сильной инсоляции и сухости воздуха, но при достаточном снабжении корней водой, фиксируется повышенная транспи-

рация, обеспечивающая, в частности, снижение температуры листьев (Kramer, Kozlowski, 1983). Такая картина свойственна, в частности, пустынным тополем (Usmanov, 1971). По сути, у *P. mexicana* имеет место компромиссный вариант строения устьичного комплекса, который, видимо, позволяет снизить потери воды открытыми устьищами, но не сокращает эти потери до крайних пределов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Листья *Populus mexicana* имеют ксероморфное (пикноморфное) строение. Их устьичные комплексы несут перистоматические кольца, которые влияют на устьичные движения. Наличие колец препятствует широкому раскрытию устьичной щели, способствует ее более глубокому погружению в лист, вызывает во время открывания устьища уменьшение отверстия между прикрывающими устьичную щель наружными устьичными выступами. Высказано предположение, что такой характер устьичных движений накладывают определенные ограничения на потери воды при транспирации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00572, <https://rscf.ru/project/22-24-00572/> с использованием оборудования ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Санкт-Петербургского государственного университета и ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahmad K.J. 1962. Cuticular striations in *Cestrum*. — *Curr. Sci.* 31: 388–390.
- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — *Turk. J. Bot.* 37: 55–64. <https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C. 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes—a smart material? — *Funct. Plant Biol.* 33 (10): 893–910. <https://doi.org/10.1071/FP06139>
- Barthlott W., Neinhuis C. 1997. Purity of sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. — *Planta*. 202: 1–8. <https://doi.org/10.1007/s004250050096>
- [Besschetnov, Grudinskaya] Бессчетнов П.П., Грудзинская Л.М. 1981. Туранговые тополя Казахстана. Алма-Ата. 152 с.
- Braybrook S.A. 2015. Measuring the elasticity of plant cells with atomic force microscopy. — In: *Biophysical Methods in Cell Biology*. 125: 237–254.
- Carter R., Woolfenden H., Baillie A., Amsbury S., Carroll S., Healicon E., Sovatzoglou S., Braybrook S., Gray J.E., Hobbs J., Morris R.J., Fleming A.J. 2017. Stomatal Opening Involves Polar, Not Radial, Stiffening Of Guard Cells. — *Curr. Biol.* 27: 2974–2983.
- Cheng P.C., Greyson R.I., Walden D.B. 1986. The anther cuticle of *Zea mays*. — *Can. J. Bot.* 64: 2088–2097. <https://doi.org/10.1139/b86-274>
- Deghan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- Felger R.S., Johnson M.B., Wilson M.F. 2001. The trees of Sonora, Mexico. Oxford. 296 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 111–133. <https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Cowan I.R., Farquhar G.D. 1998. A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. — *Plant Cell Environ.* 21: 94–100.
- Fung Y.C. 1993. Biomechanics: mechanical properties of living tissue. New York.
- Guttenberg H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. — In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 17/1. Berlin, Heidelberg. P. 399–414. https://doi.org/10.1007/978-3-642-94755-1_18
- Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. — *Palaos*. 5: 548–569.
- Klimko M., Truchan M. 2006. Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 75(4): 309–324. <https://doi.org/10.5586/asbp.2006.038>
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. — *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178. <https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- [Komarov] Комаров В.Л. 1936. Род Тополь. — В кн.: *Флора СССР*. Т. 5. М.-Л. С. 215–242.
- [Korovin] Коровин Е.П. 1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М., Ташкент. 480 с.
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. 1983. Physiology of woody plants. 462 p.
- Lawrence K.L. 2006. ANSYS workbench tutorial (ANSYS Release 10), SDC Publications, Schoroff Development Corporation.
- Madenci E., Guven I. 2006. The finite element method and applications in engineering using ANSYS. Springer Science+Business Media, LLC.
- Neinhuis C., Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. — *Ann. Bot.* 79: 667–677. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400>
- [Pautov] Паутов А.А. 2002. Структура листа в эволюции тополей. СПб. 164 с.

- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2021. Stomatal rings: Structure, functions and origin. — Bot. J. Linn. Soc. 195 (3): 357–379. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — Trees — Structure and Function. 33 (5): 1459–1474. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Сапач Ю.О., Трухманова Г.Р., Яковлева О.В., Крылова Е.Г., Паутова И.А. 2022. Структурное разнообразие устьичных и перистоматических колец. — Бот. журн. 107 (9): 869–884. <https://doi.org/10.31857/S0006813622090083>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Яковлева О.В., Гордиенко Ю.В. 2003. О сходстве строения эпидермы листа представителей семейств Flacourtiaceae и Salicaceae. — Бот. журн. 88 (2): 84–87.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Яковлева О.В., Колодяжный С.Ф. 2002. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (Salicaceae). — Бот. журн. 87 (1): 63–72.
- Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Gil-Pelegrin E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). — Plant Cell Environ. 36 (3): 579–589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x>
- Srinual A., Thammathaworn A. 2008. Leaf Anatomy of *Vatica* L. (Dipterocarpaceae) in Thailand. — Nat. Hist. J. Chulalongkorn University. 8 (2): 121–134.
- Stace C.A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). 4 (1): 1–78.
- [Usmanov] Усманов А.У. 1971. Тополь. — В кн.: Дендрология Узбекистана. Т. 3. 263 с.
- [Vasilevskaya] Василевская В.К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад. 183 с.
- [Vasiliev] Васильев Б.Р. 1988. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л. 208 с.
- [Walter] Вальтер Г. 1968. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1. Тропические и субтропические зоны. М. 551 с.
- Wiedemann P., Neinhuis C. 1998. Biomechanics of Isolated Plant Cuticles. — Botanica Acta. 111: 28–34.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). — In: Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2. Vol. 1. Oxford. P. 97–117.
- Woelfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. — The Plant Journal. 92: 5–18.

EFFECT OF THE PERISTOMATAL RIM UPON STOMATAL MOVEMENTS IN *POPULUS MEXICANA* (SALICACEAE)

A. A. Pautov^{a, #}, S. M. Bauer^a, O. V. Ivanova^a, E. G. Krylova^a, Yu. O. Sapach^a,
A. N. Ivanova^{a, b}, O. V. Yakovleva^b, G. R. Truchmanova^a, and I. A. Pautova^b

^aSt. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

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

[#]e-mail: a.pautov@spbu.ru

Light and scanning electron microscopy were used to study the stomatal complexes of *Populus mexicana*, which has xeromorphic leaf structure. In this poplar, the stomatal complexes are laterocytic and paracytic. The subsidiary cell walls form the peristomatal rim, which rests upon the outer tangential walls of the guard cells. To elucidate the function of the peristomatal rim, we applied modelling using the finite element method. The modelling has shown that the inner and the outer tangential walls of the guard cells bend outward when the stoma is opening. The peristomatal rim hinders the movements of the outer tangential walls of the guard cells. Due to the peristomatal rim, the open stomatal pore sinks deeper into the epidermis. It is narrower and better covered with the outer stomatal ledges, than the one in the stomatal complex without peristomatal rim. The probability of influence of stomatal mechanics in *P. mexicana* upon water losses during transpiration is under discussion.

Keywords: stomatal complex, peristomatal rim, stomatal movements, modelling

ACKNOWLEDGMENTS

The research was funded by the grant of Russian Science Foundation, No. 22-24-00572, <https://rscf.ru/project/22-24-00572/> and carried out using the scientific equipment of the research resource Centre for Molecular

and Cell Technologies of the Research Park of St. Petersburg State University and the Core Facilities center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg, Russia).

REFERENCES

- Ahmad K.J. 1962. Cuticular striations in *Cestrum*. — *Curr. Sci.* 31: 388–390.
- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — *Turk. J. Bot.* 37: 55–64.
<https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Bargel H., Koch K., Cerman Z., Neinhuis C. 2006. Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes—a smart material? — *Funct. Plant Biol.* 33 (10): 893–910. <https://doi.org/10.1071/FP06139>
- Barthlott W., Neinhuis C. 1997. Purity of sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. — *Planta*. 202: 1–8.
<https://doi.org/10.1007/s004250050096>
- Besschetnov P.P., Grudzinskaya L.M. 1981. Turangovye topolya Kazakhstana [Turanga Poplars of Kazakhstan]. Alma-Ata. Kazakhstan. 152 p. (In Russ.)
- Braybrook S.A. 2015. Measuring the elasticity of plant cells with atomic force microscopy. — In: *Biophysical Methods in Cell Biology*. 125: 237–254.
- Carter R., Woolfenden H., Baillie A., Amsbury S., Carroll S., Healicon E., Sovatzoglou S., Braybrook S., Gray J.E., Hobbs J., Morris R.J., Fleming A.J. 2017. Stomatal Opening Involves Polar, Not Radial, Stiffening Of Guard Cells. — *Curr. Biol.* 27: 2974–2983.
- Cheng P.C., Greyson R.I., Walden D.B. 1986. The anther cuticle of *Zea mays*. — *Can. J. Bot.* 64: 2088–2097.
<http://doi.org/10.1139/b86-274>
- Deghan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- Felger R.S., Johnson M.B., Wilson M.F. 2001. *The trees of Sonora, Mexico*. Oxford. 296 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 111–133.
<https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Cowan I.R., Farquhar G.D. 1998. A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. — *Plant Cell Environ.* 21: 94–100.
- Fung Y.C. 1993. *Biomechanics: mechanical properties of living tissue*. New York.
- Guttenberg H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. — In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie. Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol. 17/1. Berlin, Heidelberg. P. 399–414.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-94755-1_18
- Klimko M., Truchan M. 2006. Morphological variability of the leaf epidermis in selected taxa of the genus *Ficus* L. (Moraceae) and its taxonomic implications. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 75 (4): 309–324.
<http://dx.doi.org/10.5586/asbp.2006.038>
- Kerp H. 1990. The study of fossil Gymnosperms by means of cuticular analysis. — *Palaeos*. 5: 548–569.
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. — *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- Komarov V.L. 1936. The Genus *Populus*. — In: *Flora USSR*. Vol. 5. Moscow–Leningrad. P. 215–242 (In Russ.).
- Korovin E.P. 1934. *Rastitel'nost' Sredney Azii i Yuzhnogo Kazakhstana* [Vegetation of Central Asia and Southern Kazakhstan]. Moscow, Tashkent. 480 p. (In Russ.).
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. 1983. *Physiology of woody plants*. 462 p.
- Lawrence K.L. 2006. *ANSYS workbench tutorial* (ANSYS Release 10), SDC Publications, Schoroff Development Corporation.
- Madenci E., Guven I. 2006. *The finite element method and applications in engineering using ANSYS*. Springer Science+Business Media, LLC.
- Neinhuis C., Barthlott W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. — *Ann. Bot.* 79: 667–677.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0400>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2021. Stomatal rings: Structure, functions and origin. — *Bot. J. Linn. Soc.* 195 (3): 357–379. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa096>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — *Trees – Structure and Function*. 33 (5): 1459–1474.
<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- Pautov A.A., Sapach Yu.O., Truchmanova G.R., Yakovleva O.V., Krylova E.G., Pautova I.A. 2022. Structural diversity of stomatal rings and peristomatal rims. — *Bot. Zhurn.* 107 (9): 869–884 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622090083>
- Pautov A.A., Yakovleva O.V., Gordienko Yu.V. 2003. On similarity of the leaf epidermis structure in Flacourtiaceae and Salicaceae. — *Bot. Zhurn.* 88 (2): 84–87 (In Russ.).
- Pautov A.A., Yakovleva O.V., Kolodyazhnyy S.F. 2002. Mikrorel'ef poverkhnosti list'ev u *Populus* (Salicaceae) [Microrelief of the leaf surface in *Populus* (Salicaceae)]. — *Bot. Zhurn.* 87 (1): 63–72 (In Russ.).
- Pautov A.A. 2002. *Leaf structure in the evolution of poplars*. Saint Petersburg. 164 p. (In Russ.).
- Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Gil-Pelegrin E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). — *Plant Cell Environ.* 36 (3): 579–589.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x>
- Srinual A., Thammathaworn A. 2008. Leaf Anatomy of *Vatica* L. (Dipterocarpaceae) in Thailand. — *Nat. Hist. J. Chulalongkorn University*. 8 (2): 121–134.

- Stace C.A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). 4 (1): 1–78.
- Usmanov A.U. 1971. *Populus* [Тополь]. — In: Dendrologiya Uzbekistana [Dendrology of Uzbekistan]. Vol. 3. 263 p. (In Russ.).
- Vasilevskaya V.K. 1954. Formirovanie lista zasukhoustoychivyykh rasteniy [Leaf formation in drought-resistant plants]. Ashgabat. 183 p. (In Russ.).
- Vasiliev B.R. 1988. Stroenie lista drevesnykh rasteniy razlichnykh klimaticheskikh zon [Leaf structure of the wood plants of different climatic zones]. Leningrad. 208 p. (In Russ.).
- Walter H. 1968. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 1. Die tropischen und subtropischen Zonen. Moscow. 551 p. (In Russ.).
- Wiedemann P., Neinhuis C. 1998. Biomechanics of Isolated Plant Cuticles. — Botanica Acta. 111: 28–34.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). — In: Anatomy of the dicotyledons. Ed. 2. Vol. I. Oxford. P. 97–117.
- Woolfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. — The Plant Journal. 92: 5–18.

ГИНОДИЭЦИЯ *GERANIUM PSEUDOSIBIRICUM* (GERANIACEAE)© 2023 г. Н. И. Гордеева^{1,*}, Е. К. Комаревцева^{1,**}¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия

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

**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 31.10.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Исследована система размножения гинодиэичного *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer. в трех лугово-степных и луговых сообществах Горного Алтая. Популяции *G. pseudosibiricum* состоят из разных типов особей: гермафродитных с обоеполами цветками и женских с пестичными цветками. Андроей пестичных цветков недоразвит, представлен стаминодиями и не образует пыльцу. Между обоеполыми и пестичными цветками установлены статистически значимые различия по трем морфологическим признакам: длина лепестка; длины тычиночных нитей тычинок или стаминодиев внешнего круга и внутреннего круга ($p < 0.001$). Выявлены статистически значимые различия между типами особей *G. pseudosibiricum* по семенной продуктивности: женские особи образуют в несколько раз больше плодов, чем гермафродитные ($p < 0.01$); для вида характерна высокая женская компенсация. В ценопопуляциях встречаются бесплодные гермафродитные особи. В природных местообитаниях ценопопуляции *G. pseudosibiricum* характеризуются хорошим семенным размножением, что способствует сохранению женских и гермафродитных особей. При исследовании соотношения типов особей в ценопопуляции ЦП1 обнаружено, что женские особи составляют 55% от общего числа генеративных особей. Исследования гинодиэции *G. pseudosibiricum* выявили значительные различия между женскими и гермафродитными особями.

Ключевые слова: *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, гинодиэция, соотношение половых типов, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0006813623120049, EDN: DCCQDQ

Среди видов рода *Geranium* L. (Geraniaceae) распространена гинодиэция: совместное произрастание гермафродитных особей с обоеполыми цветками и женских особей с пестичными цветками (Knuth, 1898; Dem'yanova, Ponomarev, 1979; Williams et al., 2000; Asikainen, Mutikainen, 2003; Chang, 2006; Varga et al., 2009; Abdusalam et al., 2017; Gordeeva, 2022). Одной из центральных проблем изучения гинодиэции как системы размножения является возникновение, сохранение и распространение женских особей в природных популяциях. Известно, что одним из основных механизмов сохранения и распространения женских особей является их более высокая семенная продуктивность по сравнению с гермафродитными особями — женская компенсация (Darwin, 1897; Charlesworth, Charlesworth, 1978). В роде *Geranium* более высокая семенная продуктивность женских особей отмечена у ряда гинодиэичных видов: *G. sylvaticum* L., *G. maculatum* L., *G. asiaticum* Serg. (Asikainen, Mutikainen, 2003; Chang, 2006; Gordeeva, 2022). Особый интерес гинодиэция представляет для исследования эволюционных

изменений систем размножения растений от гермафродитизма (обоеполовости) к диэции (двудомности — совместного произрастания мужских и женских особей в популяции), где гинодиэцию рассматривают как промежуточную стадию эволюции (Darwin, 1897; Charlesworth, 2006; Spigler, Ashman, 2012). В то же время в литературе не исключается представление о независимом становлении диэции и гинодиэции и определенной стабильности гинодиэции (Gouyon, Couvet, 1988).

До настоящего времени имеется мало сведений по гинодиэции сибирских видов *Geranium* (Dem'yanova, 1985; Gordeeva, 2020). Наиболее подробно рассмотрена система размножения у *Geranium asiaticum* Serg. (Gordeeva, 2022). Для близкого к нему *G. pseudosibiricum* J. Mayer из типовой секции *Geranium* Yeo и подсекции *Pseudosibirica* Troshkina (Troshkina, 2016) также указывается гинодиэция (Webb, Ferguson, 1968; Peshkova, 1996; Dem'yanova, 2011; Troshkina, 2016; Gordeeva, 2021). Особенности гинодиэции *Geranium pseudosibiricum* на Урале и в Предуралье исследованы

Е.И. Демьяновой (Dem'yanova, 2011). Однако, принимая во внимание последние данные таксономических исследований видов *Geranium*, на этой территории произрастает *Geranium igoschinae* Troshkina, самостоятельный вид из родства *G. pseudosibiricum* (Troshkina, 2016). Следовательно, по современным представлениям, *G. pseudosibiricum* не встречается на Урале и в Предуралье; вид распространен в Северной и Центральной Азии (Западная и Восточная Сибирь, Северо-Западный Китай, Северо-Восточный Казахстан, Северная Монголия, Северо-Восточная Киргизия) (Troshkina, 2016). Цель данной работы — исследование системы размножения *G. pseudosibiricum* в природных местообитаниях Горного Алтая. Для этого предполагается выявить половую дифференциацию особей, определить семенную продуктивность разных особей и исследовать семенное размножение в природных популяциях вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Geranium pseudosibiricum — травянистый многолетний поликарпик; встречается в горном лесном и лесостепном поясе в остепненных разнотравных лесах, на лесных опушках, луговых и степных склонах, на вырубках, в зарослях кустарников (Peshkova, 1996; Troshkina, 2016). Растения *G. pseudosibiricum* формируют короткокорневищную жизненную форму, генеративные побеги полурозеточные, монокарпические, развиваются по дициклическому типу. Генеративная сфера — синфлоресценция, представляет собой закрытый тирс из монохазиев, паракладий (тирсы) немногочисленны. Сходный вариант строения имеют синфлоресценции *G. sylvaticum* (Kuznetsova et al., 1992).

Исследования проводились в 3 ценопопуляциях (ЦП) *G. pseudosibiricum* в лугово-степных и луговых сообществах Горного Алтая окрестности с. Усть-Кан в 2018 и 2022 гг. ЦП1 (50°54'44.78" с.ш.; 84°47'06.81" в.д.) — в сообществе разнотравно-злакового луга на опушке лиственничного леса: общее проективное покрытие фитоценоза составляет (ОПП) 90%, проективное покрытие (ПП) *G. pseudosibiricum* 5%; ЦП2 (50°55'13.69" с.ш.; 84°47'49.80" в.д.) — в сообществе остепненного лесного луга на опушке лиственничного леса: ОПП — 80%, ПП *G. pseudosibiricum* 3%; ЦП3 (50°55'30.60" с.ш.; 84°47'15.26" в.д.) — в сообществе злаково-разнотравного лесного луга на опушке лиственничного леса ОПП — 100%, ПП *G. pseudosibiricum* — 2%. Латинские названия растений приведены в соответствии со стандартами базы данных IPNI и World Flora Online.

Популяции *Geranium pseudosibiricum* состоят из гермафродитных особей с обоеполыми цветками и женских особей с пестичными цветками. Исследования различий значений морфологических

признаков разных типов цветков проводили в ЦП1 в период массового цветения растений в 2018 г. Для этого были выбраны 3 признака цветков: длина лепестка; длины тычиночных нитей тычинок или стаминодиев внешнего круга и внутреннего круга, соответственно для обоеполых и пестичных цветков. Морфометрические параметры цветков *G. pseudosibiricum* измеряли с помощью окуляр-микрометра под биноклем МБС-1 при увеличении 8 × 1. Всего исследовано 20 гермафродитных и 20 женских особей. Выборка составляла по 50 экземпляров обоеполых и пестичных цветков по 2–3 цветка от каждой особи. Все данные статистически обработаны (Zaitsev, 1991).

Соотношение половых типов особей *G. pseudosibiricum* определяли в 2018 г. в ЦП1 по общепринятой методике (Asikainen, Mutikainen, 2003). В период массового цветения подсчитывали все генеративные особи в ценопопуляции на площади размером 60 м²; число учитываемых особей составляло 105 шт. Для оценки соответствия соотношения частот половых типов теоретически ожидаемым использовали критерий хи-квадрат χ^2 ($p = 0.05$) (Zaitsev, 1991). В 2022 г. растения ценопопуляций ЦП1, ЦП2 и ЦП3 находились в фазе конца цветения—начала плодоношения, поэтому точное определение соотношения половых фенотипов в этот год не проводилось.

Семенную продуктивность разных особей исследовали в 2022 г. в ЦП2 и ЦП3 в период конца цветения—начала плодоношения растений. Чтобы определить половую форму, особи специально отбирались так, чтобы на генеративном побеге, кроме отцветших цветков и плодов, оставалось по одному последнему раскрытому цветку. В ЦП1 в указанный период почти все растения уже отцвели и точно определить половую форму было невозможно. По нашим наблюдениям цветки, не завязавшие плоды после своего отцветания, остаются на генеративном побеге до конца растрескивания плодов. Семенную продуктивность определяли путем подсчета общего числа цветков и плодов на всех генеративных побегах особей. Выборка в ценопопуляциях составляла по 15 гермафродитных и 15 женских особей. Статистически значимые различия в образовании плодов у разных особей оценивали по U-критерию Манна–Уитни ($p < 0.01$) (Glantz, 1998).

Для выяснения семенного размножения вида изучалась онтогенетическая структура двух ценопопуляций ЦП1 и ЦП2 по общепринятым методикам на трансектах площадью 10 м² (Tsenopolulyatsii..., 1976). Онтогенетические состояния *G. pseudosibiricum* выделяли по морфологическим признакам, которые использованы для описания онтогенеза у вида сходной жизненной формы *G. sylvaticum*: форма и характер рассечения на доли листовой пластинки, тип корневой системы, образование корневища, образование генератив-

Таблица 1. Морфометрические показатели обоеполых и пестичных цветков *Geranium pseudosibiricum*
Table 1. Morphometric parameters of bisexual and pistillate flowers of *Geranium pseudosibiricum*

Признаки, мм Traits, mm	Тип цветка Flower type	Min–Max	M ± m	C _v , %	td
Длина лепестка венчика Length of corolla petal	1	9.0–13.0	10.63 ± 0.15	10.2	24.06*
	2	5.0–7.5	6.54 ± 0.08	9.0	
Длина тычиночной нити тычинок внешнего круга Filament length of stamens in external circle	1	2.2–4.0	2.95 ± 0.06	14.7	22.90*
Длина стаминодиев внешнего круга Staminode length in external circle	2	1.2–1.8	1.42 ± 0.03	12.6	
Длина тычиночной нити тычинок внутреннего круга Filament length of stamens in internal circle	1	4.1–7.1	6.11 ± 0.10	12.1	
Длина стаминодиев внутреннего круга Staminode length in internal circle	2	1.4–2.1	1.74 ± 0.03	11.9	41.91*

Примечание. Тип цветка: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. Min–Max – минимальный и максимальный размер. M ± m – среднее значение и ошибка среднего. C_v – коэффициент вариации. td – критерий достоверности различий; * – различия статистически значимы ($p \leq 0.001$).

Note. Sexual type of flower: 1 – bisexual, 2 – pistillate. Min–Max – minimum and maximum size. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. td – Student's t-test, * – significant differences ($p \leq 0.001$).

ных полурозеточных побегов, смена способа нарастания особи, партикуляция особи (Sugorkina, 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология цветков. Обоеполый цветок состоит из актиноморфной 5-листной чашечки, 5-лепестного венчика; 10-тычинкового андроеца (5 коротких внешнего круга и 5 длинных внутреннего круга); пентамерного гинецея. Обоеполые цветки протандричные: во время образования фертильной пыльцы в пыльниках тычинок рыльце пестика еще недоразвито (Mordak, 1981). Завязь верхняя, 5-гнездная, в каждом гнезде формируются по 2 семязачатка, но в семя развивается только 1 семязачаток (Mordak, 1981). Плод – дробная коробочка, распадающаяся при созревании на односемянные мерикарпии, при этом в коробочке может формироваться от 1 до 5 семян. Пестичные цветки отличаются меньшими размерами и недоразвитым андроецем, представленным стаминодиями. Выявлены статистически значимые различия ($p < 0.001$) между обоеполыми и пестичными цветками по трем исследованным признакам (длина лепестков, длины тычиночных нитей внешнего и внутреннего круга тычинок или длины стаминодиев) (табл. 1). У обоеполых цветков длина лепестков в 1.6 раза больше, чем у пестичных. По признаку длины тычиночных нитей и длины стаминодиев различия еще заметнее: у обоеполых цветков этот параметр в 2.1 и 2.9 раза (соответственно, для внешнего круга и внутреннего круга) больше, чем у пестичных. Андроец пестичных цветков редуцирован и не образует

пыльцу. Все изученные признаки характеризуются низкими коэффициентами вариации (табл. 1).

Соотношение половых типов особей. Определение соотношения в ЦП1 показало, что среди генеративных особей гермафродитных насчитывалось 47 (45%), а женских 58 экз. (55%). Такое соотношение частот половых типов соответствует теоретически ожидаемому соотношению 1 : 1 ($\chi^2 = 1.152$, $p < 0.05$).

Семенная продуктивность. В исследованных ценопопуляциях между женскими и гермафродитными типами особей нет статистически значимых различий по числу образуемых цветков (табл. 2). Установлены статистически значимые различия по числу сформированных плодов ($p < 0.01$). Женские особи образуют в несколько раз больше плодов, чем гермафродитные особи: в ЦП2 число плодов на одну особь больше в 7.6 раза; в ЦП3 – в 4.6 раза. Кроме того обнаружено, что в этих ценопопуляциях встречаются бесплодные гермафродитные особи: в ЦП2 таких особей насчитывалось 4, в ЦП3 – 3 от общего числа гермафродитных особей исследованных выборок. Напротив, все исследованные женские особи образуют плоды. Таким образом, *G. pseudosibiricum* характеризуется значительным репродуктивным преимуществом женских особей по сравнению с гермафродитными особями.

Семенное размножение. Для выяснения успешности образования семенного потомства в популяциях изучена онтогенетическая структура двух ценопопуляций (табл. 3). Все исследованные ценопопуляции являются полночленными, с преобладанием особей прегенеративного периода

Таблица 2. Число цветков и плодов у гермафродитных и женских особей *Geranium pseudosibiricum*
Table 2. Number of flowers and fruits in hermaphrodite and female plants of *Geranium pseudosibiricum*

Ценопопуляция/ Coenopopulation	Показатели ¹ /Traits ¹				
	Тип особи Type of plant	Min–Max	M ± m	C _v , %	U-критерий Mann–Whitney U test
Число цветков/Number of flowers					
ЦП2 / CP2	1	8–25	15.2 ± 1.22	31	88.5
	2	8–39	19.5 ± 2.49	49	
ЦП3 / CP3	1	9–42	20.9 ± 2.70	50	109
	2	9–46	20.2 ± 2.28	44	
Число плодов/Number of fruits					
ЦП2 / CP2	1	0–6	1.8 ± 0.50	108	0.5*
	2	6–31	13.7 ± 1.95	55	
ЦП3 / CP3	1	0–7	2.5 ± 0.58	92	3*
	2	6–30	11.6 ± 1.56	52	

Примечание. ¹ – показатели даны в шт. на 1 особь. ЦП – ценопопуляция. Тип особи: 1 – гермафродитный, 2 – женский. Min–Max – минимальное и максимальное число. M ± m – среднее значение и ошибка среднего. C_v – коэффициент вариации. U-критерий Манна–Уитни, * – различия статистически значимы ($p \leq 0.01$).

Note. ¹ – values are in PCs per 1 plant. CP – coenopopulation. Sexual type of plant: 1 – hermaphrodite, 2 – female. Min–Max – minimum and maximum size. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. Mann–Whitney U test, * – statistically significant differences ($p \leq 0.01$).

Таблица 3. Распределение особей по онтогенетическим группам в ценопопуляциях *Geranium pseudosibiricum*
Table 3. Distribution of plants by ontogenetic groups in coenopopulations of *Geranium pseudosibiricum*

Ценопопуляция Coenopopulation	Прегенеративные особи Pregenerative plants	Генеративные особи Generative plants	Постгенеративные особи Post-generative plants	Всего особей, шт. Total number of plants
ЦП 1	60*	38	15	113
CP 1	53	34	13	
ЦП 2	90	73	63	226
CP 2	40	32	28	

Примечание. ЦП – ценопопуляция. * – в числителе – число особей (шт.), в знаменателе – доля особей (%).

Note. CP – coenopopulation. * – above the line: the number of plants (pcs.), under the line: the share of plants (%).

(53.2% и 39.8%, соответственно для ЦП1 и ЦП2). Особи генеративного состояния также многочисленны (33.6% и 32.4%, соответственно для ЦП1 и ЦП2) (табл. 3). Высокая доля прегенеративных и генеративных особей свидетельствует о хорошем семенном размножении и успешном образовании потомства, что способствует поддержанию женских и гермафродитных особей в ценопопуляциях *G. pseudosibiricum*.

Таким образом, нами установлены следующие черты системы размножения *G. pseudosibiricum*: 1) женские особи никогда не образуют пыльцу, 2) для вида характерна значительно более высокая семенная продуктивность у женских особей по сравнению с гермафродитными особями, 3) в ценопопуляциях встречаются бесплодные

гермафродитные особи, 4) в ценопопуляциях соотношение частот половых типов может быть 1 : 1. Проведенные исследования показывают, что сохранению и распространению женских особей в популяциях *G. pseudosibiricum* способствует, главным образом, их высокая семенная продуктивность. Особый интерес вызывает присутствие в ценопопуляциях вида отдельных бесплодных гермафродитных особей. Бесплодие гермафродитных особей, вероятно, связано с нарушениями в развитии гинецея у обоеполых цветков (Dem'yanova, Popomarev, 1979). Значительные различия между гермафродитными и женскими особями *G. pseudosibiricum*, связанные с дифференциацией пола, обеспечивают успешное перекрестное опыление растений, что влияет на внутривидовую из-

менчивость вида и тем самым способствует лучшей адаптации растений к условиям местообитаний.

К настоящему времени в типовой секции *Geranium* Yeo рода *Geranium* подробно исследованы системы размножения двух видов: *G. asiaticum* и *G. sylvaticum*. Для гинодиэции *G. asiaticum* характерно следующее: пестичные цветки никогда не образуют пыльцу; женские особи отличаются высокой семенной продуктивностью; гермафродитные особи образуют очень мало плодов и семян; в ценопопуляциях имеются бесплодные гермафродитные особи; доля женских особей в ценопопуляциях близка к 50% (Gordeeva, 2022). Напротив, в ценопопуляциях *G. sylvaticum* отмечается незначительное репродуктивное преимущество у женских особей; доля женских особей среди генеративных растений невысока: 0.4–27.2% (Asikainen, Mutikainen, 2003). Наши исследования гинодиэции *Geranium pseudosibiricum* показывают большие различия между гермафродитными и женскими особями, связанные с половой дифференциацией. Результаты исследований характерных признаков гинодиэции трех видов из одной секции *Geranium* Yeo позволяют предположить, что в системах размножения представителей рода *Geranium* происходят эволюционные процессы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований системы размножения *Geranium pseudosibiricum* установлены статистически значимые различия между обоеполыми и пестичными цветками по трем морфологическим признакам: длина лепестка; длины тычиночных нитей тычинок или стаминодиев внешнего круга и внутреннего круга ($p < 0.001$). Андроец пестичных цветков у женских особей находится в редуцированном состоянии и не образует пыльцу. Установлены статистически значимые различия между разными типами особей по семенной продуктивности: женские особи образуют в несколько (4.6–7.6) раз больше плодов, чем гермафродитные особи ($p < 0.01$). Для *G. pseudosibiricum* выявлено значительное репродуктивное преимущество у женских особей. В ценопопуляциях вида обнаружены бесплодные гермафродитные особи. Соотношение половых типов в популяции ЦП1 составляет: гермафродитные особи 45%, женские особи 55%, что соответствует теоретически ожидаемому соотношению 1 : 1 ($\chi^2 = 1.152$, $p < 0.05$). В онтогенетической структуре ценопопуляций *G. pseudosibiricum* выявлена высокая доля прегенеративных и генеративных особей. Вид характеризуется хорошим семенным размножением и образованием потомства, что способствует сохранению и поддержанию женских и гермафродитных особей. Исследования характерных признаков гинодиэции *G. pseudosibiricum* выявили значи-

тельные различия между женскими и гермафродитными особями.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdusalam A., Tan D., Chang S.M. 2017. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. — Am. J. Bot. 104 (12): 1920–1929. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700258>
- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — Am. J. Bot. 90 (2): 226–234. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — Am. J. Bot. 93 (2): 263–270. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. Current Biology. 16 (17) R726–R735. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. — Am. Naturalist. 112: 975–997. <https://www.jstor.org/stable/2460344>
- Darwin C. 1897. The different forms of flowers on plants of the same species. — D. Appleton. 352 p.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралье и Зауралье). — Бот. журн. 96 (10): 1297–1315.
- [Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэционных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — Бот. журн. 64 (7): 1017–1024.
- Glantz S. 1998. Primer of biostatistics. Transl. from English. Moscow. 459 p. <http://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf>
- [Gordeeva] Гордеева Н.И. 2020. Гинодиэция *Geranium bifolium* (Geraniaceae). — Бот. журн. 105 (3): 86–92. <https://doi.org/10.31857/s0006813620030035>
- Gordeeva N.I. 2021. Sexual and ontogenetic structures of gynodioecious *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer (Geraniaceae) in Altai Mountains. — BIO Web of Conferences. Vol. 38. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800040>
- Gordeeva N.I. 2022. Mating Systems and Seed Reproduction in Gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>

- Gouyon P.-H., Couvet D. 1988. A conflict between two sexes, females and hermaphrodites. — In: The evolution of sex and its consequences. Birkhauser Verlag, Basel. Switzerland. P. 245–261.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd. II. T. I. S. 228–238.
- [Kuznetsova et al.] Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. 127 с.
- [Mordak] Мордак Е.В. 1981. Семейство гераниевые (Geraniaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. М. С. 277–280.
- [Peshkova] Пешкова Г.А. 1996. Семейство Geraniaceae. — В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск. С. 8–22.
- Spigler R.B., Ashman T.L. 2012. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? — Ann. Bot. 109 (3): 531–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr170>
- [Sugorkina] Сугоркина Н.С. 1989. Онтогенез и особенности популяционной биологии видов рода Герань: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 17 с.
- [Troshkina] Трошкина В.И. 2016. Заметки по систематике и хорологии *Geranium pseudosibiricum* и близких видов (Geraniaceae). — Раст. мир Азиат. Росии. 3 (23): 22–32. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3\(22-32\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3(22-32))
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляция растений: (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- Varga S., Kytöviita M.M., Siikamäki P. 2009. Sexual differences in response to simulated herbivory in the gynodioecious herb *Geranium sylvaticum*. — Plant Ecology. 202 (2): 325–336. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9492-0>
- Webb D.A., Ferguson I.K. 1968. Geraniaceae. — Flora Europaea. 2: 193–204.
- Williams C.F., Kuchenreuther M.A., Drew A. 2000. Floral dimorphism, pollination, and self-fertilization in gynodioecious *Geranium richardsonii* (Geraniaceae). — Am. J. Bot. 87 (5): 661–669. PMID: <https://doi.org/10.2307/2656852>
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.

GYNODIOECY IN *GERANIUM PSEUDOSIBIRICUM* (GERANIACEAE)

N. I. Gordeeva^{a,##} and E. K. Komarevceva^{a,##}

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

[#]e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

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

A breeding system of the gynodioecious *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer in three meadow and meadow-steppe communities of the Altai Mountains was investigated. Statistically significant differences in the morphology of flowers between hermaphrodite and female plants have been established ($p < 0.001$). The stamens of pistillate flowers in females are reduced and do not produce pollen. Statistically significant differences between the sexes in seed productivity have been established: female plants form several times more fruits than hermaphrodite ones ($p < 0.01$); a high female compensation was detected for *G. pseudosibiricum*. Infertile hermaphrodite plants were found in the coenopopulations. Female plants in the coenopopulation CP1 constitute 55% of the total number of generative plants. In natural habitats, *G. pseudosibiricum* is characterized by good seed breeding and successful formation of offspring, which contributes to the maintenance of female plants in the coenopopulations of the species. The features of breeding system of *G. pseudosibiricum* have revealed significant differences between female and hermaphrodite plants.

Keywords: *Geranium pseudosibiricum*, gynodioecy, sex ratio, seed productivity

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Abdusalam A., Tan D., Chang S.M. 2017. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. — Am. J. Bot. 104 (12): 1920–1929. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700258>
- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — Am. J. Bot. 90 (2): 226–234. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — Am. J. Bot. 93 (2): 263–270. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. — Am. Naturalist. 112: 975–997. <https://www.jstor.org/stable/2460344>
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. — Current Biology. 16 (17): R726–R735. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>

- Darwin C. 1897. The different forms of flowers on plants of the same species. — D. Appleton. 352 p.
- Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.). https://elibrary.ru/download/elibrary_16919798_14353005.pdf
- Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. 1079. The sex structure of natural populations gynodioecious and dioecious plants of forest-steppe of Zauralye. — Bot. Zhurn. 64 (7): 1017–1024 (In Russ.).
- Glantz S. 1998. Primer of biostatistics. Transl. from English. Moscow. 459 p. (In Russ.). <http://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf>
- Gordeeva N.I. 2020. Gynodioecia of *Geranium bifolium* (Geraniaceae). — Bot. Zhurn. 105 (3): 86–92 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/s0006813620030035>
- Gordeeva N.I. 2021. Sexual and ontogenetic structures of gynodioecious *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer (Geraniaceae) in Altai Mountains. — BIO Web of Conferences Vol. 38. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800040>
- Gordeeva N.I. 2022. Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>
- Gouyon P.-H., Couvet D. 1988. A conflict between two sexes, females and hermaphrodites. — In: The evolution of sex and its consequences. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. P. 245–261.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd. II. T. I. S. 228–238.
- Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. 1992. Sotsvetiya. Morfologicheskaya klassifikatsiya. [Inflorescences. The morphological classification]. St. Petersburg. 127 p. (In Russ.).
- Mordak E.V. 1981. Sem. Geranievye [Family Geraniaceae (Geraniaceae)]. — In: Zhizn' rasteniy. Vol. 5 (2). Moscow. P. 277–280 (In Russ.).
- Peshkova G.A. 1996. Family Geraniaceae. — In: Flora Siberae. Vol. 10. Novosibirsk. P. 8–22 (In Russ.).
- Spigler R.B., Ashman T.L. 2012. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? — Annals of Botany. 109 (3): 531–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr170>
- Sugorkina N.I. 1989. Onnogenez i osobennosti populyatsionnoi biologii vidov roda Geran' [Ontogenesis and features of population biology of species of the genus *Geranium*]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Moscow. 17 p. (In Russ.).
- Troshkina V.I. 2016. Notes on systematic and chorology of *Geranium pseudosibiricum* and related species (Geraniaceae). — Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii. 3 (23): 22–32 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3\(22-32\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2016-3(22-32))
- Tsenopopulatsii rasteniy: (osnovnyye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Varga S., Kytöviita M.M., Siikamäki P. 2009. Sexual differences in response to simulated herbivory in the gynodioecious herb *Geranium sylvaticum*. — Plant Ecol. 202 (2): 325–336. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9492-0>
- Webb D.A., Ferguson I.K. 1968. Geraniaceae. — Flora Europaea. 2: 193–204.
- Williams C.F., Kuchenreuther M.A., Drew A. 2000. Floral dimorphism, pollination, and self fertilization in gynodioecious *Geranium richardsonii* (Geraniaceae). — Am. J. Bot. 87 (5): 661–669. <https://doi.org/10.2307/2656852> PMID: 10811790
- Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР
У ВИДОВ *BOECHERA* (BRASSICACEAE)
ПРИ ПОЛОВОМ И АПОМИКТИЧНОМ СПОСОБАХ РЕПРОДУКЦИИ

© 2023 г. Г. Ю. Виноградова^{1,*}, Н. В. Синельникова^{2,**}, К. М. Ташкин^{3,***}, В. Б. Брюхин^{1,****}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН

ул. Портовая, 18, Магадан, 685000, Россия

³Университет Чанаккале Онсекиз Марм, Чанаккале, 17100, Турция

*e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

**e-mail: meks_mag@mail.ru

***e-mail: kmtaskin@comu.edu.tr

****e-mail: vbrukhin@gmail.com

Поступила в редакцию 02.11.2023 г.

После доработки 06.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Представлены результаты сравнительного эмбриологического исследования двух видов из рода *Boechea* (*B. falcata* и *B. stricta*), для которых характерен половой способ репродукции, и древнего природного гибрида (*B. stricta* × *B. retrofracta*) — линии М4В с апомиктичным способом репродукции. Дана детальная характеристика развития семязачатка исследуемых растений, показано значительное сходство этого процесса, а также общий план строения сформированного семязачатка: орто-кампилотропный, битегмальный, медионуцеллярный. Развитие зародышевого мешка у *B. falcata* и *B. stricta* соответствует моноспорическому Polygonum-типу; в семязачатках растений линии М4В преимущественно образуется апомиктичный нередуцированный женский гаметофит в результате диплоспории Тагахасум-типа. Небольшая часть семязачатков у этой линии формирует редуцированный зародышевый мешок с участием мейоза, но в отличие от *B. falcata* и *B. stricta* после второго мейотического деления формируется триада мегаспор, из которых функциональной является халазальная. В семязачатках апомиктичной линии М4В часто наблюдалось недоразвитие внутреннего интегумента, что скоррелировано с остановкой развития мегаспороцита и зародышевого мешка и их последующей деструкцией. Вероятно, данное нарушение связано с гибридной природой линии, а не с апомиксисом. У апомиктичной линии М4В зародыш формируется партеногенетически, но для его развития необходим эндосперм, который, по-видимому, развивается только после тройного слияния (оплодотворения слившихся полярных ядер спермием). В отсутствии эндосперма происходит гибель зародыша и остановка развития семени.

Ключевые слова: *Boechea*, Brassicaceae, апомиксис, диплоспория, семязачаток, партеногенез

DOI: 10.31857/S0006813623120104, **EDN:** ZFORQW

Род *Boechea* Á. Löve et D. Löve (сем. Brassicaceae) включает 110 видов, представленных многолетними или двулетними растениями, распространенными преимущественно на территории Северной Америки (Koch et al., 1999, 2003; Kiefer et al., 2009; Osadtchii et al., 2017). Один из двух видов, произрастающих на территории России — *Boechea falcata* (Turcz.) (= *Arabis turczaninowii* Ledeb.), является эндемиком Восточной Сибири и Дальнего Востока; его происхождение, согласно данным по молекулярным маркерам, некоторые авторы связывают с возможной миграцией предковых форм из Северной Америки в Сибирь через Берингов пролив (Al-

Shehbaz, 2005; Kiefer et al., 2009; Alexander et al., 2013). Ранее представителей рода *Boechea* относили к роду *Arabis* L. на основании близких морфологических признаков; однако кариологические исследования показали различия в числе хромосом, что привело Á. Löve и D. Löve (1976) к разделению рода *Arabis* (s.l.) на виды Нового Света с $x = 7$ (выделенные в род *Boechea*) и виды Старого света с $x = 8$ (оставшиеся в роде *Arabis*). Последующие молекулярно-филогенетические исследования показали, что эти два рода относятся к различным кладам на филогенетическом древе се-

мейства Brassicaceae (Koch et al., 2000; Beilstein et al., 2010; Nikolov et al., 2019; Hendriks et al., 2023).

В таксономическом отношении род *Boechea* очень сложен, так как его представители — преимущественно автогамные межвидовые гибриды (аллодиплоиды), образующие агамные комплексы, для которых характерно как апомиктичное, так и половое воспроизведение (Kantama et al., 2007; Beck et al., 2012; Aliyu et al., 2013; Alexander et al., 2015; Li et al., 2017; Brukhin, 2017; Brukhin et al., 2019). В отличие от апомиктов других покрытосеменных растений, являющихся полиплоидами (Asker, Jerling, 1992), у представителей рода *Boechea* апомиксис встречается не только у полиплоидных (чаще всего триплоидных $2n = 3x = 21$) форм, но и у диплоидных растений (Böcher, 1951; Alexander et al., 2015; Li et al., 2017); реже могут формироваться апомиктичные тетраплоиды (Schranz et al., 2005; Aliyu et al., 2010).

Апомиксис у представителей рода *Boechea* представлен, главным образом, диплоспорией Taraxacum-типа, при которой происходит нарушение первого деления мейоза и формируется реституционное ядро; второе деление мейоза приводит к образованию диады нередуцированных клеток. Дальнейшее развитие халазальной клетки диады приводит к формированию зародышевого мешка той же пloidности, что и материнское растение (Böcher, 1951; Naumova et al., 2001; Taşkin et al., 2004; Windham et al., 2015; Osadtchiy et al., 2017; Brukhin et al., 2019; Mateo de Arias et al., 2020). У некоторых видов отмечена диплоспория Antennaria-типа, при которой происходит замена мейоза на митоз и в результате после деления мегаспороцита сразу формируется 2-ядерный зародышевый мешок, который также имеет нередуцированное число хромосом, как и материнское растение (Carman et al., 2019). Также наряду с диплоспорией у некоторых представителей *Boechea* наблюдается апомиксис в форме апоспории: апоспорические инициали и образующиеся из них гаметофиты могут располагаться в нуцеллусе рядом с тетрадами мегаспор или диадами (Carman et al., 2019). Нередуцированные яйцеклетки в апомиктических зародышевых мешках, как правило, формируют зародыш партеногенетически. Эндосперм образуется путем оплодотворения (псевдогамия), хотя в некоторых случаях отмечалось автономное образование эндосперма (Naumova et al., 2001; Voigt et al., 2007).

В природных популяциях, формирующих агамные комплексы и интрогрессивные гибриды, частота апомиксиса может варьировать в зависимости от условий произрастания и роли половых видов в гибридизации (материнское или отцовское растение) (Li et al., 2017; Rushworth et al., 2018; Rushworth, Mitchell-Olds, 2021). *Boechea* — единственный род в сем. Brassicaceae, где прояв-

ление апомиксиса у некоторых видов и линий достигает 98% (Aliyu et al., 2010). Среди других родов Brassicaceae единичные случаи апомиксиса зарегистрированы у небольшого числа видов из родов *Erysimum* L. (Mulligan, 1966), *Parrya* R. Br. (Mosquin, Hayley, 1966), *Draba* L. (Mulligan, Findlay, 1970; Jordan-Thaden et al., 2013), *Phoenicautis* Nutt. ex Torr. et A. Gray (Mandáková et al., 2021), *Polycstenium* Greene и *Sandbergia* Greene (Mandáková et al., 2020).

Высокая частота встречаемости апомиксиса у представителей рода *Boechea*, имеющих близкое родственное положение к роду *Arabidopsis* Heynh., дает возможность изучения апомиксиса с точки зрения молекулярно-генетической регуляции (Schranz et al., 2006; Kantama et al., 2007; Sharbel et al., 2009; 2010; Corral et al., 2013; Mau et al., 2013; Schmidt et al., 2014; Kliver et al., 2018; Bakin et al., 2022). У *Boechea* идентифицировано несколько генов, ассоциированных с апомиксисом (Corral et al., 2013; Mau et al., 2013; Bakin et al., 2022). Кроме того, отсекарованы и собраны геномы двух половых видов *B. stricta* (Li et al., 2017) и *B. retrofracta* (Kliver et al., 2018), а также геномы двух природных апомиктических линий, M4B (NCBI Bioproject PRJNA774175) и ES517 (NCBI Bioproject PRJNA765627), при этом геном M4B собран до диплоидного уровня хромосом. Таким образом, последние два вида являются первыми апомиктами с полностью собранным геномом и представляют особый интерес для изучения. Кариологические исследования выявили связь апомиксиса и генов, ассоциированных с ним, с наличием aberrантных гетерохроматиновых хромосом *Het*, *Het'* и *Del* у некоторых апомиктических анеуплоидных линий *Boechea* (Sharbel et al., 2004, 2005; Kantama et al., 2007; Mandáková et al., 2015; 2020; Mau et al., 2022).

Изучение апомиксиса показало, что, несмотря на высокий процент образования апомейотических зародышевых мешков, количество завязавшихся семян у апомиктических линий было значительно ниже, по сравнению с линиями, для которых характерен половой способ репродукции. Это может быть связано с тем, что у апомиктов мейоз сопровождается аномалиями, приводящими к нарушению развития семян (Mateo de Arias et al., 2020). Кроме того, нарушение развития семян может быть обусловлено гибридной природой многих апомиктов (Rushworth, Mitchell-Olds, 2021), а также развитием эндосперма, зависящим во многом от пloidности полярных ядер и спермиев (Voigt-Zielinski et al., 2012; Mau et al., 2021). Однако, до сих пор причины гибели семязачатков и семян у апомиктических видов *Boechea* в процессе их развития остаются слабо изученными.

Настоящее исследование посвящено изучению развития женских репродуктивных структур у трех видов *Boechea*, для которых характерно поло-

вое и апомиктичное воспроизведение, с целью выявления некоторых факторов, обуславливающих появление аномалий в развитии семязачатков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Семена *Boechnera falcata* были собраны с растений возраста 7–10 лет в естественных местах обитания: петрофитное несомкнутое сообщество из *Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm. и *B. falcata* на склоне южной экспозиции крутизной 45° (Тенькинский район Магаданской области, в 10 км к юго-востоку от села Оротук — 62°01'50.586" N, 148°38'46.591" E). Растения *B. falcata* — травянистые многолетники высотой до 60 см; стебли голые, зеленые с сизоватым оттенком; стеблевые листья продолговатые, цельные или зубчатые, стеблеобъемлющие, длиной до 2 см; нижние листья, собранные в розетку, — плоские, овально-продолговатые, зубчатые, длиной до 3.5 см, густо опушены двураздельными волосками; цветение в конце первой декады июня, цветки в щитковидных кистях; лепестки розово-фиолетовые, длиной до 9 мм; стручки узкие, свисающие вниз, слегка серповидно изогнутые, длиной до 8 см и шириной 2–3 мм.

Семена *B. stricta* были собраны с растений, произрастающих в горах на северо-западе США, морфология растений описана ранее (Schranz et al., 2007; Li et al., 2017 и др.). Семена природного апомиктичного гибрида *B. stricta* × *B. retrofracta* (M4B) были собраны с растений, произрастающих в горах округа Южный Лемхай, штат Айдахо, США (Lemhi County, State of Idaho, USA), 44°36'07" N, 113°35' 07" E, к западу от пика Гунсайт (Gunsight Peak), в долине горной реки Эйттайм-Крик. Семена *B. stricta* и гибрида M4B были любезно предоставлены профессором Т. Митчеллом-Олдсом (Т. Mitchell-Olds) из университета Дьюка (Duke University, Durham, North Carolina, USA).

Семена всех трех видов проращивали согласно методике М.Е. Schranz (Schranz et al., 2005; 2006). Сначала семена выдерживали на влажной фильтровальной бумаге в темноте в течение 3 недель с холодной стратификацией (+4°C) для снятия покоя. Затем чашки Петри с семенами переносили в ростовую камеру с температурой +21°C в условия 16-часового светового дня. Проросшие семена переносили в почвенную смесь. Цветение растений происходило через 6 недель после обработки холодом.

Бутоны, цветки и завязи на разных стадиях развития были зафиксированы в FAA (формалин : ледяная уксусная кислота : 70% этиловый спирт в соотношении 7 : 7 : 100) в течение 7 дней, после чего материал был отмыт 70% этиловым спиртом и использовался либо для приготовления постоянных препаратов и их анализа методом световой

микроскопии (СМ), либо для исследования тотальных семязачатков с помощью метода просветления и оптики интерференциально-дифференциального контраста (DIC).

Обработка материала и приготовление препаратов проводились по общепринятой цитологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 8–10 мкм были сделаны на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany). Окраску препаратов проводили гематоксилином по Эрлиху с подкраской алциановым синим. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа Axio Imager Z1 (Carl Zeiss, Germany) ЦКП БИН РАН; фотографии выполнены цифровой камерой AxioCam MRc5 и обработаны ПО Zen Blue Editor (Carl Zeiss, Germany).

Для просветления семязачатков завязи выделяли из бутонов и цветков и помещали их в просветляющую жидкость — 10% раствор хлоралгидрата на ночь (Barykina et al., 2004). Далее для приготовления временных препаратов завязи помещали на предметное стекло в каплю глицерина, выделяли семязачатки и накрывали их покровным стеклом. Выделение завязей и семязачатков проводили под стереомикроскопом Stemi 2000 (Carl Zeiss, Germany). Просветленные семязачатки анализировали с помощью микроскопа AxioPlan 2 (Carl Zeiss, Germany) в режиме DIC (дифференциально-интерференционный контраст).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие семязачатка у всех трех исследованных видов происходит в целом единообразно. Различия проявляются в способе репродукции: у *Boechnera falcata*, изученной впервые в нашем исследовании, отмечен только половой способ репродукции, как и у *B. stricta*, что в целом подтверждает более ранние исследования этого вида (Aliyu et al., 2010; Rojek et al., 2018). Для линии M4B, также ранее не изученной эмбриологически, показано преимущественно апомиктичное развитие женского гаметофита.

Развитие женских репродуктивных структур у Boechnera falcata и B. stricta

В завязи длиной около 0.5 мм на плаценте инициируется около 30 примордиев семязачатков. При удлинении завязи до 0.7–1.0 мм в семязачатках начинается инициация интегументов за счет деления клеток эпидермального слоя, причем закладка внутреннего интегумента происходит раньше наружного. В это же время начинается дифференциация археспориальной клетки в апикальной части субэпидермального слоя нуцеллуса. Граница заложения интегументов расположена ниже уровня археспориальной клетки, вследствие того, что изначально примордий

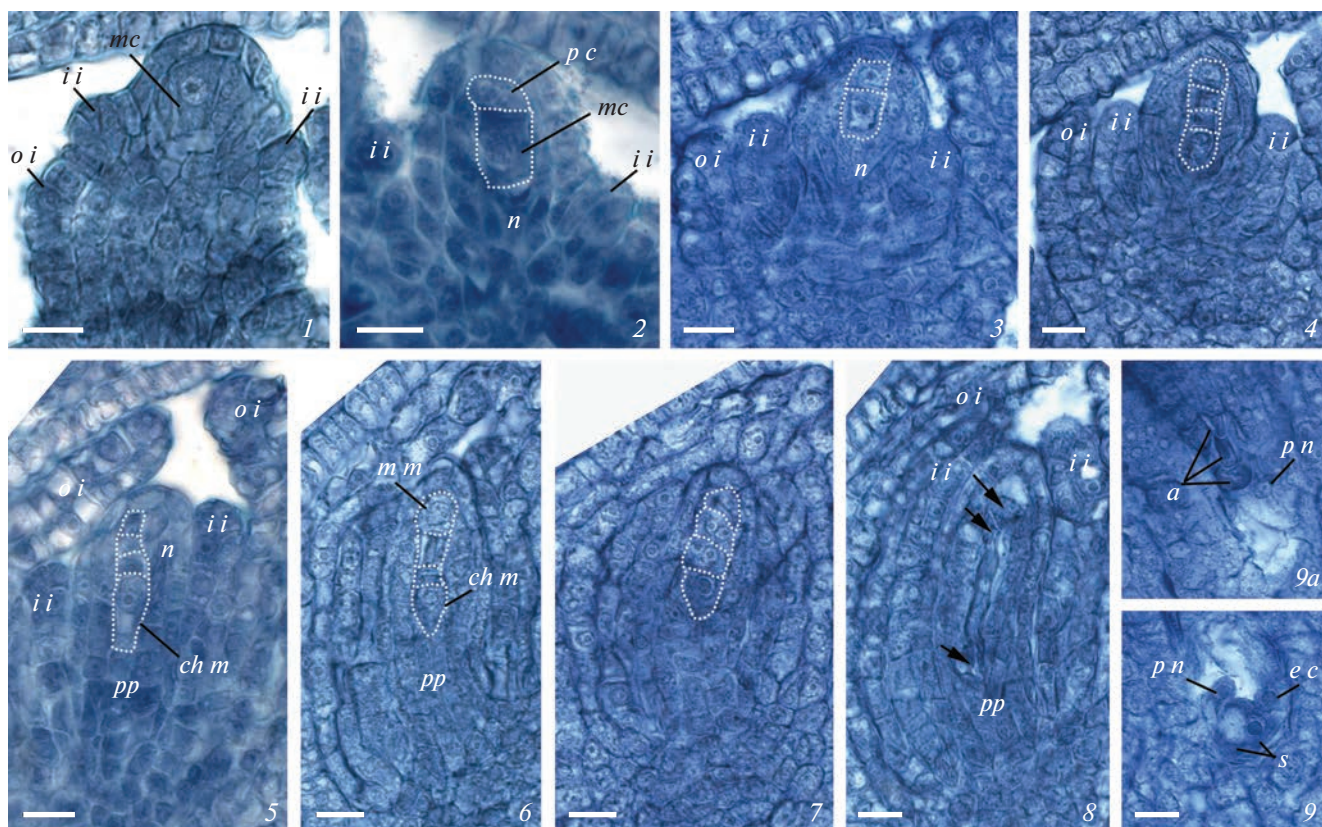


Рис. 1. Развитие семязачатка и женского гаметофита у *Boechera falcata*. 1–2 – формирование мегаспороцита в семязачатке без париетальной клетки (1) и с париетальной клеткой (2); 3 – образование диады клеток после первого деления мейоза; 4 – тетрада мегаспор, сформированная после мейоза; 5 – тетрада мегаспор в ходе развития семязачатка, рост халазальной функциональной мегаспоры и дегенерация трех микропилярных мегаспор; 6 – функционирование наряду с халазальной микропилярной мегаспоры в тетраде; 7 – образование двуядерных клеток из субмикропилярной и эпихалазальной мегаспор тетрады; 8 – четырехядерный зародышевый мешок (ядра указаны стрелками, на халазальном полюсе второе ядро не показано, так как расположено на следующем срезе); 9 – строение сформированного зародышевого мешка на микропилярном полюсе: две синергиды, яйцеклетка, занимающая латеральное положение, и микропилярное полярное ядро центральной клетки, 9а – халазальный полюс зародышевого мешка с тремя антиподами и халазальным полярным ядром центральной клетки. *a* – антипода, *ch m* – халазальная мегаспора, *ec* – яйцеклетка, *ii* – внутренний интегумент, *m m* – микропилярная мегаспора, *mc* – мегаспороцит, *n* – нукеллус, *oi* – наружный интегумент, *pc* – париетальная клетка, *pn* – полярное ядро, *pp* – постаменто-подиум, *s* – синергида. Масштабная линейка: 10 мкм.

Fig. 1. Development of the ovule and female gametophyte in *Boechera falcata*. 1–2 – development of the megasporocyte in the ovule without a parietal cell (1) and with a parietal cell (2); 3 – dyad of cells after the first meiotic division; 4 – tetrad of megaspores after the second meiotic division; 5 – growth of the chalazal functional megaspore and degeneration of three micropylar megaspores of tetrad during development of the ovule; 6 – functioning of micropylar along with the chalazal megaspore in the tetrad; 7 – development of binucleate cells from submicropylar and epichalazal megaspores of the tetrad; 8 – four-nucleate embryo sac are indicated by arrows, the second nucleus at the chalazal pole is not shown since it is located in the next section; 9 – structure of the formed embryo sac at the micropylar pole: two synergids, the egg cell occupying a lateral position, and the micropylar polar nucleus of the central cell, 9a – chalazal pole of the embryo sac with three antipodals and the chalazal polar nucleus of the central cell. *a* – antipodals, *ch m* – chalazal megaspore, *ec* – egg cell, *ii* – inner integument, *m m* – micropylar megaspore, *mc* – megasporocyte, *n* – nucleolus, *oi* – outer integument, *pc* – parietal cell, *pn* – polar nucleus, *pp* – postamentopodium, *s* – synergid. Scale bar: 10 μ m.

представляет собой сильно вытянутый бугорок. Археспориальная клетка в процессе развития трансформируется в мегаспороцит, который быстро увеличивается в размерах. В семязачатке, где интегументы только иницируются, мегаспороцит представлен крупной вытянутой в продольном направлении клеткой, ядро в которой занимает преимущественно центральное положение; цитоплазма плотная, без видимых вакуо-

лей (рис. 1, 1; 2, 1). В единичных случаях у обоих видов формируются два мегаспороцита в одном семязачатке. Также изредка отмечено образование париетальной клетки, расположенной над мегаспороцитом (рис. 1, 2).

При дальнейшем росте завязи ее плацента продолжает формировать семязачатки: в завязях длиной 1.5–2.0 мм их количество достигает 50.

Семязачатки несколько увеличиваются в размере, преимущественно за счет роста их базальной части; начинается небольшой изгиб семязачатка. Интегументы становятся 2-слойными; внутренний и наружный интегументы примерно равны по длине и достигают половины длины нуцеллуса у *B. falcata* (рис. 1, 3, 4), у *B. stricta* они остаются короткими (рис. 2, 2, 3). На этой стадии развития семязачатка у обоих видов мегаспороцит приступает к мегаспорогенезу.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка соответствует моноспорическому Polygonum-типу, при котором два последовательных деления мейоза и сопровождающих их процессов цитокинеза приводят к образованию тетрады редуплицированных мегаспор (рис. 1, 3, 4; 2, 2, 3).

После завершения мейоза и образования мегаспор (в завязях длиной 2.4–3.5 мм) семязачаток начинает активно расти, изгибается, становится гемикампилотропным, по типизации И.И. Шамрова (Shamrov, 2008; 2017). По мере роста семязачатка мегаспоры претерпевают изменения — халазальная клетка тетрады увеличивается в размере и становится функциональной мегаспорой, тогда как мегаспоры, расположенные над ней, начинают дегенерировать (рис. 1, 5; 2, 4). У *B. falcata* часто самая апикальная клетка тетрады долго остается жизнеспособной (рис. 1, 6) и, возможно, может развиваться дальше. В одном случае отмечено образование двух 2-ядерных зародышевых мешков из соседних мегаспор одной тетрады (рис. 1, 7). Однако, как правило, развитие гаметофита происходит из халазальной мегаспоры, в цитоплазме которой появляются вакуоли, в дальнейшем эта клетка претерпевает три митотических деления, которые приводят к формированию ценоцитного зародышевого мешка — после первого деления 2-ядерного (рис. 2, 5), затем 4-ядерного (рис. 1, 8).

Ко времени формирования 2-ядерного зародышевого мешка в семязачатке значительно увеличивается халаза и базальная часть нуцеллуса, образующая единую структуру постаменто-подиума, клетки латерального слоя нуцеллуса начинают дегенерировать. Внутренний интегумент, как правило, полностью обрастает нуцеллус, при этом становится 2–3-слойным, а в микропилярной части 3–4-слойным. Наружный интегумент остается 2-слойным, но в микропилярной части утолщается до 5–6 слоев. Микропиле сформировано обоими интегументами (экзо-эндостом) (рис. 2, 5).

Третий, последний, митоз в зародышевом мешке сопровождается клеткообразованием. В результате формируется 3 клетки яйцевого аппарата (2 синергиды и яйцеклетка) на микропилярном полюсе; 3 клетки антипод на халазальном полюсе и центральная клетка с двумя полярными ядрами, сначала расположенными у полюсов (рис. 1, 9, 9a). В процессе созревания зародышевого мешка

клетки яйцевого аппарата приобретают специфические черты, характерные для синергид и яйцеклетки. Синергиды у изученных видов крупные, с базально расположенным ядром и вакуолью, занимающей апикальное положение; в базальной части также присутствует нитчатый аппарат (рис. 1, 9; 2, 6). Яйцеклетка имеет хорошо выраженную полярность с апикально расположенным ядром и крупной вакуолью в базальной части. Яйцеклетка, как правило, занимает латеральное положение по отношению к синергидам (рис. 1, 9; 2, 6). Полярные ядра в процессе созревания зародышевого мешка сближаются и сливаются вблизи яйцевого аппарата, образуя крупное вторичное ядро центральной клетки (рис. 2, 6). Антиподы у изученных видов мелкие, с плотной цитоплазмой и небольшим ядром, располагаются, как правило, рядом друг с другом (рис. 1, 9a; 2, 6). У *B. falcata* антиподы могут сохраняться до первых делений в эндосперме, у *B. stricta* антиподы часто дегенерируют до оплодотворения.

На стадии зрелого зародышевого мешка, готового к оплодотворению (завязи 4.4–6.3 мм в длину), семязачатки еще больше увеличиваются в размерах, становятся еще более изогнутыми (орто-кмпилотропными). На этой стадии нуцеллус практически полностью разрушается в микропилярной и латеральных частях, но значительно увеличивается в базальной области, причем в этой зоне его клетки становятся более крупными, вытянутыми и содержат плотную цитоплазму и крупные ядра. Наружный интегумент остается 2-слойным (за исключением его микропилярной области), а внутренний — становится массивным, 5–6-слойным; в клетках его внутренней эпидермы начинается морфологическая дифференциация, связанная с увеличением плотности цитоплазмы этих клеток, а также их растяжением в радиальном направлении, что позволяет предположить приобретение этими клетками функции интегументального тапетума и их активное участие в транспорте веществ. Морфологическая дифференциация этих клеток усиливается на последующих этапах развития семени (в период раннего эмбриогенеза и эндоспермогенеза).

Мы не проводили специальных исследований по процессу оплодотворения. Однако в завязях раскрытых цветков *B. falcata* во всех семязачатках уже наблюдалось развитие зиготы или 2-клеточного зародыша и присутствовали 2–4 ядра эндосперма, что указывает на нормальное протекание процесса оплодотворения у этого вида. К сожалению, у *B. stricta* стадий развития зародыша и эндосперма не было обнаружено, по причине малого количества зафиксированного материала в период цветения.

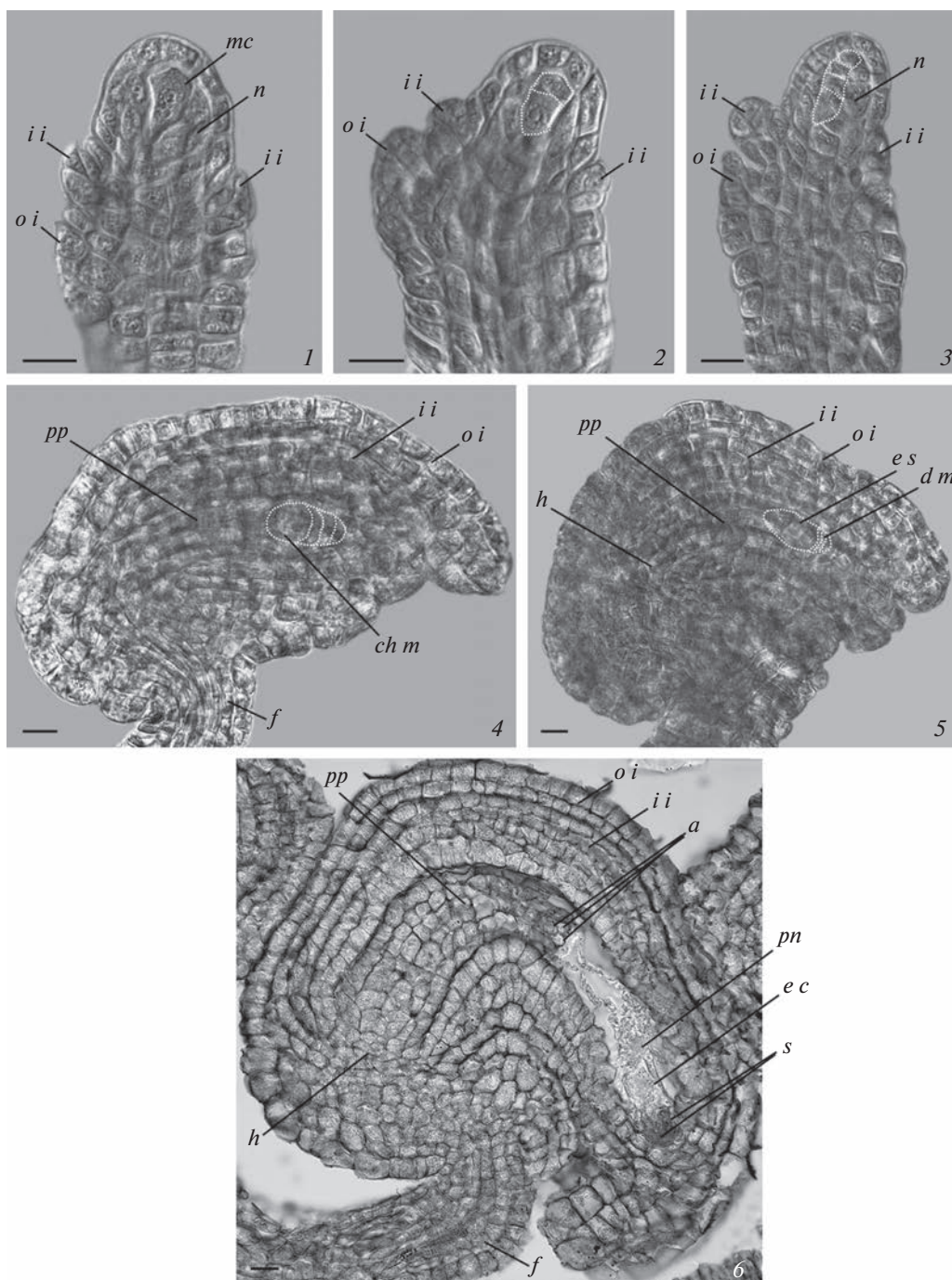


Рис. 2. Развитие семязачатка и женского гаметофита у *Boechea stricta*. 1–6 – строение семязачатка на стадии мегаспороцита (1); диады клеток, сформированных после первого мейоза (2); тетрады мегаспор (3); дифференциации халазальной мегаспоры (4); двуядерного зародышевого мешка (5), видны дегенерирующие микропиларные клетки тетрады; зрелого зародышевого мешка (6), на микропиларном полюсе которого расположен яйцевой аппарат с двумя синергидами и яйцеклеткой, а также вторичное ядро центральной клетки, на халазальном – три антиподы. 1–5 – DIC, 6 – CM. *a* – антипода, *ch m* – халазальная мегаспора, *dm* – дегенерирующие мегаспоры, *ec* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *f* – фуникулус, *h* – гипостаз, *ii* – внутренний интегумент, *mc* – мегаспороцит, *n* – нуцеллус, *oi* – наружный интегумент, *pn* – полярное ядро, *pp* – постаменто-подиум, *s* – синергида. Масштабная линейка: 10 мкм.

Fig. 2. Development of the ovule and female gametophyte in *Boechea stricta*. 1–6 – structure of the ovule at the stage of megasporocyte (1); dyad of cells resulted from the first meiotic division (2); tetrad of megaspores (3); differentiation of the chalazal megaspore (4); binucleate embryo sac (5), degenerating micropylar cells of the tetrad are visible; mature embryo sac (6), on the micropilar pole there is an egg apparatus with two synergids and an egg cell, as well as a secondary polar nucleus of the central cell, on the chalazal pole there are three antipodals. 1–5 – DIC, 6 – LM. *a* – antipodals, *ch m* – chalazal megaspore, *dm* – degenerating megaspores, *ec* – egg cell, *es* – embryo sac, *f* – funiculus, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *mc* – megasporocyte, *n* – nucellus, *oi* – outer integument, *pn* – polar nucleus, *pp* – postamentum-podium, *s* – synergid. Scale bar: 10 μ m.

*Развитие женских репродуктивных структур
у линии М4В*

Развитие структур семязачатка у линии М4В происходит таким же образом, как у *B. falcata* и *B. stricta*. Отличительной особенностью является преобладание апомиктического способа репродукции, что связано с образованием диплоспорического нередуцированного зародышевого мешка и партеногенетическим развитием зародыша (что также было показано при анализе семян методом проточной цитометрии — неопубл. данные).

Вступление мегаспороцита в мейоз у этой линии происходит так же рано, как и у *B. falcata* и *B. stricta*, когда в семязачатке только начинается развитие интегументов (рис. 3, 1, 2). Нормальное протекание мейоза и образование редуцированных мегаспор в семязачатках линии М4В наблюдалось относительно редко (6.7%) и происходило с образованием триады мегаспор в результате отсутствия второго деления мейоза в микропилярной клетке диады (рис. 3, 3). Нарушение мейоза, проявляющееся в формировании реституционного ядра в первом его делении и образовании диады нередуцированных клеток после второго деления (Тагахасит-тип диплоспории) отмечено более часто (35.6%) (рис. 3, 4). Также следует отметить, что большая часть мегаспороцитов у линии М4В не завершала мейоз (57.7% всех исследованных мегаспороцитов) (рис. 3, 5). Кроме того, в некоторых семязачатках мегаспороцит, а также диады имели признаки деструкции (пикноз ядер, сжатие цитоплазмы, деформация клетки) (рис. 3, 6). Количественное соотношение присутствующих на данной стадии мегаспороцитов, диад и триад показано в таблице 1.

Происхождение зародышевого мешка у М4В (из халазальной клетки триады, сформированной путем нормального мейоза, или халазальной клетки диады, образовавшейся в результате диплоспорического развития) на ценоцитной стадии трудно определить, так как располагающиеся над 2-ядерным зародышевым мешком остатки мегаспор невозможно подсчитать из-за их практической полной деструкции (рис. 3, 7). Однако, учитывая малую долю формирования в семязачатках триад мегаспор после мейоза у этой линии, можно предположить, что большинство развивающихся зародышевых мешков имеют апомиктическую природу.

Следует подчеркнуть, что в нашем материале завязи линии М4В характеризовались высокой степенью остановки развития женского гаметофита на стадиях мегаспороцита, диады или 2-ядерного зародышевого мешка (табл. 1). Например, в завязи длиной 2.4 мм наблюдалось примерно равное количество 2-ядерных зародышевых мешков (21) и диад (20), оставшиеся семязачатки из 55 исследованных содержали мегаспороциты (14),

остановившиеся в развитии, из которых 11 имели явные признаки деструкции. В завязи 3.0 мм из 23 исследованных семязачатков 17 содержали 2-ядерный зародышевый мешок, 3 — 4-ядерный зародышевый мешок, 2 — дегенерирующую диаду клеток, 1 — дегенерирующий мегаспороцит. Несмотря на присутствие в семязачатках разных стадий развития гаметофита, внешне семязачатки были одинаковыми и не уступали друг другу в степени развития (рис. 3, 7, 8). Однако, следует отметить, что часть семязачатков с отстающими в развитии мегаспороцитами или диадами отличалась от других более коротким внутренним интегументом, который обрастал нуцеллус не полностью (рис. 3, 9). Возможно, это связано с нарушениями в развитии гаметофита (остановкой развития и последующей дегенерацией). В некоторых случаях недоразвитие внутреннего интегумента сопряжено с нарушениями полярности 2-ядерного зародышевого мешка, который разрастался в микропилярной части семязачатка до наружного интегумента (рис. 3, 10). По-видимому, частая остановка развития гаметофита, приводящая к его дегенерации (рис. 3, 11), значительно снижает число жизнеспособных семязачатков на ранних этапах их развития.

Сформированный и зрелый зародышевый мешок у линии М4В имеет такую же структурную организацию, как у *B. falcata* и *B. stricta*. В качестве отличительной особенности можно выделить лишь очень раннюю дегенерацию антипод (в зрелом зародышевом мешке наблюдаются лишь остатки этих клеток). Также следует отметить, что в некоторых сформированных семязачатках отмечались зародышевые мешки, расширенные в своей микропилярной части и находящиеся в этой области в контакте с наружным интегументом (нуцеллус к этому времени разрушен) по причине недоразвития внутреннего интегумента. В ходе созревания уже сформированные зародышевые мешки в ряде семязачатков подвергаются деструкции, что снижает общую численность жизнеспособных семязачатков. Так, в завязях из раскрытых цветков из 148 исследованных семязачатков только у 79 наблюдались зрелые зародышевые мешки, в остальных наблюдались дегенерирующие гаметофиты на ценоцитной стадии, диады и мегаспороциты (табл. 1). Кроме того, в 5 семязачатках наблюдался 2-клеточный зародыш и 4–6-ядерный эндосперм; в одном семязачатке — зародыш в отсутствии эндосперма (присутствовало вторичное ядро центральной клетки), что, вероятно, указывает на его партеногенетическое происхождение, поскольку при нормальном развитии семени после оплодотворения эндосперм всегда развивается раньше зародыша (Poddubnaya-Arnoldi, 1976; Shishkinskaya et al., 2004). Эндосперм, вероятно, формировался в результате оплодотворения, так как завязи данной длины были выделены из рас-

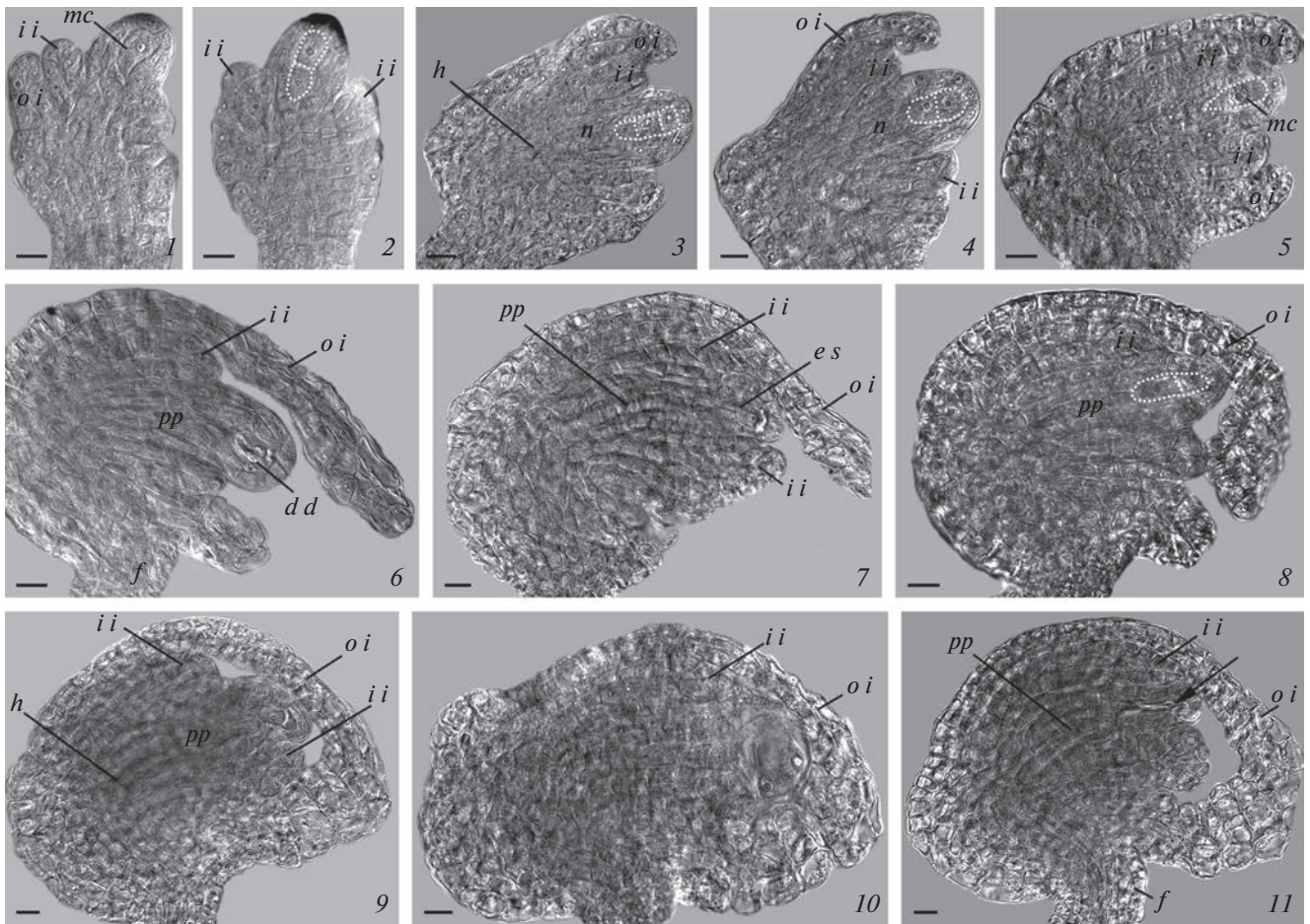


Рис. 3. Варианты развития зародышевого мешка у апомиктической линии *Boecherha*—M4B. 1–4 — строение семязачатка на стадии мегаспороцита (1); диады клеток, сформированных после деления мегаспороцита (2); триады мегаспор, сформированных после мейоза (3); диады клеток, сформированных после апомейоза (4); 5 — остановка развития мегаспороцита при продолжающемся росте семязачатка; 6 — дегенерирующие клетки диады в семязачатке; 7 — семязачаток на стадии двуядерного зародышевого мешка; 8 — остановка развития гаметофита на стадии диады при продолжающемся росте семязачатка; 9 — диада клеток в семязачатке с коротким внутренним интегументом; 10 — двуядерный зародышевый мешок с нарушенной полярностью в семязачатке с коротким внутренним интегументом; 11 — дегенерация гаметофита (показан стрелкой) в продолжающем развитии семязачатке. 1–11 — DIC. *es* — зародышевый мешок, *f* — фуникулус, *h* — гипостаза, *ii* — внутренний интегумент, *mc* — мегаспороцит, *n* — нуцеллус, *oi* — наружный интегумент, *pp* — постаменто-подиум. Масштабная линейка: 10 мкм.

Fig. 3. Variants of embryo sac development in the apomictic accession *Boecherha*—M4B. 1–4 — structure of the ovule at the stage of megasporocyte (1); dyad of cells formed after the megasporocyte division (2); triad of megaspores formed after meiosis (3); diploperous dyad formed after apomeiosis (4); 5 — arrest of megasporocyte development with continuing growth of the ovule; 6 — degenerating cells of the dyad in the ovule; 7 — ovule at the stage of binucleate embryo sac; 8 — arrest of gametophyte development at the dyad stage with continuing growth of the ovule; 9 — dyad of cells in the ovule with a short inner integument; 10 — binucleate embryo sac with disturbed polarity in the ovule with a short inner integument; 11 — degeneration of the gametophyte (indicated by the arrow) in the ovule continuing development. 1–11 — DIC. *es* — embryo sac, *f* — funiculus, *h* — hypostase, *ii* — inner integument, *mc* — megasporocyte, *n* — nucellus, *oi* — outer integument, *pp* — postamentum-podium. Scale bar: 10 μ m.

крывшихся цветков, в которых пыльники были частично вскрыты. Происхождение зародыша в семенах с эндоспермом установить сложно, поскольку он может развиваться и партеногенетически (в случае развития диплоспорического зародышевого мешка) или после оплодотворения (в случае формирования редуцированного зародышевого мешка после мейоза). Специальных исследований развития семян не проводилось. В отсут-

ствии эндосперма семена не завершают свое развитие: зародыш дегенерирует и семена прекращают свой рост, внутренние и наружные ткани семени также подвергаются деструкции. Процесс оплодотворения полярных ядер зародышевого мешка и дальнейшее развитие эндосперма, вероятно, в целом, является триггером для развития семени, поскольку семязачатки, в которых зародышевый мешок не переходит к формированию зародыша и

Таблица 1. Количественное соотношение семязачатков/семян на разных стадиях развития женского гаметофита в процессе роста завязи у апомиктичной линии *Boecheira* — M4B
Table 1. Quantitative ratio of ovules/seeds at different stages of female gametophyte development during ovary growth in the apomictic accession *Boecheira* — M4B

Длина завязи (мм) Ovary length (mm)	Количество исследованных завязей (шт.) Number of studied ovaries (pcs.)	Количество исследованных семязачатков (шт.) Number of studied ovules (pcs.)	Количество семязачатков/семян (шт.) Number of ovules/seeds (pcs.)						
			с мegasporocyte with megasporeocyte	с диадой клеток with dyad of cells	с триадой мegaspor with triad of megaspores	с 2- или 4-ядерным зародышевым мешком with bi- or four-nucleate embryo sac	со зрелым зародышевым мешком with mature embryo sac	с зародышем и эндоспермом with embryo and endosperm	с зародышем и без эндосперма with embryo, without endosperm
0.6–1.0	3	89	89	0	0	0	0	0	0
1.5–2.0	5	239	138 (6*)	85 (5*)	16	0	0	0	0
2.4–3.0	2	78	15 (12*)	22 (2*)	0	41	0	0	0
3.2–3.5	2	69	19*	10*	0	7*	33	0	0
4.4–6.3	4	148	25*	16*	0	23*	79	4	1
8.3–12.0	5	319	51*	17*	0	47*	161	26	16
20.2–28.6	2	108	0	0	0	0	95*	7	6

Примечание: звездочкой (*) указано количество дегенерирующих клеток от числа мегаспороцитов и клеток диад на данной стадии.
Note: the asterisk (*) indicates the number of degenerating cells from the number of megaspores and dyad cells at the corresponding stage.

эндосперма, прекращают свой рост. Так, в плодах (стручках) длиной 8.3–12.0 мм, наблюдалась большая доля (86.8%) не завязавшихся семян, которые не содержали зародышей (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что в целом развитие семязачатка у видов *Boechea* происходит сходно с таковым у других изученных видов Brassicaceae (Iljina, 1962; Rodionova, 1966, 1979; Shamrov, 2002a), и сформированный семязачаток имеет однотипное строение, за исключением более массивного по толщине внутреннего интегумента у некоторых родов (*Lunaria* L., *Eruca* Mill., *Hesperis* L. — Belyaeva, Rodionova, 1983). Сформированный семязачаток у исследованных видов орто-кампилотропный, медионуцеллятный, битегмальный (по типизации И.И. Шамрова — Shamrov, 2008; 2017). В более ранних исследованиях семязачатки у видов Brassicaceae (*Brassica campestris* L. — Ahuja, Bhaduri, 1956; *Brassica juncea* Czern et Coss. — Sulbha, 1957; *Diplotaxis tenuifolia* DC. — Belyaeva et al., 1978; *Berteroa incana* (L.) DC. — Belyaeva, Fursa, 1979) относили к tenuинуцеллятному типу. Однако, И.И. Шамров (Shamrov, 2002a, b) на примере *Capsella bursa-pastoris* показал, что семязачаток у представителей Brassicaceae относится к медионуцеллятному типу, так как у него присутствует более одного слоя клеток в латеральной части нуцеллуса и развивается относительно массивная базальная часть (как у красси-нуцеллятных семязачатков), преобразующаяся в постамент-подиум; для tenuинуцеллятных семязачатков, как правило, характерно наличие однослойного нуцеллуса, окружающего зародышевый мешок (Shamrov, 2008).

Некоторые авторы указывают на наличие тенденции к красси-нуцеллятному типу семязачатка в трибе Boecheae (Mandáková et al., 2020), так как у растений этой трибы на ранних стадиях развития семязачатка (во время дифференциации мегаспороцита) иногда образуется париетальная клетка. Авторы подчеркивают, что париетальная клетка формируется не во всех семязачатках и частота ее появления может варьировать. Например, у видов *Phoenicaulis* париетальная клетка была отмечена у 70% семязачатков (Mandáková et al., 2021), а у видов *Boechea* эта клетка встречается у менее, чем 50% семязачатков (Naumova et al., 2001; Carman et al., 2019). У исследованных нами видов *Boechea* также иногда происходило образование париетальной клетки (менее, чем у 5% исследованных семязачатков).

Появление париетальной клетки в отдельных семязачатках завязи характерно и для других родов Brassicaceae — *Lunaria*, *Eruca*, *Hesperis*, *Macropodium* R. Br. (Rodionova, 1966a, b, 1971a, c, 1976), *Alliaria* Kuntze (Belyaeva, Fursa, 1982), *Brassica* L.

(Sulbha, 1957, Iljina, 1962), причем авторы также подтверждают непостоянство ее образования. Г.Б. Родионова (Rodionova, 1966a, 1971a, 1978) предполагала, что наличие париетальной клетки связано с выборочностью дифференциации спорогенной клетки (мегаспороцита) в нуцеллусе на самых ранних стадиях ее развития, то есть деление субэпидермальной клетки в некоторых случаях приводило к образованию париетальной клетки и расположенной под ней спорогенной, либо, наоборот, после деления расположенная под эпидермой клетка становилась спорогенной, а ниже лежащая становилась клеткой нуцеллуса; в последнем варианте париетальная клетка, как таковая, не формировалась. Такое предположение было сделано на основании данных по развитию семязачатка у *Hesperis steveniana* DC, у которого в некоторых случаях развивались два мегаспороцита, лежащие не рядом друг с другом (как у других представителей Brassicaceae), а один над другим.

Сложно сказать, насколько верно данное предположение. Возможно, за париетальную клетку можно принять микропилярную клетку диады, сформированную после первого асимметричного деления мейоза. Как показывают наши данные по развитию семязачатка, у *Boechea* мегаспорогенез начинается очень рано, когда интегументы только начинают формироваться и еще не доходят до середины нуцеллуса. Первое деление мейоза, как известно, проходит очень быстро, и, как было показано нами у *Boechea falcata*, структура семязачатка практически не меняется со времени присутствия в нем мегаспороцита до образования тетрады мегаспор. Клетки нуцеллуса на этой стадии довольно крупные, в результате чего высока вероятность спутать клетки диады (клетки, расположенные одна под другой) с мегаспороцитом и находящейся над ним париетальной клеткой. Идентификация с помощью окраски на каллозу, окружающую мегаспороцит и продукты мейоза, возможно, будет не совсем точна, так как слой каллозы часто имеет прерывистую структуру и ее отложение может варьировать у разных мегаспороцитов, что было показано у *Boechea stricta* (Rojek et al., 2018). Поэтому, однозначный ответ на вопрос о присутствии париетальной клетки над мегаспороцитом у видов *Boechea* и других Brassicaceae может дать только применение маркеров, точно идентифицирующих спорогенные клетки, которых в настоящее время еще очень мало (Tucker et al., 2012; Lora et al., 2017) и, возможно, они не будут универсальными для всех видов.

Образование двух мегаспороцитов отмечалось, как в нашем материале, так и у других видов *Boechea* (Carman et al., 2019). По-видимому, это свойственно большинству представителей семейства Brassicaceae, так как формирование 2–3 спорогенных клеток отмечено для ряда видов *Brassica*

(Iijina, 1962) и *Hesperis* (Rodionova, 1966), а для некоторых родов (*Cardamine* L., *Sysimbrium* Pall., *Erysimum* L.) описан многоклеточный археспорий (Vandendries, 1909, 1912; Rodionova, 1971b). В редких случаях отмечалось формирование двух зародышевых мешков, например, у ряда видов *Arabis* (Czapik, 1974), происхождение которых осталось неустановленным. По предположению автора, они могут быть производными дополнительных мегаспороцитов или результатом развития нескольких мегаспор. У *Boecheira* развитие нескольких мегаспор тоже возможно, у *B. falcata* нами было отмечено длительное сохранение одной из микропилярных мегаспор, а также наличие 2-ядерных клеток в тетраде мегаспор. Двух зрелых зародышевых мешков мы не наблюдали в нашем исследовании, но нельзя исключать возможность их развития.

Зародышевый мешок у исследованных видов *Boecheira* развивается, как и у других исследованных видов Brassicaceae согласно моноспорическому Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок 7-клеточный, 7-ядерный, типичного строения для многих Brassicaceae. Однако следует обратить внимание на некоторые различия в поведении антипод у исследованных нами видов: тогда как у *B. stricta* и *B. falcata* антиподы сохраняются относительно долго (у *B. falcata* они еще присутствуют на стадии 2–4-ядерного эндосперма), у апомиктической линии М4В антиподы разрушаются еще до стадии зрелого зародышевого мешка. Возможно, это связано с гибридной природой этой линии или диплоспорическим развитием большинства развивающихся зародышевых мешков.

Для нормального формирования зародышевого мешка очень важна скоррелированность процессов его развития с окружающими тканями спорофита (Gerassimova-Navashina, 1958; Batygina, 2002). Об этом свидетельствуют полученные данные по развитию женских репродуктивных структур у *Boecheira*. Наиболее выраженные корреляции можно наблюдать на следующих стадиях:

1) Стадия мегаспорогенеза, заканчивающаяся образованием тетрады (триады), проходит очень быстро и соответствует, как правило, незначительному росту семязачатка (базальная часть еще не изгибается, интегументы не достигают середины нуцеллуса). Наличие у апомиктической линии на этой стадии диады клеток не всегда означает, что она сформирована без редукционного деления.

2) Стадия тетрады является достаточно продолжительной и сопровождается значительными структурными преобразованиями в семязачатке, связанными с ростом нуцеллуса и интегументов. Только на этой стадии, когда интегументы полностью обрастают нуцеллус, можно определить, какой зародышевый мешок будет развиваться — диплоспорический (если на этой стадии присут-

ствует диада клеток) или половой (если формируется тетрада/триада мегаспор).

Очень важной особенностью развития семязачатка является сопряженное развитие интегументов и гаметофита. Нарушения в развитии внутреннего интегумента, выявленные у апомиктической линии М4В, по-видимому, приводят к остановке развития мегаспороцита, так как в семязачатке с коротким интегументом чаще наблюдалась дегенерация мегаспороцита, хотя остальные ткани семязачатка (нуцеллус и наружный интегумент) продолжали расти, и в целом не отличались по размерам от других семязачатков завязи. В некоторых семязачатках с коротким внутренним интегументом развитие гаметофита может продолжаться, в таких семязачатках наблюдались диады клеток (часто тоже с признаками дегенерации), или 2-ядерные зародышевые мешки с нарушением размеров и полярности ядер, или даже зрелые зародышевые мешки с разросшейся микропилярной частью и клетками яйцевого аппарата аномальной формы и топографии. О скоррелированности этих процессов и важности развития внутреннего интегумента для развития женского гаметофита свидетельствуют и данные по мутантам *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *bel*, *ino*, *ant*, *sin 1*, которые показали, что гены, участвующие в регуляции развития интегументов, оказывают влияние на развитие мегаспороцита, который у данных мутантов не способен развиваться и вступать в мегаспорогенез (Ray et al., 1996; Sieber et al., 2004; Wang et al., 2008). Следует подчеркнуть, что среди исследованных нами видов *Boecheira* такие нарушения были отмечены только у апомиктической гибридной линии М4В, что, вероятно, может указывать на сопряженность апомиксиса (отсутствия мейоза) и процессов формирования семязачатка, в частности, развития внутреннего интегумента.

Диплоспорическое развитие зародышевого мешка (апомиксис) среди исследуемых нами видов было отмечено только у линии М4В с частотой 35.6%), у видов *B. falcata* и *B. stricta* нарушений в мейозе и развитии зародышевого мешка не отмечалось. Хотя некоторые авторы полагают, что даже у половых видов (например, *B. stricta*) в редких случаях могут проявляться признаки апомиксиса: диплоспория и партеногенез (Aliyu et al., 2010; Rojek et al., 2018).

Хотя у линии М4В преобладает гаметофитный апомиксис в форме диплоспории, половой способ репродукции также присутствует (в некоторых семязачатках происходит редукционное деление), что свидетельствует о неполной пенетрантности апомиксиса в этой линии. Кроме того, была отмечена частая остановка развития гаметофита, что, возможно, связано не с апомиктическим способом репродукции, а с гибридной

природой этой линии. Также для этой линии характерна низкая завязываемость семян, что связано не только с большим процентом дегенерации гаметофита в ходе развития (особенно на ранних стадиях), но, по-видимому, и с отсутствием эндосперма, для развития которого необходимо оплодотворение полярных ядер (псевдогамия). Хотя некоторые исследователи отмечали возможность автономного развития эндосперма у апомиктических линий *Boecheira* (Naumova et al., 2001; Voigt et al., 2007; Aliyu et al., 2010), у линии М4В такого не наблюдалось. Однако, для однозначного ответа о независимом от оплодотворения развитии эндосперма необходимо специальное исследование, направленное на изучение процессов развития семени при наличии и отсутствии опыления/оплодотворения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование показало, что низкая завязываемость семян у апомиктической линии М4В может быть связана с рядом факторов, действующих при развитии семязачатка и семени. Наиболее важные из них следующие: 1) неспособность некоторых мегаспороцитов вступать или завершать мейоз (что, вероятно, коррелирует с нарушениями в развитии внутреннего интегумента); 2) неспособность некоторых апомиктических диад мегаспор продолжать развитие; 3) нарушение полярной миграции ядер в ценоцитном гаметофите и закономерностей их делений; 4) отсутствие тройного слияния и образования эндосперма в семенах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 122011900036-5 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (2019–2023 гг.) и гранта РФФИ № 20-54-46002-Ст “Филогенетический и функциональный анализ генов, ассоциированных с апомиксисом у представителей рода *Boecheira*” (2020–2023 гг.). Техническая часть исследования проведена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahuja Y.R., Bhaduri P.N. 1956. The embryology of *Brassica campestris* var. *toria*. — *Phytomorphology*. 6: 63–67.
- Alexander P.J., Windham M.D., Beck J.B., Al-Shehbaz I.A., Allphin L., Bailey C.D. 2013. Molecular phylogenetics and taxonomy of the genus *Boecheira* and related genera

- (Brassicaceae: Boecheirae). — *Syst. Bot.* 38 (1): 192–209.
<https://doi.org/10.1600/036364413x661917>
- Alexander P.J., Windham M.D., Beck J.B., Al-Shehbaz I.A., Allphin L., Bailey C.D. 2015. Weaving a tangled web: divergent and reticulate speciation in *Boecheira fendleri sensu lato* (Brassicaceae; Boecheirae). — *Syst. Bot.* 40 (2): 572–596.
<https://doi.org/10.1600/036364415x688745>
- Aliyu O.M., Schranz E., Sharbel T.F. 2010. Quantitative variation for apomixis components in the genus *Boecheira*. — *Am. J. Bot.* 97 (10): 1719–1731.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000188>
- Aliyu O.M., Seifert M., Corral J.M., Fuchs J., Sharbel T.F. 2013. Copy number variation in transcriptionally active regions of sexual and apomictic *Boecheira* demonstrates independently derived apomictic lineages. — *The Plant Cell*. 25 (10): 3808–3823.
<https://doi.org/10.1105/tpc.113.113860>
- Al-Shehbaz I.A. 2005. Nomenclatural notes on Eurasian *Arabis* (Brassicaceae). — *Novon*. 15 (4): 519–524.
- Asker S.E., Jerling L. 1992. Apomixis in Plants. Boca Raton, FL. 320 p.
- Bakin E., Sezer F., Özbilen A., Kilic I., Uner B., Rayko M., Taşkin K.M., Brukhin V. 2022. Phylogenetic and expression analysis of *CENH3* and *APOLLO* genes in sexual and apomictic *Boecheira* species. — *Plants (Basel)*. 11 (3): article 387 (P. 1–17).
<https://doi.org/10.3390/plants11030387>
- [Barykina et al.] Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. 312 с.
- Batygina T.B. 2002. Ovule and seed viewed from reliability of biological systems. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield (NH, USA). P. 214–217.
- Beck J.B., Alexander P.J., Allphin L., Al-Shehbaz I.A., Rushworth C., Bailey C.D. et al. 2012. Does hybridization drive the transition to asexuality in diploid *Boecheira* (Brassicaceae)? — *Evolution*. 66 (4): 985–995.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01507.x>
- Beilstein M.A., Nagalingum N.S., Clements M.D., Manchester S.R., Mathews S. 2010. Dated molecular phylogenies indicate a Miocene origin for *Arabidopsis thaliana*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107 (43): 18724–18728.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0909766107>
- [Belyaeva et al.] Беляева Л.Ю., Чайка К.А., Фурса М.С. 1978. Розвиток півляка, насінного зачатка і гаметогенез *Diploaxis tenuifolia* DC. — *Укр. бот. журн.* 35 (2): 175–179.
- [Belyaeva, Fursa] Беляева Л.Е., Фурса Н.С. 1982. Эмбриология *Alliaria officinalis* (Brassicaceae). I. Формирование мужских и женских структур цветка и изучение состава их флавоноидов. — *Бот. журн.* 67 (7): 959–968.
- [Belyaeva, Fursa] Беляева Л.Ю., Фурса М.С. 1979. Формування чоловічих і жіночих структур квітки *Berteroa incana* (L.) DC. — *Укр. бот. журн.* 36 (6): 574–577.

- [Belyaeva, Rodionova] Беляева Л.Е., Родионова Г.Б. 1983. Семейство Brassicaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae — Thymelaeaceae. Л. С. 154–164.
- Böcher T.W. 1951. Cytological and embryological studies in the amphiapomictic *Arabis holboellii* complex. — Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Skrif. 6: 1–59.
- Brukhin V. 2017. Molecular and genetic regulation of apomixis. — Russian Journal of Genetics. 53 (9): 943–964. <https://doi.org/10.1134/S1022795417090046>
- Brukhin V., Osadtchiy J.V., Florez-Rueda A.M., Smetanin D., Bakin E., Nobre M.S. et al. 2019. The *Boechera* genus as a resource for apomixis research. — Front. Plant Sci. 10: article 392 (P. 1–19). <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00392>
- Carman J.G., Mateo de Arias M., Gao L., Zhao X., Kowallis B., Sherwood D.A., et al. 2019. Apospory in addition to diplospory is common in *Boechera* where it may facilitate speciation by recombination-driven apomixis-to-sex reversals. — Front. Plant Sci. 10: article 724 (P. 1–14). <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00724>
- Corral J.M., Vogel H., Aliyu O.M., Hensel G., Thiel T., Kumlehn J., et al. 2013. A conserved apomixis-specific polymorphism is correlated with exclusive exonuclease expression in premeiotic ovules of apomictic *Boechera* species. — Plant Physiol. 163 (4): 1660–1672. <https://doi.org/10.1104/pp.113.222430>
- Czapik R. 1974. Embryology of five species of the *Arabis hirsuta* complex. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 17: 13–25.
- [Gerassimova-Navashina] Герасимова-Навашина Е.Н. 1958. О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. — Проблемы ботаники. 3: 125–167.
- Hendriks K.P., Kiefer C., Al-Shehbaz I.A., Bailey C.D., van Huysduynen A.H., Nikolov L.A. et al. 2023. Global Brassicaceae phylogeny based on filtering of 1,000-gene dataset. — Current Biology. 33 (19): 4052–4068. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.026>
- [Il'ina] Ильина Г.М. 1962. Эмбриологическое исследование горчицы *Brassica juncea* (L.) Czern. — Вестник Моск. ун-та. 1: 34–45.
- Jordon-Thaden I.E., Al-Shehbaz I.A., Koch M.A. 2013. Species richness of the globally distributed, arctic–alpine genus *Draba* L. (Brassicaceae). — Alpine Bot. 123: 97–106. <https://doi.org/10.1007/s00035-013-0120-9>
- Kantama L., Sharbel T.F., Schranz M.E., Mitchell-Olds T., de Vries S., de Jong H. 2007. Diploid apomicts of the *Boechera holboellii* complex display large-scale chromosome substitutions and aberrant chromosomes. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 104 (35): 14026–14031. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706647104>
- Kiefer C., Dobeš C., Koch M.A. 2009. *Boechera* or not? Phylogeny and phylogeography of eastern North American *Boechera* species (Brassicaceae). — Taxon. 58 (4): 1109–1121. <https://doi.org/10.1002/tax.584005>
- Kliver S., Rayko M., Komissarov A., Bakin E., Zhernakova D., Prasad K. et al. 2018. Assembly of the *Boechera retrofracta* genome and evolutionary analysis of apomixis-associated genes. — Genes (Basel). 9 (4): article 185 (P. 1–16). <https://doi.org/10.3390/genes9040185>
- Koch M.A., Bishop J., Mitchell-Olds T. 1999. Molecular systematic and evolution of *Arabidopsis* and *Arabis*. — Plant Biol. 1 (5): 529–537. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00779.x>
- Koch M.A., Haubold B., Mitchell-Olds T. 2000. Comparative evolutionary analysis of chalcone synthase and alcohol dehydrogenase loci in *Arabidopsis*, *Arabis*, and related genera (Brassicaceae). — Mol. Biol. Evol. 17 (10): 1483–1498. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026248>
- Koch M.A., Dobeš C., Mitchell-Olds T. 2003. Multiple hybrid formation in natural populations: Concerted evolution of the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA (ITS) in North American *Arabis divaricarpa* (Brassicaceae). — Mol. Biol. Evol. 20 (3): 338–350. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg046>
- Li F.W., Rushworth C.A., Beck J.B., Windham M.D. 2017. *Boechera* microsatellite website: an online portal for species identification and determination of hybrid parentage. — Database. 2017: baw169. <https://doi.org/10.1093/database/baw169>
- Lora J., Herrero M., Tucker M.R., Hormaza J.I. 2017. The transition from somatic to germline identity shows conserved and specialized features during angiosperm evolution. — New Phytol. 216 (2): 495–509. <https://doi.org/10.1111/nph.14330>
- Löve A., Löve D. 1976. Nomenclatural notes on arctic plants. — Bot. Not. 128: 497–523.
- Mandáková T., Schranz M.E., Sharbel T.F., de Jong H., Lysak M.A. 2015. Karyotype evolution in apomictic *Boechera* and the origin of the aberrant chromosomes. — Plant J. 82 (5): 785–793. <https://doi.org/10.1111/tpj.12849>
- Mandáková T., Hloušková P., Windham M.D., Mitchell-Olds T., Ashby K., Price B., Carman J., Lysak M. 2020. Chromosomal evolution and apomixis in the cruciferous tribe Boechereae. — Front. Plant Sci. 11: article 514 (P. 1–17). <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00514>
- Mandáková T., Ashby K., Price B.J., Windham M.D., Carman J.G., Lysak M.A. 2021. Genome structure and apomixis in *Phoenicautis* (Brassicaceae; Boechereae). — J. Syst. Evol. 59 (1): 83–92. <https://doi.org/10.1111/jse.12555>
- Mateo de Arias M., Gao L., Sherwood D.A., Dwivedi K.K., Price B.J., Jamison M. et al. 2020. Whether gametophytes are reduced or unreduced in angiosperms might be determined metabolically genes. — Genes. 11: article 1449 (P. 1–38). <https://doi.org/10.3390/genes11121449>
- Mau M., Corral J.M., Vogel H., Melzer M., Fuchs J., Kuhlmann, M., et al. 2013. The conserved chimeric transcript *UPGRADE2* is associated with unreduced pollen formation and is exclusively found in apomictic *Boechera* species. — Plant Physiol. 163 (4): 1640–1659. <https://doi.org/10.1104/pp.113.222448>

- Mau M., Liiving T., Fomenko L., Goertzen R., Paczesniak D., Böttner L. et al. 2021. The spread of infectious asexuality through haploid pollen. — *New Phytol.* 230 (2): 804–820.
<https://doi.org/10.1111/nph.17174>
- Mau M., Mandáková T.M., Ma X., Ebersbach J., Zou L., Lysak M.A., Sharbel T.F. 2022. Evolution of an apomixis-specific allele class in supernumerary chromatin of apomictic *Boechnera*. — *Front. Plant. Sci.* 13: article 890038 (P. 1–17).
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.890038>
- Mosquin T., Hayley D.E. 1966. Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. — *Can. J. Bot.* 44 (9): 1209–1218.
<https://doi.org/10.1139/b66-132>
- Mulligan G.A. 1966. Chromosome numbers of the family Cruciferae III. — *Can. J. Bot.* 44(3): 309–319.
<https://doi.org/10.1139/b66-037>
- Mulligan G.A., Findlay J.N. 1970. Sexual reproduction and agamospermy in the genus *Draba*. — *Can. J. Bot.* 48 (2): 269–271.
<https://doi.org/10.1139/b70-040>
- Naumova T.N., van der Laak J., Osadchiy J., Matzk F., Kravtchenko A., Bergervoet J., et al. 2001. Reproductive development in apomictic populations of *Arabis holboellii* (Brassicaceae). — *Sex. Plant Reprod.* 14 (4): 195–200.
<https://doi.org/10.1007/s00497-001-0118-0>
- Nikolov L.A., Shushkov P., Nevado B., Ga X., Al-Shehbaz I.A., Filatov D., et al. 2019. Resolving the backbone of the Brassicaceae phylogeny for investigating trait diversity. — *New Phytol.* 222 (3): 1638–1651.
<https://doi.org/10.1111/nph.15732>
- [Osadchiy] Осадчий Я.В., Наумова Т.Н., Брюхин В.Б. 2017. Апомиксис в роде *Boechnera* (Brassicaceae): текущее состояние проблемы. — *Бот. журн.* 102 (12): 1587–1607.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- [Podubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М. 508 с.
- Ray A., Lang J.D., Golden T., Ray S. 1996. *SHORT IN-TEGUMENT (SINI)*, a gene required for ovule development in *Arabidopsis*, also controls flowering time. — *Development.* 122 (9): 2631–2638.
<https://doi.org/10.1242/dev.122.9.2631>
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1966a. Мегаспорогенез у *Hesperis steveniana* DC. — *Вестник Моск. ун-та.* 5: 68–72.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1966b. Эмбриологическое исследование *Eruca sativa* Lam. — *Вестник Моск. ун-та.* 1: 61–68.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1971a. Эмбриологическое исследование *Hesperis steveniana* DC. — В кн.: Морфология цветковых растений. М. С. 34–54.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1971b. Эмбриологическое развитие *Erysimum rannonicum* Crantz. — *Вестник Моск. ун-та.* 5: 52–57.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1971c. Эмбриология *Lunaria annua* L. — *Вестник Моск. ун-та.* 4: 59–63.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1976. Эмбриологическое развитие *Macropodium* (Pall.) R. Вг. из семейства крестоцветных. — В кн.: Рост растений и пути его регулирования. М. С. 126–139.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1978. О развитии кроющих клеток в семействе крестоцветных. — В кн.: Тезисы докладов VI Делегатского съезда ВБО. Л. С. 110.
- [Rodionova] Родионова Г.Б. 1979. Развитие женских эмбриональных структур, эндосперма и зародыша у свербиги восточной. — *Бюл. Гл. бот. сада.* 113: 90–96.
- Rojek J., Kapusta M., Kozieradzka-Kiszkurno M., Majcher D., Gorniak M., Sliwiska E., et al. 2018. Establishing the cell biology of apomictic reproduction in diploid *Boechnera stricta* (Brassicaceae). — *Ann. Bot.* 122 (4): 513–539.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy114>
- Rushworth C.A., Windham M.D., Keith R.A., Mitchell-Olds T. 2018. Ecological differentiation facilitates fine-scale coexistence of sexual and asexual *Boechnera*. — *Am. J. Bot.* 105 (12): 2051–2064.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.1201>
- Rushworth C.A., Mitchell-Olds T. 2021. The evolution of sex is tempered by costly hybridization in *Boechnera* (rock cress) — *J. Heredity.* 112 (1): 67–77.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esaa041>
- Schmidt A., Schmid M.W., Klostermeier U.C., Qi W., Guthörl D., Sailer C. et al. 2014. Apomictic and sexual germline development differ with respect to cell cycle, transcriptional, hormonal and epigenetic regulation. — *PLoS Genet.* 10 (7): article e1004476 (P. 1–21).
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004476>
- Schranz M.E., Dobes C., Koch M.A., Mitchell-Olds T. 2005. Sexual reproduction, hybridization, apomixis, and polyploidization in the genus *Boechnera* (Brassicaceae). — *Am. J. Bot.* 92 (11): 1797–1810.
<https://doi.org/10.3732/ajb.92.11.1797>
- Schranz M.E., Kantama L., De Jong H., Mitchell-Olds T. 2006. Asexual reproduction in a close relative of *Arabidopsis*: a genetic investigation of apomixis in *Boechnera* (Brassicaceae). — *New Phytol.* 171 (2): 425–438.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01765.x>
- Schranz M.E., Windsor A.J., Song B.H., Lawton-Rauh A., Mitchell-Olds T. 2007. Comparative genetic mapping in *Boechnera stricta*, a close relative of *Arabidopsis*. — *Plant Physiol.* 144 (1): 286–298.
<https://doi.org/10.1104/pp.107.096685>
- [Shamrov] Шамров И.И. 2002a. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) в связи с особым способом формирования эндотелия. — *Бот. журн.* 87(2): 1–18.
- Shamrov I.I. 2002b. Ovule and seed study in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) with a peculiar endothelium formation pattern. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 44: 79–90.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: структура, функции, происхождение. М. 350 с
- [Shamrov] Шамров И. И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. — *Бот. журн.* 102 (2): 129–146.

- Sharbel T.F., Voigt M.L., Mitchell-Olds T., Kantama L., De Jong H. 2004. Is the aneuploid chromosome in an apomictic *Boechera holboellii* a genuine B chromosome? — Cytogenet. Genome Res. 106 (2–4): 173–183. <https://doi.org/10.1159/000079284>
- Sharbel T.F., Mitchell-Olds T.M., Dobes C., Kantama L., de Jong H. 2005. Biogeographic distribution of polyploidy and B chromosomes in the apomictic *Boechera holboellii* complex. — Cytogenet. Genome Res. 109 (1–3): 283–292. <https://doi.org/10.1159/000082411>
- Sharbel T.F., Voigt M.L., Corral J.M., Thiel T., Varshney A., Kumlehn J. et al. 2009. Molecular signatures of apomictic and sexual ovules in the *Boechera holboellii* complex. — Plant J. 58 (5): 870–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2009.03826.x>
- Sharbel T.F., Voigt M.L., Corral J.M., Galla G., Kumlehn J., Klukas C. et al. 2010. Apomictic and sexual ovules of *Boechera* display heterochronic global gene expression patterns. — Cell. 22 (3): 655–671. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.072223>
- [Shishkinskaya et al.] Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. 2004. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов. 145 с.
- Sieber P., Gheyselinck J., Gross-Hardt R., Laux T., Grossniklaus U., Schneitz K. 2004. Pattern formation during early ovule development in *Arabidopsis thaliana*. — Dev. Biol. 273 (2): 321–334. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2004.05.037>
- Sulbha K. 1957. Embryology of *Brassica juncea* Czern & Coss. — J. Indian Bot. Soc. 36 (3): 292–301.
- Tucker M.R., Okada T., Hu Y., Scholefield A., Taylor J.M., Koltunow A.M. 2012. Somatic small RNA pathways promote the mitotic events of megagametogenesis during female reproductive development in *Arabidopsis*. — Development. 139 (8): 1399–1404. <https://doi.org/10.1242/dev.075390>
- Taşkın K.M., Turgut K., Scott R.J. 2004. Apomictic development in *Arabis gunnisoniana*. — Israel J. Plant Sci. 52 (2): 155–160. <https://doi.org/10.1560/L3DE-FMVF-1XCQ-QRY5>
- Vandendries R. 1909. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. — Cellule. 25: 412–459.
- Vandendries R. 1912. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. 2. L'archesporium dans le genre *Cardamine*. — Cellule. 28: 215–225.
- Voigt M.L., Melzer M., Rutten T., Mitchell-Olds T., Sharbel T.F. 2007. Gametogenesis in the apomictic *Boechera holboellii* complex: the male perspective. — In: Apomixis: Evolution, mechanisms and perspectives. Rugell: A.R.G. Gantner Verlag. P. 236–257.
- Voigt-Zielinski M.L., Piwczynski M., Sharbel T.F. 2012. Differential effects of polyploidy and diploidy on fitness of apomictic *Boechera*. — Sex. Plant Reprod. 25 (2): 97–109. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0181-8>
- Wang H., Liu Y., Bruffett K., Lee J., Hause G., Walker J.C., Zhang S. 2008. Haplo-insufficiency of *MPK3* in *MPK6* mutant background uncovers a novel function of these two MAPKs in *Arabidopsis* ovule development. — Plant Cell. 20 (3): 602–613. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.058032>
- Windham M.D., Beck J.B., Li F.-W., Allphin L., Carman J.G., Sherwood D.A. et al. 2015. Searching for diamonds in the apomictic rough: a case study involving *Boechera lignifera* (Brassicaceae). — Syst. Bot. 40 (4): 1031–1044. <https://doi.org/10.1600/036364415x690076>

DEVELOPMENT OF FEMALE REPRODUCTIVE STRUCTURES IN *BOECHERA* (BRASSICACEAE) SPECIES UNDER SEXUAL AND APOMICTIC REPRODUCTIVE MODES

G. Yu. Vinogradova^{a, #}, N. V. Sinelnikova^{b, ##}, K. M. Taşkın^{c, ###}, and V. B. Brukhin^{a, ####}

^aKomarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^bInstitute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of RAS
Portovaya Str., 18, Magadan, 685000, Russia

^cÇanakkale Onsekiz Mart University Çanakkale, 17100, Turkey

[#]e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

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

^{###}e-mail: kmtaskin@comu.edu.tr

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

The results of comparative embryological study of the two species from the genus *Boechera* (*B. falcata* and *B. stricta*), which are characterized by a sexual mode of reproduction, and the apomictic M4B accession, an ancient natural hybrid of *B. stricta* × *B. retrofracta*, are presented. A detailed description of the ovule development of the studied plants is described. A significant similarity of the ovule development has been shown; a general plan of the ovules structure is ortho-campylotropis, bitegmal, medianucellate. The development of the embryo sac in *B. falcata* and *B. stricta* corresponds to the monosporic Polygonum type; in the ovules of the M4B accession, an apomictic unreduced female gametophyte is predominantly formed as a result of Taraxacum-type diplospory. However, in this accession apomixis is facultative, since a small amount of the

ovules in the ovary forms a reduced embryo sac with participation of meiosis, but unlike *B. falcata* and *B. stricta*, after the second meiotic division, a triad of megaspores is formed, of which the chalazal one is functional. In the ovules of the apomictic M4B accession, underdevelopment of the inner integument was often observed, which, apparently, correlates with arrest of the megasporocyte and embryo sac development, since destruction was often observed in ovules with a short inner integument. This abnormality is likely due to the hybrid nature of the M4B accession rather than apomixis. In this accession, the embryo is formed parthenogenetically, but its development requires endosperm, which apparently develops by pseudogamy, only after triple fusion (fertilization of the fused polar nuclei by sperm). In the absence of endosperm, the embryo perishes, and seed development is arrested.

Keywords: *Boecheira*, Brassicaceae, apomixis, diplospory, ovule, parthenogenesis

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment No. 122011900036-5 to the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg) and was supported by the Russian Foundation for Basic Research (RFBR), research grant No. 20-54-46002 CT_a to V.B.; TÜBITAK research grant 119N384 and research grant No. FHD-2016-1038 from Çanakkale Onsekiz Mart University BAP to K.M.T. The research was done using equipment of The Core Facilities Center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg, Russia).

REFERENCES

- Ahuja Y.R., Bhaduri P.N. 1956. The embryology of *Brassica campestris* var. *toria*. — *Phytomorphology*. 6: 63–67.
- Alexander P.J., Windham M.D., Beck J.B., Al-Shehbaz I.A., Allphin L., Bailey C.D. 2013. Molecular phylogenetics and taxonomy of the genus *Boecheira* and related genera (Brassicaceae: Boecheareae). — *Syst. Bot.* 38 (1): 192–209.
<https://doi.org/10.1600/036364413x661917>
- Alexander P.J., Windham M.D., Beck J.B., Al-Shehbaz I.A., Allphin L., Bailey C.D. 2015. Weaving a tangled web: divergent and reticulate speciation in *Boecheira fendleri* sensu lato (Brassicaceae; Boecheareae). — *Syst. Bot.* 40 (2): 572–596.
<https://doi.org/10.1600/036364415x688745>
- Aliyu O.M., Schranz E., Sharbel T.F. 2010. Quantitative variation for apomixis components in the genus *Boecheira*. — *Am. J. Bot.* 97 (10): 1719–1731.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000188>
- Aliyu O.M., Seifert M., Corral J.M., Fuchs J., Sharbel T.F. 2013. Copy number variation in transcriptionally active regions of sexual and apomictic *Boecheira* demonstrates independently derived apomictic lineages. — *The Plant Cell*. 25 (10): 3808–3823.
<https://doi.org/10.1105/tpc.113.113860>
- Al-Shehbaz I.A. 2005. Nomenclatural notes on Eurasian *Arabis* (Brassicaceae). — *Novon*. 15 (4): 519–524.
- Asker S.E., Jerling L. 1992. Apomixis in Plants. Boca Raton, FL. 320 p.
- Bakin E., Sezer F., Özbilen A., Kilic I., Uner B., Rayko M., Taşkın K.M., Brukhin V. 2022. Phylogenetic and expression analysis of *CENH3* and *APOLLO* genes in sexual and apomictic *Boecheira* species. — *Plants (Basel)*. 11 (3): article 387 (P. 1–17).
<https://doi.org/10.3390/plants11030387>
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhali-lova H.H., Ilina G.M., Chubatova N.V. 2004. Spravochnik po botanicheskoi microtechnike. Osnovy I metody [Manuals for botanical microtechnonoly. Basis and metods]. Moscow. 312 p. (In Russ.).
- Batygina T.B. 2002. Ovule and seed viewed from reliability of biological systems. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield (NH, USA). P. 214–217.
- Beck J.B., Alexander P.J., Allphin L., Al-Shehbaz I.A., Rushworth C., Bailey C.D. et al. 2012. Does hybridization drive the transition to asexuality in diploid *Boecheira* (Brassicaceae)? — *Evolution*. 66 (4): 985–995.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01507.x>
- Beilstein M.A., Nagalingum N.S., Clements M.D., Manchester S.R., Mathews S. 2010. Dated molecular phylogenies indicate a Miocene origin for *Arabidopsis thaliana*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107 (43): 18724–18728.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0909766107>
- Belyaeva L.E., Chajka E.A., Fursa N.S. 1978. Development of anther, ovule and gametogenesis of *Diploaxis tenuifolia* DC. — *Ukr. Bot. Zhurn.* 35 (2): 175–179 (In Ukr.).
- Belyaeva L.E., Fursa N.S. 1982. The embryology of *Alliaria officinalis* (Brassicaceae). I. Formation of male and female flower structures and the study of the flavonoid composition. — *Bot. Zhurn.* 67 (7): 959–968 (In Russ.).
- Belyaeva L.E., Fursa N.S. 1979. Formation of male and female structures of *Berteroa incana* (L.) DC. flower. — *Ukr. Bot. Zhurn.* 36 (6): 574–577 (In Ukr.).
- Belyaeva L.E., Rodionova G.B. 1983 Family Brassicaceae. — In: Comparative embryology of flowering plants. Phytolaccaceae — Thymelaeaceae. Leningrad. P. 154–164 (In Russ.).
- Böcher T.W. 1951. Cytological and embryological studies in the amphiapomictic *Arabis holboellii* complex. — *Det. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Skrif.* 6: 1–59.
- Brukhin V. 2017. Molecular and genetic regulation of apomixis. — *Russian Journal of Genetics*. 53 (9): 943–964.
<https://doi.org/10.1134/S1022795417090046>

- Brukhin V., Osadtchiy J.V., Florez-Rueda A.M., Smetanin D., Bakin E., Nobre M.S. et al. 2019. The *Boecheira* genus as a resource for apomixis research. — *Front. Plant Sci.* 10: article 392 (P. 1–19). <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00392>
- Carman J.G., Mateo de Arias M., Gao L., Zhao X., Kowallis B., Sherwood D.A., et al. 2019. Apospory in addition to diplospory is common in *Boecheira* where it may facilitate speciation by recombination-driven apomixis-to-sex reversals. — *Front. Plant Sci.* 10: article 724 (P. 1–14). <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00724>
- Corral J.M., Vogel H., Aliyu O.M., Hensel G., Thiel T., Kumlehn J., et al. 2013. A conserved apomixis-specific polymorphism is correlated with exclusive exonuclease expression in premeiotic ovules of apomictic *Boecheira* species. — *Plant Physiol.* 163 (4): 1660–1672. <https://doi.org/10.1104/pp.113.222430>
- Czapik R. 1974. Embryology of five species of the *Arabis hirsuta* complex. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 17: 13–25.
- Gerassimova-Navashina E.N. 1958. O gametofite i ob osnovnykh chertah razvitiya i funktsionirivaniya vosproizvodyaschih elementov u pokrytosemennykh rastenii [About gametophyte and main signs of development and functioning reproductive elements in Angiosperms]. — *Problemy botaniki.* 3: 125–167 (In Russ.).
- Hendriks K.P., Kiefer C., Al-Shehbaz I.A., Bailey C.D., van Huysduynen A.H., Nikolov L.A. et al. 2023. Global Brassicaceae phylogeny based on filtering of 1,000-gene dataset. — *Current Biology.* 33 (19): 4052–4068. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.026>
- Ilijina G.M. 1962. Embriologicheskoe issledovanie gorchitsy *Brassica juncea* (L.) Czern. (Embryological study of mustard, *Brassica juncea* (L.) Czern. — *Vestnik Moscow State University.* 1: 34–45 (In Russ.).
- Jordon-Thaden I.E., Al-Shehbaz I.A., Koch M.A. 2013. Species richness of the globally distributed, arctic-alpine genus *Draba* L. (Brassicaceae). — *Alpine Bot.* 123: 97–106. <https://doi.org/10.1007/s00035-013-0120-9>
- Kantamla L., Sharbel T.F., Schranz M.E., Mitchell-Olds T., de Vries S., de Jong H. 2007. Diploid apomicts of the *Boecheira holboellii* complex display large-scale chromosome substitutions and aberrant chromosomes. — *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104 (35): 14026–14031. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706647104>
- Kiefer C., Dobeš C., Koch M.A. 2009. *Boecheira* or not? Phylogeny and phylogeography of eastern North American *Boecheira* species (Brassicaceae). — *Taxon.* 58 (4): 1109–1121. <https://doi.org/10.1002/tax.584005>
- Kliver S., Rayko M., Komissarov A., Bakin E., Zhernakova D., Prasad K. et al. 2018. Assembly of the *Boecheira retrofracta* genome and evolutionary analysis of apomixis-associated genes. — *Genes (Basel).* 9 (4): article 185 (P. 1–16). <https://doi.org/10.3390/genes9040185>
- Koch M.A., Bishop J., Mitchell-Olds T. 1999. Molecular systematic and evolution of *Arabidopsis* and *Arabis*. — *Plant Biol.* 1 (5): 529–537. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00779.x>
- Koch M.A., Haubold B., Mitchell-Olds T. 2000. Comparative evolutionary analysis of chalcone synthase and alcohol dehydrogenase loci in *Arabidopsis*, *Arabis*, and related genera (Brassicaceae). — *Mol. Biol. Evol.* 17 (10): 1483–1498. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026248>
- Koch M.A., Dobeš C., Mitchell-Olds T. 2003. Multiple hybrid formation in natural populations: Concerted evolution of the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA (ITS) in North American *Arabis divaricarpa* (Brassicaceae). — *Mol. Biol. Evol.* 20 (3): 338–350. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg046>
- Li F.W., Rushworth C.A., Beck J.B., Windham M.D. 2017. *Boecheira* microsatellite website: an online portal for species identification and determination of hybrid parentage. — *Database.* 2017: baw169. <https://doi.org/10.1093/database/baw169>
- Lora J., Herrero M., Tucker M.R., Hormaza J.I. 2017. The transition from somatic to germline identity shows conserved and specialized features during angiosperm evolution. — *New Phytol.* 216 (2): 495–509. <https://doi.org/10.1111/nph.14330>
- Löve A., Löve D. 1976. Nomenclatural notes on arctic plants. — *Bot. Not.* 128: 497–523.
- Mandáková T., Schranz M.E., Sharbel T.F., de Jong H., Lysak M.A. 2015. Karyotype evolution in apomictic *Boecheira* and the origin of the aberrant chromosomes. — *Plant J.* 82 (5): 785–793. <https://doi.org/10.1111/tpj.12849>
- Mandáková T., Hloušková P., Windham M.D., Mitchell-Olds T., Ashby K., Price B., Carman J., Lysak M. 2020. Chromosomal evolution and apomixis in the cruciferous tribe Boecheireae. — *Front. Plant Sci.* 11: article 514 (P. 1–17). <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00514>
- Mandáková T., Ashby K., Price B.J., Windham M.D., Carman J.G., Lysak M.A. 2021. Genome structure and apomixis in *Phoenicaulis* (Brassicaceae; Boecheireae). — *J. Syst. Evol.* 59 (1): 83–92. <https://doi.org/10.1111/jse.12555>
- Mateo de Arias M., Gao L., Sherwood D.A., Dwivedi K.K., Price B.J., Jamison M. et al. 2020. Whether gametophytes are reduced or unreduced in angiosperms might be determined metabolically genes. — *Genes.* 11: article 1449 (P. 1–38). <https://doi.org/10.3390/genes11121449>
- Mau M., Corral J.M., Vogel H., Melzer M., Fuchs J., Kuhlmann M., et al. 2013. The conserved chimeric transcript *UPGRADE2* is associated with unreduced pollen formation and is exclusively found in apomictic *Boecheira* species. — *Plant Physiol.* 163 (4): 1640–1659. <https://doi.org/10.1104/pp.113.222448>
- Mau M., Liiving T., Fomenko L., Goertzen R., Paczesniak D., Böttner L. et al. 2021. The spread of infectious asexuality through haploid pollen. — *New Phytol.* 230 (2): 804–820. <https://doi.org/10.1111/nph.17174>
- Mau M., Mandáková T.M., Ma X., Ebersbach J., Zou L., Lysak M.A., Sharbel T.F. 2022. Evolution of an apomixis-specific allele class in supernumerary chromatin

- of apomictic *Boecheira*. — Front. Plant. Sci. 13: article 890038 (P. 1–17).
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.890038>
- Mosquin T., Hayley D.E. 1966. Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. — Can. J. Bot. 44 (9): 1209–1218.
<https://doi.org/10.1139/b66-132>
- Mulligan G.A. 1966. Chromosome numbers of the family Crucifereae III. — Can. J. Bot. 44 (3): 309–319.
<https://doi.org/10.1139/b66-037>
- Mulligan G.A., Findlay J.N. 1970. Sexual reproduction and agamospermy in the genus *Draba*. — Can. J. Bot. 48 (2): 269–271.
<https://doi.org/10.1139/b70-040>
- Naumova T.N., van der Laak J., Osadtschiy J., Matzk F., Kravtchenko A., Bergervoet J., et al. 2001. Reproductive development in apomictic populations of *Arabis holboellii* (Brassicaceae). — Sex. Plant Reprod. 14 (4): 195–200. <https://doi.org/10.1007/s00497-001-0118-0>
- Nikolov L.A., Shushkov P., Nevado B., Ga X., Al-Shehbaz I.A., Filatov D., et al. 2019. Resolving the backbone of the Brassicaceae phylogeny for investigating trait diversity. — New Phytol. 222 (3): 1638–1651.
<https://doi.org/10.1111/nph.15732>
- Osadtschiy J.V., Naumova T.N., Brukhin V.B. 2017. Apomixis in the genus *Boecheira* (Brassicaceae): the current state of the problem. — Bot. Zhurn. 102 (12): 1587–1607 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po tsitologii rastenii [Manuals for plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1976. Tsitoembriologiya pokrytosemennyykh rasteniy. Osnovy i perspektivy [Cytoembryology of angiosperms. Basis and perspectives]. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Ray A., Lang J.D., Golden T., Ray S. 1996. *SHORT IN-TEGUMENT (SINI)*, a gene required for ovule development in *Arabidopsis*, also controls flowering time. — Development. 122 (9): 2631–2638.
<https://doi.org/10.1242/dev.122.9.2631>
- Rodionova G.B. 1966a. Megasporogenez u *Hesperis steveniana* DC. (Megasporogenesis in *Hesperis steveniana* DC.). — Vestnik Moscow State University. 5: 68–72 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1966b. Embriologicheskoe issledovanie *Eruca sativa* Lam. (Embryological study of *Eruca sativa* Lam.). — Vestnik Moscow State University. 1: 61–68 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1971a. Embriologicheskoe issledovanie *Hesperis steveniana* DC. (Embryological study of *Hesperis steveniana* DC.). — In: Morfologiya tsvetkobykh rasteniy (Morphology of flowering plants). Moscow. P. 34–54 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1971b. Embriologicheskoe razvitiye *Erysimum pannonicum* Crantz. (Embryological development of *Erysimum pannonicum* Crantz.). — Vestnik Moscow State University. 5: 52–57 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1971c. Embriologiya *Lunaria annua* L. (Embryology of *Lunaria annua* L.). — Vestnik Moscow State University. 4: 59–63 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1976. Embriologicheskoe razvitiye *Macropodium* (Pall.) R. Br. iz semeistva rhtstotsvetnykh (Embryological development of *Macropodium* (Pall.) R. Br. from Brassicaceae). — In: Rost rasteniy i puti ego regulirovaniya (Plant growth and its regulation). Moscow. P. 126–139 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1978. O razvitiy kroyuschikh kletok v semeystve krestotsvetnykh (About development of parietal cells in Brassicaceae). — In: Tezisy dokladov VI Delegatskogo C'ezda VBO (Proceedings of Delegates Congress of Soviet Botanical Society). Leningrad. P. 110 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1979. Razvitiye zhenskikh embrionalnykh struktur, endosperma i zarodysha u sverbigi vostochnoi (Development of female embryological structures, endosperm and embryo in *Bunias orientalis*). — Bull. Glavnogo Bot. Sada. 113: 90–96 (In Russ.).
- Rojek J., Kapusta M., Kozieradzka-Kiszkurno M., Majcher D., Gorniak M., Sliwinska E., et al. 2018. Establishing the cell biology of apomictic reproduction in diploid *Boecheira stricta* (Brassicaceae). — Ann. Bot. 122 (4): 513–539.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy114>
- Rushworth C.A., Windham M.D., Keith R.A., Mitchell-Olds T. 2018. Ecological differentiation facilitates fine-scale coexistence of sexual and asexual *Boecheira*. — Am. J. Bot. 105 (12): 2051–2064.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.1201>
- Rushworth C.A., Mitchell-Olds T. 2021. The evolution of sex is tempered by costly hybridization in *Boecheira* (rock cross) — J. Heredity. 112 (1): 67–77.
<https://doi.org/10.1093/jhered/esaa041>
- Schmidt A., Schmid M.W., Klostermeier U.C., Qi W., Guthörl D., Sailer C. et al. 2014. Apomictic and sexual germline development differ with respect to cell cycle, transcriptional, hormonal and epigenetic regulation. — PLoS Genet. 10 (7): article e1004476 (P. 1–21).
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004476>
- Schranz M.E., Dobes C., Koch M.A., Mitchell-Olds T. 2005. Sexual reproduction, hybridization, apomixis, and polyploidization in the genus *Boecheira* (Brassicaceae). — Am. J. Bot. 92 (11): 1797–1810.
<https://doi.org/10.3732/ajb.92.11.1797>
- Schranz M.E., Kantama L., De Jong H., Mitchell-Olds T. 2006. Asexual reproduction in a close relative of *Arabidopsis*: a genetic investigation of apomixis in *Boecheira* (Brassicaceae). — New Phytol. 171 (2): 425–438.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01765.x>
- Schranz M.E., Windsor A.J., Song B.H., Lawton-Rauh A., Mitchell-Olds T. 2007. Comparative genetic mapping in *Boecheira stricta*, a close relative of *Arabidopsis*. — Plant Physiol. 144 (1): 286–298.
<https://doi.org/10.1104/pp.107.096685>
- Shamrov I.I. 2002a. Ovule and seed morphogenesis in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in connection with peculiar mode of endothelium formation. — Bot. Zhurn. 87 (2): 1–18 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2002b. Ovule and seed study in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) with a peculiar endothelium formation pattern. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 44: 79–90.
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- Shamrov I. I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants. — Bot. Zhurn. 102 (2): 129–146 (In Russ.).

- Sharbel T.F., Voigt M.L., Mitchell-Olds T., Kantama L., De Jong H. 2004. Is the aneuploid chromosome in an apomictic *Boechera holboellii* a genuine B chromosome? — Cytogenet. Genome Res. 106 (2–4): 173–183. <https://doi.org/10.1159/000079284>
- Sharbel T.F., Mitchell-Olds T.M., Dobes C., Kantama L., de Jong H. 2005. Biogeographic distribution of polyploidy and B chromosomes in the apomictic *Boechera holboellii* complex. — Cytogenet. Genome Res. 109 (1–3): 283–292. <https://doi.org/10.1159/000082411>
- Sharbel T.F., Voigt M.L., Corral J.M., Thiel T., Varshney A., Kumlehn J. et al. 2009. Molecular signatures of apomictic and sexual ovules in the *Boechera holboellii* complex. — Plant J. 58 (5): 870–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2009.03826.x>
- Sharbel T.F., Voigt M.L., Corral J.M., Galla G., Kumlehn J., Klukas C. et al. 2010. Apomictic and sexual ovules of *Boechera* display heterochronic global gene expression patterns. — Cell. 22 (3): 655–671. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.072223>
- Shishkinskaya N.A., Yudakova O.I., Tyrnov V.S. 2004. Population embryology and apomixis in cereals. Saratov. 145 p. (In Russ.).
- Sieber P., Gheyselinck J., Gross-Hardt R., Laux T., Grossniklaus U., Schneitz K. 2004. Pattern formation during early ovule development in *Arabidopsis thaliana*. — Dev. Biol. 273 (2): 321–334. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2004.05.037>
- Sulbha K. 1957. Embryology of *Brassica juncea* Czern & Coss. — J. Indian Bot. Soc. 36(3): 292–301.
- Tucker M.R., Okada T., Hu Y., Scholefield A., Taylor J.M., Koltunow A.M. 2012. Somatic small RNA pathways promote the mitotic events of megagametogenesis during female reproductive development in *Arabidopsis*. — Development. 139 (8): 1399–1404. <https://doi.org/10.1242/dev.075390>
- Taşkın K.M., Turgut K., Scott R.J. 2004. Apomictic development in *Arabis gunnisoniana*. — Israel J. Plant Sci. 52 (2): 155–160. <https://doi.org/10.1560/L3DE-FMVY-1XCQ-QRY5>
- Vandendries R. 1909. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. — Cellule. 25: 412–459.
- Vandendries R. 1912. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. 2. L'archesporium dans le genre *Cardamine*. — Cellule. 28: 215–225.
- Voigt M.L., Melzer M., Rutten T., Mitchell-Olds T., Sharbel T.F. 2007. Gametogenesis in the apomictic *Boechera holboellii* complex: the male perspective. — In: Apomixis: Evolution, mechanisms and perspectives. Rugell: A.R.G. Gantner Verlag. P. 236–257.
- Voigt-Zielinski M.L., Piwczynski M., Sharbel T.F. 2012. Differential effects of polyploidy and diploidy on fitness of apomictic *Boechera*. — Sex. Plant Reprod. 25 (2): 97–109. <https://doi.org/10.1007/s00497-012-0181-8>
- Wang H., Liu Y., Bruffett K., Lee J., Hause G., Walker J.C., Zhang S. Haplo-insufficiency of *MPK3* in *MPK6* mutant background uncovers a novel function of these two MAPKs in *Arabidopsis* ovule development. — Plant Cell. 20 (3): 602–613. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.058032>
- Windham M.D., Beck J.B., Li F.-W., Allphin L., Carman J.G., Sherwood D.A. et al. 2015. Searching for diamonds in the apomictic rough: a case study involving *Boechera lignifera* (Brassicaceae). — Syst. Bot. 40 (4): 1031–1044. <https://doi.org/10.1600/036364415x690076>

СООБЩЕНИЯ

ВЛИЯНИЕ ХОЛОДА НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН
CARDIOCRINUM CORDATUM VAR. *GLEHNII* (LILIACEAE)© 2023 г. О. Г. Бутузова^{1,*}, А. А. Ковалева^{1,**}, Е. В. Андропова^{1,***}¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: OButuzova@binran.ru

**e-mail: bzu@narod.ru

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

Поступила в редакцию 02.11.2023 г.

После доработки 07.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

В статье изложены результаты опыта по длительному влиянию холода (0–2°C) на процесс прорастания семян *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae) со сложным морфофизиологическим типом покоя. Подтверждено, что теплая стратификация (9–20°C) для осуществления доразвития зародыша и холодная стратификация (0–2°C) для роста зародышевого корня являются ключевыми факторами, влияющими на прорастание семян этого вида. Установлено, что холодная стратификация в начале опыта не запускает и не ускоряет рост зародыша при его доразвитии, а температурный режим теплой стратификации при доразвитии зародыша не оказывает влияние на последующий рост зародышевого корня и прорастание семян. Выявлена прямая зависимость протяженности воздействия холодом на энергию и скорость прорастания семян, а также на длительность этого процесса. При более продолжительном воздействии низкими температурами существенно увеличивались темпы прорастания. Сухое хранение семян в течение 6 месяцев при температуре 0–2°C также способствовало более быстрому прорастанию семян. Различия по продолжительности и периоду (до или после доразвития зародыша) воздействия холода не влияли на окончательный процент проросших семян, он был высоким во всех вариантах опыта (86–100%). Это указывает на то, что процесс прорастания семян *C. cordatum* var. *glehnii* в лабораторных условиях может осуществляться при разных температурных режимах, что, вероятно, обеспечивает пластичность возобновления данного вида и в природных условиях.

Ключевые слова: покой семян, морфофизиологический тип покоя, доразвитие зародыша, прорастание семян, теплая и холодная стратификация, *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*, Liliaceae

DOI: 10.31857/S0006813623120037, EDN: DCJPGJ

Cardiocrinum cordatum var. *glehnii* (F. Schmidt) H. Nara (Liliaceae) — монокарпическое растение, являющееся эндемиком Сахалинской области. Семена отличаются затрудненным прорастанием, обусловленным наличием морфофизиологического типа покоя (МФП) (Kondo et al., 2006). По классификации типов покоя Баскиных (Baskin, Baskin, 2004) покой у этого вида определен как простой МФП. Однако в этой классификации не учитывается действие механизма торможения доразвития зародыша. В наших исследованиях было показано присутствие в семенах *C. cordatum* var. *glehnii* трех механизмов: механизма торможения доразвития зародыша и два механизма торможения прорастания, один из которых действует в зародыше, другой — в окружающих структурах семени (Andronova et al., 2019; Butuzova et al., 2019). Поэтому в соответствии с класси-

фикацией М.Г. Николаевой (Nikolaeva, 1983), его следует относить к сложному МФП (Andronova et al., 2019; Butuzova et al., 2019).

При проращивании семян без покоя холодная стратификация, как правило, не проводится, т.к. может иметь место негативная реакция на холод. Проращивание семян с затрудненным прорастанием, особенно со сложным морфофизиологическим типом покоя, связано с необходимостью проведения холодной стратификации для развития корня.

Прорастание семян *C. cordatum* var. *glehnii* в лабораторных условиях при понижении температур (с учетом смены температур в режиме день/ночь): 60 дней — 25/15°C, 60 дней — 15/5°C, 120 дней — 0°C, с дальнейшим проращиванием при 15/5°C, происходило через 9 месяцев (Kondo et al., 2006). Авторы показали, что температура воздействия на рост и выход корня из семени должна быть не

выше 5°C; при 0°C прорастало 92.5%, а при 5°C — 85.8%. Кроме того, в данной работе для эксперимента использовали только переменные температуры, чтобы смоделировать природные условия (день/ночь), и не применяли длительные воздействия холодом при постоянных температурах, а также не были учтены такие показатели прорастания, как длительность, скорость и энергия прорастания.

В наших ранних работах по выявлению особенностей покоя семян у *C. cordatum* var. *glehnii* в опыте по проращиванию были использованы режимы переменных температур при 0–2°C, 9–10°C и 18–20°C с преобладанием периодов воздействия положительными температурами (9–10°C и 18–20°C). Периоды холода при 0–2°C были непродолжительными: 1.5–2 мес. при однократной обработке, или суммарно 3.5 мес. при двукратном и 4.5 мес. при трехкратном применении (Butuzova et al., 2019). Влияние длительных непрерывных периодов холода (от 3 мес. и более) на процесс прорастания семян *C. cordatum* var. *glehnii* ранее не исследовалось.

Настоящая статья продолжает серию публикаций по исследованию особенностей прорастания семян *C. cordatum* var. *glehnii*. В ней обсуждаются результаты по влиянию холода на темпы прорастания семян и длительность этого процесса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (кардиокринум Глена, лилия Глена) были собраны в октябре 2021 года в местах естественного произрастания вида — о. Сахалин. Опыт был заложен в ноябре, в нем использовали свежесобранные семена. Семена предварительно замачивали 2 суток в воде при комнатной температуре 20°C для набухания, после чего выставляли на соответствующую температуру.

В опыте по прорастанию было заложено 8 вариантов (табл. 1), каждый в 2-кратной повторности (по 2 чашки Петри по 20 семян в каждой). Условия холодной стратификации различались у всех 8 вариантов. Однако температурные режимы, необходимые для доразвития зародыша, в некоторых вариантах совпадали. Поэтому в тексте и на рисунках такие варианты объединены и обозначены как 1_3 (вариант 1 и 3), 2_4 (вариант 2 и 4), 7_8 (вариант 7 и 8).

В вариантах 1–6 использовались свежесобранные семена (через 1 месяц после сбора), семена вариантов 7 и 8 хранились 6 месяцев в холодильнике при температуре 0–2°C.

Проращивание семян проводили на воде. Эксперимент начинался со стратификации (теплой или холодной). Теплую стратификацию при 9–10°C и 18–20°C проводили в термостате, холодную при 0–2°C — в холодильнике.

Доразвитие зародыша оценивали по изменению его размеров, а прорастание — после выхода зародышевого корня из семени.

Измерения длины зародыша в процессе его роста внутри семени (при доразвитии) производили без извлечения его из семени с использованием стереоскопического микроскопа Stemy 2000 C (Carl Zeiss), цифровой камеры и программного пакета Image-Pro Insight 8.0. Статистический анализ данных: среднее, попарные сравнения дисперсий выборок на основании двухвыборочного F-теста, сравнение средних на основании двухвыборочных t-тестов для одинаковых или для разных дисперсий, построение box-plots проводили в приложении Microsoft Office Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Доразвитие зародыша

Поскольку для кардиокринума характерен морфофизиологический тип покоя семян, связанный с недоразвитием в них зародыша на момент диссеминации, на начальном этапе эксперимента необходимо было снять механизм торможения доразвития зародыша и запустить процесс его дальнейшего роста и дифференциации органов.

Эксперимент по проращиванию семян начинался со стратификации: теплой (варианты 1_3, 2_4 и 7_8) или холодной (варианты 5, 6).

Во всех вариантах опыта доразвитие зародыша начиналось не сразу, а спустя не менее 3 мес. или более с момента замачивания семян (рис. 1). В условиях длительной теплой стратификации при 18–20°C (вариант 1_3) отмечали незначительное изменение размеров зародышей через 3 мес. от начала опыта, и только при переносе на 9–10°C доразвитие зародышей существенно ускорялось.

При постоянной температуре 9–10°C (вариант 2_4) рост зародышей начинался только спустя 4.5 мес., однако, доразвитие протекало быстрыми темпами. Ход процесса доразвития в вариантах 1_3 и 2_4 был практически одинаков (рис. 1а).

В варианте 7_8 после переноса с 18–20°C на 9–10°C доразвитие зародыша начиналось практически сразу и осуществлялось быстрыми темпами.

В вариантах 5 и 6, которые начинались с длительной холодной стратификации (3 и 4 мес. соответственно), доразвитие зародыша начиналось только после переноса в тепло. После холодной стратификации использовался комбинированный температурный режим: сначала 18–20°C в течение 1.5–3 мес., потом 9–10°C. При 18–20°C изменений длины зародыша не наблюдалось. Доразвитие начиналось практически сразу после переноса на 9–10°C (рис. 1б).

Таким образом, снятие механизма торможения (МТ) роста зародыша происходило только

Таблица 1. Условия проращивания семян в разных вариантах опыта
Table 1. Conditions of seed germination in different variants of the experiment

Этапы опыта, условия Stages of experiment, conditions	Вариант, №/Variant, №							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Хранение семян до начала опыта (при 0–2°C), мес. Storage of seeds before the start of the experiment (at 0–2°C), months	1	1	1	1	1	1	6	6
Холодная стратификация семян в начале опыта, мес. Cold stratification of seeds at the beginning of the experiment, months	0	0	0	0	3	4	0	0
Теплая стратификация семян для доразвития зародыша, температурный режим Warm stratification of seeds for embryo postdevelopment, temperature regime	18–20°C ↓ 9–10°C	9–10°C	18–20°C ↓ 9–10°C	9–10°C	18–20°C ↓ 9–10°C	18–20°C ↓ 9–10°C	18–20°C ↓ 9–10°C	18–20°C ↓ 9–10°C
Длительность теплой стратификации, мес. (при 18–20°C + при 9–10°C) Duration of warm stratification, months (at 18–20°C + at 9–10°C)	6.5 (5+1.5)	6.5	6.5 (5+1.5)	6.5	5 (3+2)	4 (1.5+2.5)	4.5 (3+1.5)	4.5 (3+1.5)
Холодная стратификация после доразвития зародыша, мес. Cold stratification after embryo postdevelopment, months	3.5	3.5	4	4	4	4	4	4
Режим прорастания: температура, свет Conditions of germination: temperature, light	18–20°C свет/light	18–20°C свет/light	18–20°C свет/light	18–20°C свет/light	18–20°C свет/light	18–20°C свет/light	18–20°C свет/light	0–2°C темно/dark

после длительного периода теплой стратификации. Холодная стратификация в начале опыта по проращиванию семян кардиокринума не снимала МТ доразвития и не стимулировала более раннее начало роста зародыша.

Доразвитие начиналось быстрее в вариантах опыта, где сначала воздействовали температурой 18–20°C, а потом 9–10°C (вар. 1_3, 5, 6, 7_8). При этом выдерживание при 18–20°C в течение 1.5 мес. для хранившихся в течение 6 мес. семян, вероятно, является достаточным, чтобы после переноса на 9–10°C процесс доразвития зародыша начинался практически сразу во всех семенах и

ростовые изменения происходили с одинаково высокой скоростью.

К моменту окончания доразвития и переходу к этапу прорастания, требующего переноса семян в условия холодной стратификации на 0–2°C, длина зародыша во всех вариантах опыта составляла в среднем около 5 мм. Наиболее крупные зародыши отмечены в варианте 1_3. Их длина имела достоверно большее значение по сравнению с зародышами в остальных вариантах. Варьирование зародышей по длине в варианте 1_3 было незначительным, что свидетельствует о большей однородности выборки, которая сформировалась при длительном (5 мес.) выдерживании при 18–20°C в

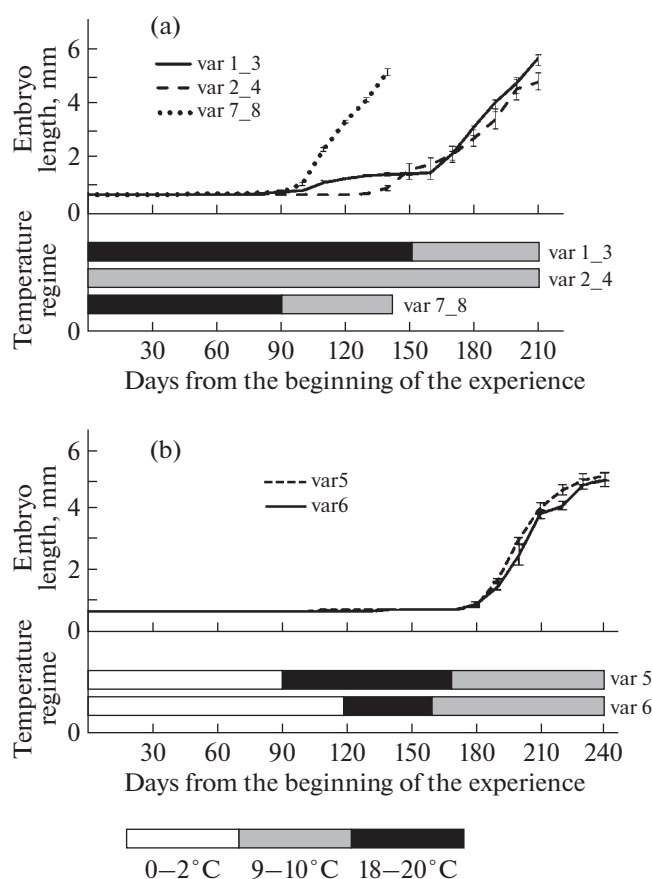


Рис. 1. Доразвитие зародыша *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* при разных температурных режимах проращивания семян: при отсутствии (а) или наличии (б) длительной холодной стратификации в начале опыта.

Fig. 1. Embryo postdevelopment in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* under different temperature conditions of seed germination: without (a) or in the presence (b) of prolonged cold stratification at the beginning of the experiment.

начале опыта (рис. 2). В варианте 2_4 размеры зародышей варьировали в широком диапазоне. Эта выборка формировалась при постоянной температуре 9–10°C без периода воздействия 18–20°C и характеризовалась наибольшей гетерогенностью (рис. 2). При сокращении периода теплой стратификации при 18–20°C до 3 мес. в вариантах 5 и 7_8, гетерогенность выборки по размерам зародыша была больше, чем в варианте 1_3, но меньше, чем в варианте 2_4. При сокращении этого периода до 1.5 мес. в варианте 6 гетерогенность повышается по сравнению с вариантами 5 и 7_8 (рис. 2).

Проращивание семян

В вариантах 1–6 опыта после окончания доразвития зародыша и дальнейшей холодной стратификации разной продолжительности семена были перенесены в тепло (20°C) и на свет. Вари-

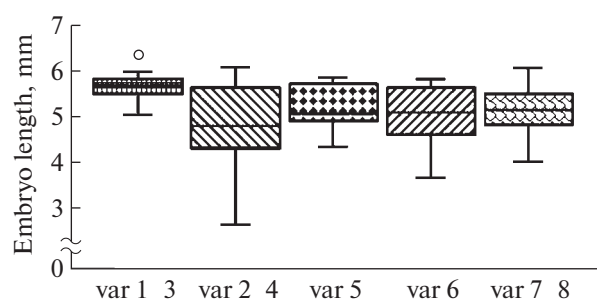


Рис. 2. Гетерогенность выборок по длине зародышей в семенах после доразвития при разных температурных режимах на начало холодной стратификации.

Fig. 2. Heterogeneity of samples by the embryo length in the seeds after their postdevelopment at different temperature conditions, at the beginning of cold stratification.

анты 7 и 8 оставались в холодильнике при 0–2°C до начала проращивания. После вариант 7 был перенесен на свет и в тепло, вариант 8 оставлен в темноте на 0–2°C.

Скорость проращивания семян в вариантах опыта различалась (рис. 3). В вариантах 1 и 2, в которых холодная стратификация длилась 3.5 мес., семена проросли одновременно, и процесс занял более длительный период времени по сравнению с остальными вариантами опыта, в которых холодная стратификация длилась 4 мес. (варианты 3, 4, 7 и 8) или 7–8 мес. суммарно до и после доразвития (варианты 5 и 6).

В вариантах 1 и 2 проращивание длилось 88 дней, в варианте 3 – 45 дней, в варианте 4 – 21 день, в вариантах 5 и 6 – 36 дней, в вариантах 7 и 8 – 15 дней. В вариантах 1–4 первые проростки появлялись на 5-й день, а в вариантах 5–8 на 3 сутки или без переноса с холода и темноты, или после переноса с холода на свет и 20°C.

Окончательный процент проросших семян был высоким практически во всех вариантах – от 86% до 100%. Низкий процент проросших семян наблюдался только в варианте 5 (61%), что можно объяснить большой долей подгнивших семян в процессе длительных обработок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования подтвердили, что не только холодная стратификация для снятия ФМТ проращивания, как считали некоторые авторы (Kondo et al., 2006), но и теплая стратификация, необходимая для снятия ФМТ и осуществления доразвития зародыша, являются ключевыми факторами, влияющими на проращивание семян *C. cordatum* var. *glehnii* (Andronova et al., 2019; Butuzova et al., 2019).

В естественных условиях произрастания проращивание семян *C. cordatum* var. *glehnii* занимает

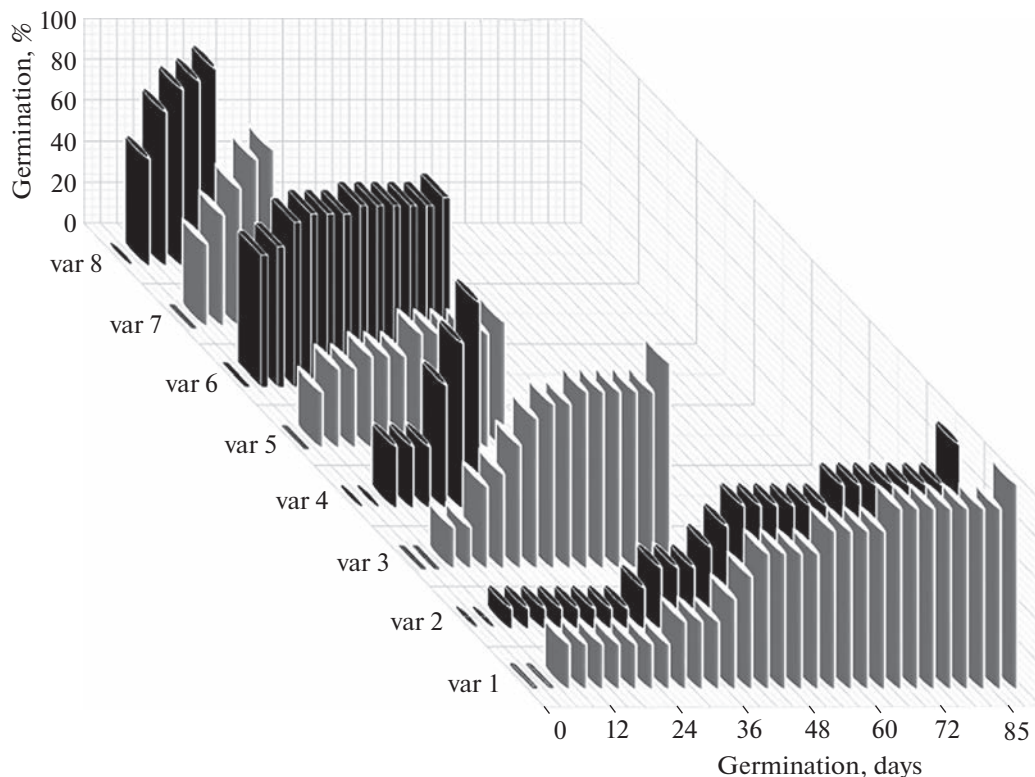


Рис. 3. Прорастание свежесобранных и после 6-месячного хранения семян *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* при разной длительности холодной стратификации. Нулевая точка — перенос с холода на 18–20°C (варианты 1–6) или начало прорастания во время холодной стратификации (варианты 7 и 8).

Fig. 3. Germination of freshly harvested seeds of *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* and after 6 months of storage, with different duration of cold stratification. Zero point — transfer from cold to 18–20°C (variants 1–6), or the beginning of germination during cold stratification (variants 7 and 8).

18–19 месяцев (Kondo et al., 2006; Klitin, Prokof'yev, 2010; Takuma et al., 2019) и протекает при последовательно меняющихся естественным образом в течение сезона температурах. Как показало настоящее исследование, в лабораторных условиях прорастание свежесобранных семян этого вида возможно за 7–8 месяцев, учитывая, что для доразвития зародыша требуется почти 4 месяца теплой стратификации, а для снятия МТ прорастания — 3.5–4 месяца холодной стратификации.

В нашем опыте холодная стратификация семян в период до доразвития зародыша не влияла на начало и темпы протекания этого процесса. Наоборот, собственно прорастание семян (т.е. выход зародышевого корня из семени) осуществлялось только после холодной стратификации. Более того, энергия и скорость прорастания семян существенным образом зависели от продолжительности холодной стратификации, и чем длительнее было воздействие холода, тем быстрее прорастали семена. При этом не только длительность холодной стратификации семян на воде, но и сухое хранение семян *C. cordatum* var. *glehnii* в холоде при 0–2°C в течение 6 месяцев, влияло на процесс

прорастания семян. Семена после такого хранения проросли за более короткий период времени по сравнению с другими вариантами опыта, где использовались свежесобранные семена.

Вероятно, температурный режим при доразвитии зародыша не оказывает влияние на последующий рост зародышевого корня и прорастание семян. Так, в вариантах 1 и 2, различающихся температурными режимами при доразвитии зародыша: в варианте 1 использовался комбинированный режим — сначала 18–20°C, а затем 9–10°C, а в варианте 2 постоянная температура 9–10°C, семена прорастали одинаково долго (88 дней). На момент окончания тепловой стратификации зародыши в варианте 1 были наиболее крупными и статистически значимо различающимися по длине от зародышей варианта 2. Кроме того, зародыши в варианте 1 практически не различались по размерам, т.е. выборка была наиболее однородной по длине зародыша, тогда как зародыши в варианте 2 различались по длине, и выборка была самой гетерогенной. Возможно, именно эта разница обеспечила более высокие темпы прорастания семян в варианте 1 в первые 6 дней опыта, т.к.

процент проросших семян за этот период достиг 30%, по сравнению с вариантом 2, где он составил всего 10% (рис. 3). В последующие дни темпы прорастания в вариантах 1 и 2 выравнивались. Весь процесс занял 88 дней.

Длительность теплой стратификации в период доразвития зародыша также не оказывала влияние на темпы прорастания. Наиболее длительной — 6,5 месяца она была в вариантах 1_3 и 2_4, при этом прорастание в вариантах 1 и 2 протекало за 88 дней, в варианте 3 — за 45 дней, в варианте 4 — за 21 день. Очевидно, что ускорение процесса прорастания (примерно в 2 раза) связано с увеличением периода холодной стратификации с 3,5 мес. (варианты 1 и 2) до 4 мес. (варианты 3 и 4).

Однако продолжительность воздействия холода не отражалась на окончательном проценте проросших семян. Практически во всех вариантах всхожесть была высокой (86–100%). Это указывает на то, что семена, собранные в природе и использованные в настоящем исследовании, являлись жизнеспособными, а процесс прорастания может осуществляться при разных температурных режимах, обеспечивая пластичность возобновления данного вида в природных условиях.

Полученные нами результаты по влиянию низких температур на прорастание семян *C. cordatum* var. *glehnii* согласуются с данными по другим видам, семена которых обладают покоем. На примере *Spartina alterniflora* Loisel, произрастающего в Китае на разных широтах, было обнаружено, что более длительная холодная стратификация изменяла показатели всхожести семян, повышала скорость прорастания и укорачивала период прорастания (Cheng et al., 2022). У разных видов альпийских широт, где климат наиболее переменчив при большом диапазоне суточных температур, всхожесть семян значительно увеличивается с увеличением периода холодной стратификации (Bernareggi et al., 2016). Тем не менее, более высокая всхожесть не обязательно благотворно сказывается на альпийских растениях, так как летом во время засухи снижается вероятность выживания проростков.

Показано, что краткосрочные тепловые воздействия могут повлиять на сроки прорастания и способствовать прорастанию семян до наступления зимнего сезона (Orsenigo et al., 2015). То, что семена прорастают сразу после диссеминации, всегда считалось невыгодным для возобновления растений из-за уязвимости проростков перед суровыми зимними условиями. Однако недавнее исследование произрастающих на леднике видов показало, что высокий процент (приблизительно 60 и 75%) появившихся осенью сеянцев выживают в течение всей зимы (Mondoni et al., 2015).

Использование разных стратегий для возобновления характерно и для монокарпических од-

нолетних видов. Для растения, которое вкладывает все ресурсы в размножение только один раз в жизни стратегически важно производить больше семян, чем поликарпическим видам, и обеспечить максимальную всхожесть и приживаемость проростков (Sera, Sery, 2004).

В нашем опыте выявлена разная реакция семян *C. cordate* var. *glehnii* не только на различные температурные режимы, но и на длительность и периоды (до или после доразвития зародыша) их воздействия. Все репродуктивные усилия растения направлены на успешную семенную продуктивность. Весьма вероятно, что семена данного вида способны прорасти в природе при разных сезонных условиях, т.е. при разных по продолжительности холодных и теплых периодах. Это предположение согласуется с мнением некоторых авторов, которые отмечают высокую пластичность развития репродуктивной сферы и степень адаптации этого вида к условиям среды (Nishizawa, Ohara, 2018; Takuma et al., 2019).

Интересно, что другой вид рода *Cardiocrinum* (*C. giganteum* var. *yunnanense*) отличается от исследуемого *C. cordatum* var. *glehnii* по фенологии прорастания семян, а также по глубине и степени покоя (Li et al., 2020). Семенам *C. giganteum* var. *yunnanense*, произрастающего в юго-западных районах Китая, т.е. намного южнее ареала кардиокринума Глена, не требуется воздействие низких температур (0–2°C) для прорастания, достаточно лишь 5°C, чтобы сразу после окончания доразвития зародыша начал расти корень и формировался проросток (Phartyal et al., 2012). Это может служить подтверждением более тесной связи степени покоя семян с условиями среды, нежели с генетическими особенностями таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Семена *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* характеризуются сложным морфофизиологическим типом покоя, при котором снятие механизмов торможения доразвития зародыша и прорастания семени осуществляется при разных температурных режимах. Для снятия механизма торможения роста зародыша в свежесобранных семенах и запуска процесса доразвития требуется длительный период (3 мес.) теплой стратификации (9–20°C). Чтобы снять действие механизма торможения прорастания семени необходима такая же длительная (4 мес.) холодная стратификация (0–2°C).

По окончании доразвития зародыши в разных вариантах опыта могли существенно различаться по длине. В варианте, где теплая стратификация при 18–20°C была наиболее длительной, наблюдались более крупные зародыши, а выборка семян была гомогенной по данному показателю. Однако степень гетерогенности выборки по дли-

не зародыша не влияла на скорость прорастания и окончательный процент проросших семян.

Температурный режим при доразвитии зародыша не оказывал влияние на последующий рост зародышевого корня и прорастание семян, также как и холодная стратификация в начале опыта не стимулировала начало роста зародыша.

Выявлена прямая зависимость продолжительности воздействия холода на скорость прорастания семян. При более продолжительном воздействии низких температур увеличивались темпы прорастания. Сухое хранение семян при температуре 0–2°C также способствовало более быстрому прорастанию.

Различия по продолжительности и периоду (до или после доразвития, а также и до, и после доразвития зародыша) воздействия холода не оказывали влияния на окончательный процент проросших семян, который был высоким во всех вариантах опыта (86–100%). Это указывает на то, что процесс прорастания семян *C. cordatum* var. *glehnii* может осуществляться при разных температурных режимах, что обеспечивает пластичность возобновления данного вида в природных условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят доктора биологических наук ведущего научного сотрудника Ботанического сада БИН РАН О.Г. Баранову за предоставленные для исследования семена.

Работа выполнена в рамках госзадания “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (2019–2023 гг.) № 122011900036-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andronova E.V., Butuzova O., Torshilova A.A. 2019. Mechanisms of seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae). — *Botanica Pacifica*. 8 (2): 19–24.
<https://doi.org/10.17581/bp.2019.08206>
- Baskin J.M., Baskin C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. — *Seed Science Research*. 14: 1–16.
<https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Bernareggi G., Carbognani M., Mondoni A., Petraglia A. 2016. Seed dormancy and germination changes of snowbed species under climate warming: the role of pre- and post-dispersal temperatures. — *Ann. Bot.* 118: 529–539.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw125>
- Butuzova O., Torshilova A., Andronova E. 2019. Seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae) and ways of its overcoming. — *Int. J. Plant Rep. Biol.* 11 (1): 51–57.
<https://doi.org/10.14787/ijprb.2019.11.1>
- Cheng J., Huang H., Liu W., Zhou Y., Han W., Wang X., Zhang Y. 2022. Unraveling the Effects of Cold Stratification and Temperature on the Seed Germination of Invasive *Spartina alterniflora* Across Latitude. — *Front. Plant Sci.* 13: 911804.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.911804>
- [Klitin, Prokof'ev] Клитин А.К., Прокофьев М.М. 2010. Распространение и некоторые особенности морфологии Кардиокринума Глена (*Cardiocrinum glehnii*) (Liliaceae) на Сахалине. — *Вестник Сахалинского музея*. 17: 327–337.
- Kondo T., Sato C., Baskin J.M., Baskin C.C. 2006. Post-dispersal embryo development, germination phenology, and seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae s.str.), a perennial herb of the broad-leaved deciduous forest in Japan. — *Am. J. Bot.* 93: 849–859.
<https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.849>
- Li Y.-F., Song J., Guan W.-L., Li F.-R. 2020. Seed dormancy and germination in *Cardiocrinum giganteum* var. *yunnanense*, a perennial herb in China with postdispersal embryo growth. — *Seed Science and Technology*. 48 (2): 303–314.
<https://doi.org/10.15258/sst.2020.48.2.17>
- Mondoni A., Pedrini S., Bernareggi G., et al. 2015. Climate warming could increase recruitment success in glacier foreland plants. — *Ann. Bot.* 116: 907–916.
- [Nikolaeva] Николаева М.Г. 1983. Покой семян и способы его преодоления. — *Онтогенез*. 24 (4): 79–86.
- Nishizawa M., Ohara M. 2018. The role of sexual and vegetative reproduction in the population maintenance of a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*. — *Plant Species Biology*. 33: 289–304.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12223>
- Orsenigo S., Abeli T., Rossi G., Bonasoni P., Pasquaretta C., Gandini M., Mondoni A. 2015. Effects of autumn and spring heat waves on seed germination of high mountain plants. — *PLoS One*. 10: e0133626.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133626>
- Phartyal S.S., Kondo T., Baskin J.M., Baskin C.C. 2009. Temperature requirements differ for the two stages of seed dormancy break in *Aegopodium podagraria* (Apiaceae), a species with deep complex morphophysiological dormancy. — *Am. J. Bot.* 96: 1086–1095.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800379>
- Sera B., Sery M. 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. — *Folia Geobotanica*. 39 (1): 27–40.
- Takuma H., Utech F.H., Ohara M. 2019. Inter-population variation, but no annual variation within population's, in terms of reproductive size and genetic structure in a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*. — *Plant Species Biology*. 34 (1): 27–30.

THE EFFECT OF COLD TREATMENT ON THE GERMINATION OF *CARDIOCRINUM CORDATUM* VAR. *GLEHNII* (LILIACEAE) SEEDS

O. G. Butuzova^{a,#}, A. A. Kovaleva^{a,###}, and E. V. Andronova^{a,###}

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

[#]e-mail: OButuzova@binran.ru

^{##}e-mail: bzu@narod.ru

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

The seeds of *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* are characterized by a complex morphophysiological type of dormancy. There are three mechanisms of germination inhibition: two of them are localized in the embryo and one in the surrounding structures of the seed. To overcome these mechanisms, different temperature regimes for seed stratification are required.

It was revealed that the mechanism of inhibition of embryo postdevelopment is removed at higher temperatures of 18–20°C for 1.5 months for stored seeds or 2 months for fresh ones. Optimal rates of embryo development were observed at 9–10°C. At the end of postdevelopment, the embryos in different experimental variants could significantly differ in length. However, the degree of heterogeneity of the sample by embryo length did not affect the germination rate and the final percentage of germinated seeds. The temperature regime during embryo postdevelopment did not affect the subsequent growth of the embryonic root and seed germination, as well as cold stratification at the beginning of the experiment did not stimulate embryo growth.

The development of embryo root was possible only after exposure to cold (0–2°C). It was demonstrated that the energy of seed germination and the germination rate significantly depend on the duration of cold stratification, regardless of the moment of exposure to cold. The longer the cold treatment was, the faster the seed germination. At the same time, not only cold stratification on water, but also dry storage of seeds at 0–2°C accelerated their germination.

Under natural conditions, seed germination of *C. cordatum* var. *glehnii* occurs in 18–19 months after dissemination. In laboratory experiment, freshly harvested seeds of this species could be germinated in 7–8 months, taking into account that approximately 4 months of warm stratification are required for the further development of the embryo, and 3.5–4 months of cold stratification are required to remove the mechanism of germination inhibition.

Differences in the duration and period of exposure to cold, however, did not affect the final percentage of germinated seeds. In almost all variants, the final percentage of germination was high (from 86 to 100%).

The results of the experiment indicate that the process of seed germination of *C. cordatum* var. *glehnii* is realized in nature under the effect of different durations of temperature influences, which ensures the plasticity in the reproduction of this species in natural conditions.

Keywords: seed dormancy, morphophysiological type of dormancy, embryo postdevelopment, seed germination, warm and cold stratification, *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*, Liliaceae

REFERENCES

- Andronova E.V., Butuzova O.G., Torshilova A.A. 2019. Mechanisms of seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae). — *Botanica Pacifica*. 8 (2): 19–24.
<https://doi.org/10.17581/bp.2019.08206>
- Baskin J.M., Baskin C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. — *Seed Science Research*. 14: 1–16.
<https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Bernareggi G., Carbognani M., Mondoni A., Petraglia A. 2016. Seed dormancy and germination changes of snowbed species under climate warming: the role of pre- and post-dispersal temperatures. — *Ann. Bot.* 118: 529–539.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw125>
- Butuzova O., Torshilova A., Andronova E. 2019. Seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae) and ways of its overcoming. — *Int. J. Plant Rep. Biol.* 11 (1): 51–57.
<https://doi.org/10.14787/ijprb.2019.11.1>
- Cheng J., Huang H., Liu W., Zhou Y., Han W., Wang X., Zhang Y. 2022. Unraveling the Effects of Cold Stratification and Temperature on the Seed Germination of Invasive *Spartina alterniflora* Across Latitude. — *Front. Plant Sci.* 13: 911804.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.911804>
- Klitin A.K., Prokof'yev M.M. 2010. Distribution and some peculiarities of morphology of *Cardiocrinum glennii* (Liliaceae) in Sakhalin. — *Vestnik of Sakhalin museum*. 17: 327–337 (In Russ.).
- Kondo T., Sato C., Baskin J.M., Baskin C.C. 2006. Post-dispersal embryo development, germination phenology, and seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae s.str.), a perennial herb of the broad-leaved deciduous forest in Japan. — *Am. J. Bot.* 93: 849–859.
<https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.849>

- Li Y.-F., Song J., Guan W.-L., Li F.-R. 2020. Seed dormancy and germination in *Cardiocrinum giganteum* var. *yunnanense*, a perennial herb in China with postdispersal embryo growth. — *Seed Science and Technology*. 48 (2): 303–314.
<https://doi.org/10.15258/sst.2020.48.2.17>
- Mondoni A., Pedrini S., Bernareggi G., et al. 2015. Climate warming could increase recruitment success in glacier foreland plants. — *Ann. Bot.* 116: 907–916.
- Nikolaeva M.G. 1983. Seed dormancy and methods of its breaking. — *Russ. J. Dev. Biol.* 24 (4): 79–86 (In Russ.).
- Nishizawa M., Ohara M. 2018. The role of sexual and vegetative reproduction in the population maintenance of a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* var. *ghlenii*. — *Plant Species Biology*. 33: 289–304.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12223>
- Orsenigo S., Abeli T., Rossi G., Bonasoni P., Pasquaretta C., Gandini M., Mondoni A. 2015. Effects of autumn and spring heat waves on seed germination of high mountain plants. — *PLoS One*. 10: e0133626.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133626>
- Phartyal S.S., Kondo T., Baskin J.M., Baskin C.C. 2009. Temperature requirements differ for the two stages of seed dormancy break in *Aegopodium podagraria* (Apiaceae), a species with deep complex morphophysiological dormancy. — *Am. J. Bot.* 96: 1086–1095.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800379>
- Sera B., Sery M. 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. — *Folia Geobotanica*. 39 (1): 27–40.
- Takuma H., Utech F.H., Ohara M. 2019. Inter-population variation, but no annual variation within population's, in terms of reproductive size and genetic structure in a monocarpic perennial herb, *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii*. — *Plant Species Biology*. 34 (1): 27–30.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2023 г. В. В. Каганов^{1,*}, А. К. Ежкин^{1,**}

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

*e-mail: vladimirkaganov@mail.ru

**e-mail: ezhkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.08.2023 г.

После доработки 05.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

Для о. Сахалин приводятся сведения о 6 видах лишайников, ранее не указанных для острова, среди которых 2 вида — *Physconia subpulverulenta* и *Bacidia elongata* указываются впервые для Сахалинской области. Впервые для о. Сахалин отмечены: *Mycobilimbia carnealbida*, *Mycobilimbia tetramera*, *Chaenotheca xyloxena*, *Pseudoschismatomma rufescens*. Для видов представлена краткая информация по распространению, экологии, отличительным признакам, приводится их изображение.

Ключевые слова: Дальний Восток, редкие виды, малонарушенные леса

DOI: 10.31857/S0006813623120050, **EDN:** CXZAVS

Лишениобита острова Сахалин относительно хорошо изучена, в особенности его южная и центральная часть. Самые ранние лишенологические исследования были выполнены японскими специалистами в начале прошлого века (Sato, 1936). Позже было опубликовано несколько работ отечественными исследователями (Roms, 1967; Dobrysh, 1999 и др.) и в 2002 г. вышел “Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока”, где были обобщены и добавлены оригинальные данные по лишайникам острова (Tchabanenko, 2002). Автором было отмечено 322 вида для о. Сахалин. После этого был сделан ряд существенных дополнений (Davydov et al., 2011, 2021; Galanina, 2013; Kondratyuk et al., 2013; Ezhkin, Galanina, 2014, 2016; Skirina et al., 2016; Sheard et al., 2017; Zhurbenko et al., 2017; Konoreva et al., 2018, 2020; Kordyukov, Ezhkin, 2018; Ezhkin, Jørgensen, 2018; Ezhkin, Schumm, 2018; Gerasimova et al., 2018, 2021; Tchabanenko et al., 2018; Kaganov, Ezhkin, 2019; Popov et al., 2020; Yakovchenko et al., 2020; Galanina et al., 2021). Всего было дополнено 227 новых видов лишайников для о. Сахалин. В настоящей статье представлено дополнение к флоре лишайников о. Сахалин из 6 видов, среди которых — 2 новых для Сахалинской области.

Наши исследования проводились в 2017–2022 гг. в средней части о. Сахалин — в долинах крупнейших рек — Тынь и Поронай, а также их притоков. Также в исследования вошли долинские лесные участки р. Лангери и ее притока — р. Белуха в Смирныховском р-не и некоторые участки долин

рек Долинского и Углегорского районов. Сбор лишайников осуществлялся в узких лесных полосах, которые тянутся вдоль рек, образуя защитные участки, состоящие в основном из лиственных деревьев — тополь Максимовича (*Populus maximowiczii* A. Henry), чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.), различные виды древесных ив (*Salix* spp.), а также небольшие по площади формации широколиственных пород — ильмы японский (*Ulmus japonica* (Rehder), Sarg.) и лопастной (*Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr), ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica* Rupr.). Обработка материалов проведена по стандартной методике (Oksner, 1974; Stepanchikova, Gagarina, 2014) в лаборатории экологии растений и геоэкологии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН. Названия таксонов даны согласно следующим публикациям: Nadvornik, 1934; Poelt, 1965; Ertz et al., 2015; Gerasimova et al., 2018, учитывая ревизию родов лишайников семейства Ramalinaceae (Cannon et al., 2021). Образцы хранятся в гербарии низших растений ИМГиГ ДВО РАН (SAK). Новые виды для Сахалинской обл. отмечены “*”. Фото талломов лишайников представлены на рис. 1.

Виды, впервые собранные на о. Сахалин

**Bacidia elongata* Gerasimova et A. Beck

Вид характеризуется неясным талломом, оранжевыми до пурпурно-коричневыми апотециями, и большими спорами, достигающими

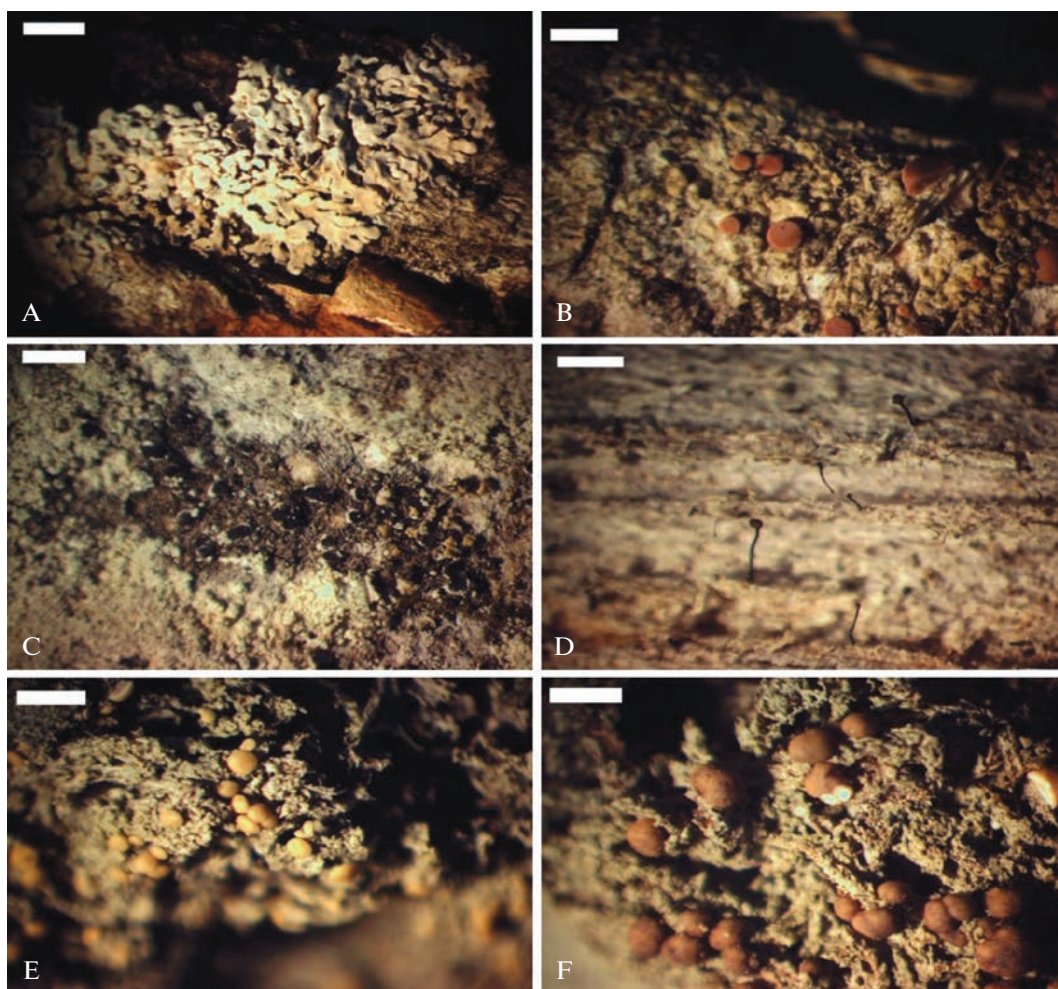


Рис. 1. Лишайники с о. Сахалин: А — *Physconia subpulverulenta*, В — *Bacidia elongata*, С — *Pseudoschismatomma rufescens*, D — *Chaenotheca xyloxena*, Е — *Biatora carneoalbida*, F — *Bilimbia tetramera*. Масштабные линейки: А–F — 1 мм.

Fig. 1. Lichens from Sakhalin Island: A — *Physconia subpulverulenta*, B — *Bacidia elongata*, C — *Pseudoschismatomma rufescens*, D — *Chaenotheca xyloxena*, E — *Biatora carneoalbida*, F — *Bilimbia tetramera*. Scale bars: A–F — 1 mm.

82 мкм длины. Вид близкий к *Bacidia fraxinea* и *B. suffusa*, но отличается строением клеток экципула (Gerasimova et al., 2018).

Вид обитает на коре широколиственных деревьев в долинных, горных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Вид описан с юга Дальнего Востока России — Хабаровский и Приморский края (Gerasimova et al., 2018).

Изученные образцы: о. Сахалин, Тымовский район, долина реки Тымь, окр. пос. Красная Тымь, 50°46'48.39" с.ш., 142°38'58.51" в.д., 105 м над ур. м., долинный лес, на коре *Fraxinus mandshurica*, 23 VI 2018, Ежкин А.К. (SAK: 2270; 2271).

***Mycobilimbia carneoalbida* (Müll. Arg.)
S. Ekman et Printzen.**

Вид характеризуется тонким, зернистым талломом, с многочисленными апотециями желто-

вато-телесного или рыжевато-, серовато-желтого цвета. Характеризуется бесцветным гипотецием, 2–4(6) клеточными спорами, размером 12–22 × 4–7 мкм. От схожих видов отличается апотециями телесного цвета, величиной спор и количеством межклеточных перегородок.

Вид обитает на мхах, коре деревьев, замшелых основаниях стволов деревьев, гниющей древесине и замшелых скалах (Golubkova, 2003). Общее распространение: Европа, Азия, Гренландия, Новая Зеландия, Северная и Центральная Америка (Golubkova, 2003; Smith et al., 2009). В России: европейская часть, Кавказ, Урал, Сибирь, Дальний Восток — Приморский край и Магаданская обл. (Golubkova, 2003; Urbanavichus, 2010).

Изученные образцы: о. Сахалин, Тымовский р-н, долина р. Белая, 50°36'52.34" с.ш., 142°50'41.58" в.д., 204 м над ур. м., долинный лес, на коре *Populus maximowiczii*, 25 VI 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В.

(SAK:2276); там же, долина р. Пиленга, окр. пос. Адо-Тымово, 51°01'45.65" с.ш., 142°50'33.73" в.д., 154 м над ур. м., долинный лес, на коре *Ulmus laciniata*, 05 VI 2017, Ежкин А.К. (SAK:2277); там же, долина р. Тынь, окр. пос. Зональное, 51°02'07.62" с.ш., 142°49'26.56" в.д., 160 м над ур. м., долинный лес, на коре *Populus maximowiczii*, 05 VI 2017, Ежкин А.К. (SAK:2278).

Mycobilimbia tetramera (De Not.) Vitik., Ahti, Kuusinen, Lommi et T. Ulvinen ex Hafellner et Türk.

Вид характеризуется накипным серовато-, беловато-сизым тонким талломом, рыжевато-бурыми или коричневыми апотециями, зрелые — черные. Споры удлиненные, 4-клеточные, 17–30 × 5–8 мкм (Golubkova, 2003).

Вид обитает в различных типах леса на коре деревьев, на мхах, растительных остатках, реже на почве, замшелых скалах (Golubkova, 2003; Smith et al., 2009). Общее распространение: Европа, Азия, Северная и Центральная Америка, Гренландия (Golubkova, 2003; Smith et al., 2009). В России: европейская часть, Кавказ, Урал, Сибирь, Дальний Восток (Tchabanenko, 2002; Urbanavichus, 2010). В Сахалинской обл. — острова Итуруп, Шикотан (Chesnokov, Konoreva, 2022).

Изученные образцы: о. Сахалин, Смирныховский р-н, долина р. Белуха, 50°10'10.61" с.ш., 143°22'16.30" в.д., 293 м над ур. м., долинный лес, на коре *Populus maximowiczii*, 20 VIII 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В. (SAK:2273); там же, долина р. Поронай, 49°54'24.95" с.ш., 142°56'46.98" в.д., 61 м над ур. м., долинный лес, на коре *Picea jezoensis*, 16 IX 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В. (SAK:2275); р. Белая, 50°36'52.34" с.ш., 142°50'41.58" в.д., 204 м над ур. м., долинный лес, на коре *Populus maximowiczii*, 25 VI 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В. (SAK:2274); Тымовский р-н, долина р. Тынь, 51°02'17.04" с.ш., 142°37'16.08" в.д., 34 м над ур. м., долинный лес, на коре *Populus maximowiczii*, 24 VI 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В. (SAK:2279).

Chaenotheca xyloxena Nád.

Таллом погружен в субстрат и содержит водоросли рода *Stichococcus*. Верхушки (головки) апотециев обычно с нижней стороны беловато-напыленные. Лишайник обычно эпиксил, предпочитает любой тип стоячей древесины (коряги, более высокие пни, дупла в живых деревьях). Редко вид встречается непосредственно на кислой коре дерева (Nadvornik, 1934). *C. xyloxena* напоминает *C. trichialis*, но отличается полностью погруженным слоевищем, и часто густым белым налетом на нижней стороне головки и верхней части стебля (Tibell, 2002).

Вид встречается в различных типах леса — на хвойных и лиственных породах в бореальном и умеренном климатических поясах Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Новой Зеландии (Nadvornik, 1934; Smith et al., 2009). В России вид распространен в европейской части, на Кавказе, Северном Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке (Urbanavichus, 2010; Urbanavichus, Ismailov, 2013; Urbanavichus, Urbanavichene, 2017; Poryadina, 2020). В Сахалинской обл. известен только с о. Кунашир (Bredkina et al., 1992).

Изученные образцы: о. Сахалин, Долинский р-н, долина р. Фирсовка, окр. пос. Фирсово, 47°38'42.50" с.ш., 142°34'19.30" в.д., 18 м над ур. м., долинный лес, сухостой хвойного дерева, 01 V 2017, Ежкин А.К. (SAK: 2283).

****Physconia subpulverulenta*** (Szatala) Poelt.

Вид характеризуется листоватым талломом без соредиев и изидиев, желтой сердцевинной, положительной реакцией от К и КС + желтеет до оранжевого. Внешне схож с видом *P. distorta*, но отличается желтоокрашенной сердцевинной, реагирующей с К.

Вид обитает на коре широколиственных деревьев в долинных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, редко на выходах пород прогреваемых карбонатных скал (Urbanavichus, Urbanavichene, 2008). Общее распространение: Европа, Африка, Азия (Urbanavichus, Urbanavichene, 2008). В России вид отмечен исключительно для юга Дальнего Востока — Хабаровский и Приморский края (Tchabanenko, 2002; Urbanavichus, Urbanavichene, 2008; Urbanavichus, 2010).

Изученные образцы: о. Сахалин, Тымовский район, долина р. Тынь, окр. пос. Красная Тынь, 50°46'48.39" с.ш., 142°38'58.51" в.д., 106 м над ур. м., долинный лес, на коре *Fraxinus mandshurica*, 23 VI 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В. (SAK: 2268); там же, на коре *Salix udensis*, 23 VI 2018, Ежкин А.К., Каганов В.В. (SAK: 2269); там же, Долинский район, долина р. Белой, окр. пос. Сокол, 47°15'00.30" с.ш., 142°47'33.30" в.д., 56 м над ур. м., долинный лес, на коре *Salix udensis*, 08 V 2017, Ежкин А.К. (SAK: 690, 702).

Pseudoschismatomma rufescens (Pers.) Ertz et Tehler.

Таллом тонкий, гладкий или мелко ромбовидно-трещиноватый, иногда отграниченный темным заростком и мозаичный, от тускло-оливкового до красно-коричневого, реже серого, часто с белыми точками из-за скопления кристаллов. От близких видов отличается формой спор и количеством клеток.

Вид обитает на гладкой, затененной, богатой питательными веществами коре в различных ти-

пах леса: пихтово-еловых, кедрово-широколиственных, лиственничных. Общее распространение: Европа, Макаронезия, Северная Америка, Азия, Австралия (Smith et al., 2009). В России: европейская часть, Кавказ, Южный Урал, Сибирь, Дальний Восток (Smith et al., 2009; Urbanavichus, 2010). В Сахалинской обл. отмечен для островов — Кунашир, Итуруп, Шикотан (Tchabanenko, 2002; Chesnokov, Konoreva, 2022; Ezhkin, 2023).

Изученные образцы: о. Сахалин, Углегорский р-н, окр. пос. Краснополье, 48°57'24.44" с.ш., 142°14'23.85" в.д., 70 м над ур. м., смешанный лес, на коре *Ulmus japonica*, 04 VII 2018, Ежкин А.К. (SAK:2272).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследования средней части о. Сахалин авторами было выявлено 6 видов лишайников, ранее не указанных для острова, среди которых 2 вида — *Physconia subpulverulenta* и *Bacidia elongata* отмечены впервые для Сахалинской области. Впервые для о. Сахалин выявлены: *Mycobilimbia carnealbida*, *Mycobilimbia tetramera*, *Chaenotheca xyloxaena*, *Pseudoschismatomma rufescens*. Таким образом, на сегодняшний день список лишайников острова насчитывает 555 видов. Все 6 приведенных видов лишайников являются нечастыми для о. Сахалин. Так, *Bacidia elongata*, *Chaenotheca xyloxaena* и *Pseudoschismatomma rufescens* — известны только с одного места. *Mycobilimbia carnealbida* и *Physconia subpulverulenta* — отмечены в трех пунктах, *Mycobilimbia tetramera* — в четырех.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование было выполнено при поддержке Правительства Сахалинской области. Работа по сбору материала выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ИМГиГ ДВО РАН по теме “Комплексная оценка влияния экологических факторов на геосистемы Сахалина и Курильских островов” (AAAA-A18-11801229012-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bredkina et al.] Бредкина Л.И., Добрыш А.А., Макарова И.И., Титов А.Н. 1992. К флоре лишайников острова Кунашир (Курильские острова). — Новости сист. низш. раст. 28: 90–94.
- Cannon P., Ekman S., Kistenich S., LaGreca S., Printzen C., Timdal E., Aptroot A., Coppins B., Fletcher A., Sanderson N., Simkin J. 2021. Lecanorales: Ramalinaceae, including the genera *Bacidia*, *Bacidina*, *Bellicidia*, *Biatora*, *Bibbya*, *Bilimbia*, *Cliostomum*, *Kiliasia*, *Lecania*, *Megalalaria*, *Mycobilimbia*, *Phyllopsora*, *Ramalina*, *Scutula*, *Thalloidima*, *Toninia*, *Toniniopsis* and *Tylothallia*. — Revisions of British and Irish Lichens. 11: 1–82. <https://doi.org/10.34885/176>
- Chesnokov S.V., Konoreva L.A. 2022. Checklist of Lichens of Shikotan Island (Southern Kuril Islands, Russian Far East). — Новости сист. низш. раст. 56: 413–440. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.413>
- Davydov E.A., Tchabanenko S.I., Makryi T.V., Khanin V.A. 2011. The second confirmed record of *Umbilicaria pulvinaria* (Lichenized Ascomycota) since its original description in 1914. — Turczaninowia. 14 (2): 119–122.
- Davydov E.A., Yakovchenko L., Konoreva L., Chesnokov S., Ezhkin A., Galanina I., Paukov A. 2021. New Records of Lichens from the Russian Far East. II. Species from Forest habitats. — Opuscula Philolichenum. 20: 54–70.
- [Dobrysh] Добрыш А.А. 1999. Новые и редкие виды рода *Rhizocarpon* (Rhizocarpaceae, Lichenes) с островов Итуруп (Курильские острова) и Сахалин. — Бот. журн. 84 (7): 133–135.
- Ertz D., Tehler A., Irestedt M., Frisch A., Thor G., Boom P.V.D. 2015. A large-scale phylogenetic revision of Roccellaceae (Arthoniales) reveals eight new genera. — Fungal Diversity. 70: 31–53. <https://doi.org/10.1007/s13225-014-0286-5>
- [Ezhkin] Ежкин А.К. 2023. Дополнение к флоре лишайников острова Шикотан (Южные Курилы). — Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2: 65–75. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-2-65-75>
- [Ezhkin, Galanina] Ежкин А.К., Галанина И.А. 2014. Дополнение к лихенобиоте острова Сахалин. — Новости сист. низш. раст. 48: 233–248.
- [Ezhkin, Galanina] Ежкин А.К., Галанина И.А. 2016. Эпифитные лишайники лиственных деревьев города Южно-Сахалинск и особенности их распределения по степени чувствительности к антропогенному воздействию. — Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 4: 95–107.
- Ezhkin A.K., Jørgensen P.M. 2018. New Records of Pannariaceae (Lichenized Ascomycota) from Sakhalin and the Kuril Islands, Russian Far East. — Evansia. 35 (2): 43–52. <https://doi.org/10.1639/0747-9859-35.2.043>
- Ezhkin A.K., Schumm F. 2018. New and noteworthy records of lichens and allied fungi from Sakhalin Island, Russian Far East, II. — Folia Cryptogamica Estonica. 55: 45–50. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.06>
- [Galanina] Галанина И.А. 2013. Лишайники пихтово-елового и лиственничного лесов с подлеском из бамбука курильского на юге о. Сахалин. — Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2 (34): 86–94.
- Galanina I.A., Ezhkin A.K., Ohmura Y. 2021. The genus *Rinodina* (Physciaceae, Lichenized Ascomycota) of the Sakhalin Island (Russian Far East). — Bot. Zhurn. 106 (2): 147–165. <https://doi.org/10.31857/S0006813621020034>
- Gerasimova J.V., Ezhkin A.K., Beck A. 2018. Four new species of *Bacidia* s.s. (Ramalinaceae, Lecanorales) in the Russian Far East. — The Lichenologist. 50: 603–625. <https://doi.org/10.1017/S0024282918000397>

- Gerasimova J.V., Ezhkin A.K., Davydov E.A., Beck A. 2021. Multilocus-phylogeny of the lichen-forming genus *Bacidia* s. str. (Ramalinaceae, Lecanorales) with special emphasis on the Russian Far East. — *The Lichenologist*. 53 (6): 441–455.
<https://doi.org/10.1017/S0024282921000396>
- [Golubkova] Голубкова Н.С. 2003. Род *Mycobilimbia*. — В кн.: Определитель лишайников России. Т. 8. СПб. С. 189–197.
- [Kaganov, Ezhkin] Каганов В.В., Ежкин А.К. 2019. Новые местонахождения редких и охраняемых лишайников с острова Сахалин. — *Бюл. Ботанического сада-института ДВО РАН*. 21: 1–8.
<https://doi.org/10.17581/bbgi2101>
- Kondratyuk S.Y., Lőkös L., Zarei-Darki B., Moniri H.M., Tchabanenko S.I., Galanina I., Yakovchenko L., Hooshmand F., Ezhkin A.K., Hur J.-S. 2013. Five new *Caloplaca* species (Teloschistaceae, Ascomycota) from Asia. — *Acta Botanica Hungarica*. 55 (1–2): 41–60.
<https://doi.org/10.1556/ABot.55.2013.1-2.4>
- Konoreva L., Chesnokov S., Yakovchenko L., Ohmura Y., Davydov E.A. 2020. New Records to the Lichen Biota of Russia, 1 — Sakhalin Region, with New Records for the Russian Far East and the Asian Part of Russia. — *Botanica Pacifica*. 9 (2): 161–173.
<https://doi.org/10.17581/bp.2020.09203>
- Konoreva L.A., Tchabanenko S.I., Ezhkin A.K., Schumm F., Chesnokov S.V. 2018. New and Noteworthy Lichen and Allied Fungi Records from Sakhalin Island, Far East of Russia. — *Herzogia*. 31 (1): 276–292.
<https://doi.org/10.13158/099.031.0123>
- [Kordyukov, Ezhkin] Кордюков А.В., Ежкин А.К. 2018. Широколиственные роши бассейна р. Арканзас (о. Сахалин). — *Проблемы региональной экологии*. 2: 56–59.
<https://doi.org/10.24411/1728-323X-2018-12056>
- Nadvornik J. 1934. Calicieae-Studien aus der Tschechoslowakei. — *Feddes Repert.* 36: 307–310.
- [Oksner] Окснер А.Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Т. 2. Л. 284 с.
- Poelt J. 1965. Zur Systematik der Flechtenfamilie Physciaceae. — *Nova Hedwigia*. 9: 21–32.
- Popov E.S., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Ezhkin A.K., Stepanchikova I.S., Kuznetsova E.S., Himelbrant D.E., Galanina I.A., Tchabanenko S.I. 2020. *Stictis* s.l. (Ostropales, Ascomycota) in the Russian Far East. — *Botanica Pacifica*. 9 (2): 95–102.
<https://doi.org/10.17581/bp.2020.09201>
- [Poryadina] Порядина Л.Н. 2020. Новые виды лишайников Центрально-Якутского флористического района. — *Turczaninowia*. 23 (1): 99–109.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.1.10>
- [Roms] Ромс О.Г. 1967. Несколько порошкоплодных лишайников южной части о. Сахалин. — *Укр. Бот. журнал*. 24 (1): 102–104.
- Sato M. 1936. Notes on the lichen flora of Minami-Karahunto, or the Japanese Saghalien. — *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan*. 6 (11): 97–121.
- Sheard J.W., Ezhkin A.K., Galanina I.A., Himelbrant D.E., Kuznetsova E., Shimizu A., Stepanchikova I., Thor G., Tønsberg T., Yakovchenko L.S., Spribille T. 2017. The lichen genus *Rinodina* (Physciaceae, Telochistales) in northeastern Asia. — *The Lichenologist*. 49 (6): 617–672.
<https://doi.org/10.1017/S0024282917000536>
- [Skirina et al.] Скирина И.Ф., Салохин А.В., Царенко Н.А., Скирин Ф.В. 2016. Новые местонахождения редких и охраняемых лишайников острова Сахалин. — *Turczaninowia*. 19 (2): 54–63.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.2.6>
- Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolseley P.A. 2009. *The Lichens of Great Britain and Ireland*. London. 1046 p.
- [Stepanchikova, Gagarina] Степанчикова И.С., Гагарина Л.В. 2014. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций. — В кн.: Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М., СПб. С. 204–219.
- [Tchabanenko] Чабаненко С.И. 2002. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. Владивосток. 232 с.
- Tchabanenko S.I., Konoreva L.A., Chesnokov S.V. 2018. Lichens collected in the Sakhalin Botanical Garden: New records to Russia, the Russian Far East and Sakhalin Island. — *Botanica Pacifica*. 7: 71–79.
<https://doi.org/10.17581/bp.2018.07111>
- Tibell L. 2002. Morphological variation and ITS phylogeny of *Chaenotheca trichialis* and *C. xyloxena* (Coniocybaeae, Lichenized Ascomycetes). — *Ann. Bot. Fennici*. 39: 73–80.
- [Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2010. Список лихенофлоры России. СПб. 194 с.
- Urbanavichus G., Ismailov A. 2013. The lichen flora of Gunib plateau, inner-mountain Dagestan (North-East Caucasus, Russia). — *Turkish Journal of Botany*. 37 (4): 753–768.
<https://doi.org/10.3906/bot-1205-4>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2017. Contribution to the lichen flora of Erzi Nature Reserve, Republic of Ingushetia, North Caucasus, Russia. — *Willdenowia*. 47 (3): 227–236.
<https://doi.org/10.3372/wi.47.47306>
- [Urbanavichus, Urbanavichene] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2008. Род *Physconia*. — В кн.: Определитель лишайников России. Т. 10. СПб. С. 281–302.
- Yakovchenko L., Davydov E.A., Paukov A., Konoreva L., Chesnokov S., Ohmura Y. 2020. New records of arctic-alpine lichens from the Russian Far East. — *Herzogia*. 33 (2): 455–472.
<https://doi.org/10.13158/heia.33.2.2020.455>
- Zhurbenko M.P., Ezhkin A.K., Skirina I.F., Ohmura Y. 2017. *Dactylospora anziae*, a new lichenicolous ascomycete on *Anzia* from East Asia. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 54: 13–16.
<https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.03>

ADDITION TO THE LICHEN FLORA OF SAKHALIN ISLAND

V. V. Kaganov^{a, #} and A. K. Ezhkin^{a, ##}^a*Institute of Marine Geology and Geophysics, Far Eastern Branch of RAS
Nauki Str., 1B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693022, Russia*[#]*e-mail: vladimirkaganov@mail.ru*^{##}*e-mail: ezhkin@yandex.ru*

The paper presents data on six lichen species new to Sakhalin Island. Two of them, namely *Physconia subpulverulenta* and *Bacidia elongata*, are recorded for the Sakhalin Region for the first time. *Mycobilimbia carneoalbida*, *Mycobilimbia tetramera*, *Chaenotheca xyloxena*, and *Pseudoschismatomma rufescens* are noted for Sakhalin Island for the first time. Brief information on distribution, ecology, distinctive characters and illustrations are provided for the species.

Keywords: Far East, rare species, intact forests

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out with the support of the Government of the Sakhalin Region. The work on the collection of material was carried out within the framework of the state assignment in accordance with the thematic plan of the Institute of Environmental Studies of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic "Comprehensive assessment of the impact of environmental factors on the geosystems of Sakhalin and the Kuril Islands" (AAAA-A18-118012290122-1).

REFERENCES

- Bredkina L.I., Dobrysh A.A., Makarova I.I., Titov A.N. 1992. K flore lishainikov ostrova Kunashir (Kuril'skie ostrova) [To lichen flora of the Kunashir Island (The Kurile Islands)]. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 28: 90–94 (In Russ.).
- Cannon P., Ekman S., Kistenich S., LaGrecia S., Printzen C., Timdal E., Aptroot A., Coppins B., Fletcher A., Sanderson N., Simkin J. 2021. Lecanorales: Ramalinaceae, including the genera *Bacidia*, *Bacidina*, *Bellicidia*, *Biatora*, *Bibbya*, *Bilimbia*, *Cliostomum*, *Kiliasia*, *Lecania*, *Megalania*, *Mycobilimbia*, *Phyllopsora*, *Ramalina*, *Scutula*, *Thalloidima*, *Toninia*, *Toniniopsis* and *Tylothallia*. — *Revisions of British and Irish Lichens*. 11: 1–82. <https://doi.org/10.34885/176>
- Chesnokov S.V., Konoreva L.A. 2022. Checklist of Lichens of Shikotan Island (Southern Kuril Islands, Russian Far East). — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 56: 413–440. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.413>
- Davydov E.A., Tchabanenko S.I., Makryi T.V., Khanin V.A. 2011. The second confirmed record of *Umbilicaria pulvinaria* (Lichenized Ascomycota) since its original description in 1914. — *Turczaninowia*. 14 (2): 119–122.
- Davydov E.A., Yakovchenko L., Konoreva L., Chesnokov S., Ezhkin A., Galanina I., Paukov A. 2021. New Records of Lichens from the Russian Far East. II. Species from Forest habitats. — *Opuscula Philolichenum*. 20: 54–70.
- Dobrysh A.A. 1999. New and rare species of the genus *Rhizocarpon* (Rhizocarpaceae, Lichenes) from Iturup (Kuriles) and Sakhalin. — *Bot. Zhurn.* 84 (7): 134–135 (In Russ.).
- Ertz D., Tehler A., Irestedt M., Frisch A., Thor G., Boom P.V.D. 2015. A large-scale phylogenetic revision of Roccellaceae (Arthoniales) reveals eight new genera. — *Fungal Diversity*. 70: 31–53. <https://doi.org/10.1007/s13225-014-0286-5>
- Ezhkin A.K., Jørgensen P.M. 2018. New Records of Pannariaceae (Lichenized Ascomycota) from Sakhalin and the Kuril Islands, Russian Far East. — *Evansia*. 35 (2): 43–52. <https://doi.org/10.1639/0747-9859-35.2.043>
- Ezhkin A.K. 2023. Addition to the lichen flora of Shikotan Island (Southern Kurils). — *Bulletin of the North-East Scientific Center FEB RAS*. 2: 65–75 (In Russ.). <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-2-65-75>
- Ezhkin A.K., Galanina I.A. 2014. Additions to the lichen biota of the Sakhalin Island. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 48: 233–248 (In Russ.).
- Ezhkin A.K., Galanina I.A. 2016. Epiphytic lichens of deciduous trees in the city of Yuzhno-Sakhalinsk and specifics of their distribution by sensitivity to the anthropogenic impact. — *Bulletin of the North-East Scientific Center FEB RAS*. 4: 95–107 (In Russ.).
- Ezhkin A.K., Schumm F. 2018. New and noteworthy records of lichens and allied fungi from Sakhalin Island, Russian Far East, II. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 55: 45–50. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.06>
- Galanina I.A. 2013. Lichens of fir-spruce and larch forests with an undergrowth of Kuril bamboo in the south of Sakhalin Island. — *Bulletin of the Northeast Scientific Center of FEB RAS*. 2 (34): 86–94 (In Russ.).
- Galanina I.A., Ezhkin A.K., Ohmura Y. 2021. The genus *Rinodina* (Physciaceae, Lichenized Ascomycota) of the Sakhalin Island (Russian Far East). — *Bot. Zhurn.* 106 (2): 147–165. <https://doi.org/10.31857/S0006813621020034>
- Gerasimova J.V., Ezhkin A.K., Beck A. 2018. Four new species of *Bacidia* s.s. (Ramalinaceae, Lecanorales) in the Russian Far East. — *The Lichenologist*. 50: 603–625. <https://doi.org/10.1017/S0024282918000397>
- Gerasimova J.V., Ezhkin A.K., Davydov E.A., Beck A. 2021. Multilocus—phylogeny of the lichen-forming genus *Bacidia* s. str. (Ramalinaceae, Lecanorales) with special emphasis on the Russian Far East. — *The*

- Lichenologist. 53 (6): 441–455.
<https://doi.org/10.1017/S0024282921000396>
- Golubkova N.S. 2003. Rod *Mycobilimbia* [*Mycobilimbia* Genus]. — In: Russia's Lichens Handbook. Vol. 8. St. Petersburg. P. 189–197 (In Russ.).
- Kaganov V.V., Ezhkin A.K. 2019. New habitats of protected species of lichens found on the Sakhalin Island. — Bulletin of Botanical Garden-Institute FEB RAS. 21: 1–8 (In Russ.). <https://doi.org/10.17581/bbgi2101>
- Kondratyuk S.Y., Lőkös L., Zarei-Darki B., Moniri H.M., Tchabanenko S.I., Galanina I., Yakovchenko L., Hooshmand F., Ezhkin A.K., Hur J.-S. 2013. Five new *Caloplaca* species (Teloschistaceae, Ascomycota) from Asia. — Acta Botanica Hungarica. 55 (1–2): 41–60.
<https://doi.org/10.1556/ABot.55.2013.1-2.4>
- Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Yakovchenko L.S., Ohmura Y., Davydov E.A. 2020. New records to the lichen biota of Russia, 1 – Sakhalin Region, with new records for the Russian Far East and the Asian part of Russia. — Botanica Pacifica. 9: 161–173.
<https://doi.org/10.17581/bp.2020.09203>
- Konoreva L.A., Tchabanenko S.I., Ezhkin A.K., Schumm F., Chesnokov S.V. 2018. New and Noteworthy Lichen and Allied Fungi Records from Sakhalin Island, Far East of Russia. — Herzogia. 31 (1): 276–292.
<https://doi.org/10.13158/099.031.0123>
- Kordyukov A.V., Ezhkin A.K. 2018. The broadleaf forests of the Arkansas River basin (Sakhalin). — Regional Environmental Issues. 2: 56–59 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/1728-323X-2018-12056>
- Nadvornik J. 1934. Calicieae-Studien aus der Tschechoslowakei. — Feddes Repert. 36: 307–310.
- Oksner A.N. 1974. Opredelitel' lishaynikov SSSR. Morfologia, Sistematika i Geograficheskoe rasprostranenie [Handbook of the Lichens of the USSR. Morphology, Systematics and Geographical Distribution]. Vol. 2. Leningrad. 284 p. (In Russ.).
- Poelt J. 1965. Zur Systematik der Flechtenfamilie Physciaceae. — Nova Hedwigia. 9: 21–32.
- Popov E.S., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Ezhkin A.K., Stepanchikova I.S., Kuznetsova E.S., Himelbrant D.E., Galanina I.A., Tchabanenko S.I. 2020. *Stictis* s.l. (Ostropales, Ascomycota) in the Russian Far East. — Botanica Pacifica. 9 (2): 95–102.
<https://doi.org/10.17581/bp.2020.09201>
- Poryadina L.N. 2020. New species of lichens of Central Yakut floristic region. — Turczaninowia. 23(1): 99–109 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.1.10>
- Roms O.G. 1967. Some calicioid lichens of the southern part of the Sakhalin Island. — Ukrainian Botanical Journal. 24 (1): 102–104 (In Ukr.).
- Sato M. 1936. Notes on the lichen flora of Minami-Karahunto, or the Japanese Saghalien. — Bulletin of the Biogeographical Society of Japan. 6 (11): 97–121.
- Sheard J.W., Ezhkin A.K., Galanina I.A., Himelbrant D.E., Kuznetsova E., Shimizu A., Stepanchikova I., Thor G., Tønsberg T., Yakovchenko L.S., Spribille T. 2017. The lichen genus *Rinodina* (Physciaceae, Telochistales) in northeastern Asia. — The Lichenologist. 49 (6): 617–672.
<https://doi.org/10.1017/S0024282917000536>
- Skirina I.F., Salokhin A.V., Tsarenko N.A., Skirin F.V. 2016. New locations of protected lichens of Sakhalin Island. — Turczaninowia. 19 (2): 54–63 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.2.6>
- Smith C.W., Aptroot A., Coppins B.J., Fletcher A., Gilbert O.L., James P.W., Wolseley P.A. 2009. The Lichens of Great Britain and Ireland. London. 1046 p.
- Stepanchikova I.S., Gagarina L.V. 2014. Sbor, opredelenie i hranenie likhenologicheskikh kollektсий [Taking up, Identifying, and Storing Lichenological Collections]. — In: Russia's Lichen Flora: Biology, Ecology, Diversity, Distribution, and Methods of Studying Lichens. Moscow, St. Petersburg. P. 204–219 (In Russ.).
- Tchabanenko S.I. 2002. Konspekt flory lishaynikov yuga Rossiyskogo Dal'nego Vostoka [Checklist of the flora of lichens in the south of the Russian Far East]. Vladivostok. 232 p. (In Russ.).
- Tchabanenko S.I., Konoreva L.A., Chesnokov S.V. 2018. Lichens collected in the Sakhalin Botanical Garden: New records to Russia, the Russian Far East and Sakhalin Island. — Botanica Pacifica. 7: 71–79.
<https://doi.org/10.17581/bp.2018.07111>
- Tibell L. 2002. Morphological variation and ITS phylogeny of *Chaenotheca trichialis* and *C. xyloxena* (Coniocybaeae, lichenized ascomycetes). — Ann. Bot. Fennici. 39: 73–80.
- Urbanavichus G., Ismailov A. 2013. The lichen flora of Gunib plateau, inner-mountain Dagestan (North-East Caucasus, Russia). — Turkish Journal of Botany. 37 (4): 753–768.
<https://doi.org/10.3906/bot-1205-4>
- Urbanavichus G.P. 2010. A checklist of the lichen flora of Russia. St. Petersburg. 194 p. (In Russ.).
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2008. Rod *Physconia* [*Physconia* Genus]. — In: Russia's Lichens Handbook. Vol. 10. St. Petersburg. P. 281–302 (In Russ.).
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2017. Contribution to the lichen flora of Erzi Nature Reserve, Republic of Ingushetia, North Caucasus, Russia. — Willdenowia. 47 (3): 227–236.
<https://doi.org/10.3372/wi.47.47306>
- Yakovchenko L., Davydov E.A., Paukov A., Konoreva L., Chesnokov S., Ohmura Y. 2020. New records of arctic-alpine lichens from the Russian Far East. — Herzogia. 33 (2): 455–472.
<https://doi.org/10.13158/heia.33.2.2020.455>
- Zhurbenko M.P., Ezhkin A.K., Skirina I.F., Ohmura Y. 2017. *Dactylospora anziaae*, a new lichenicolous ascomycete on *Anzia* from East Asia. — Folia Cryptogamica Estonica. 54: 13–16.
<https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.03>

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ДОПОЛНЕНИЯ К ЛИХЕНОФЛОРЕ ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. Е. Э. Мучник

Институт лесоведения Российской академии наук
ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцово, Московская обл., 143030, Россия

e-mail: emuchnik@outlook.com

Поступила в редакцию 03.08.2023 г.

После доработки 06.11.2023 г.

Принята к публикации 07.11.2023 г.

В статье представлены результаты полевых исследований 2021–2022 гг. и ревизии лихенологической коллекции А.В. Гудовичевой, собранной в период с 2000 по 2021 г. Список лихенофлоры Тульской области пополнен 34 таксонами: 28 лишайников, 2 близких к ним сапротрофных гриба и 4 лихенофильных гриба. *Cladonia conista*, *Lecanora sarcopoidoides*, *Lichenodiplis lichenicola*, *Marchandiomyces corallinus* и *Pyrenodesmia chalybaea* впервые указываются для Центральной России (в пределах Центрального федерального округа). *Bactrospora dryina*, *Chaenotheca hispidula*, *Cladonia parasitica* и *Crespornea chloroconia* как индикаторы старовозрастных малонарушенных лесных сообществ рекомендуется занести в список редких и уязвимых видов лишайников. Популяции этих видов на территории Тульской области нуждаются в постоянном наблюдении и контроле.

Ключевые слова: лишайники и близкородственные грибы, редкие виды, индикаторные виды, особо охраняемые природные территории, музей-заповедник Куликово поле, европейская часть России

DOI: 10.31857/S0006813623120074, **EDN:** CSNFIF

Тульская обл. расположена в центре Восточно-Европейской равнины, на северо-восточных склонах Среднерусской возвышенности, между 54°50' и 52°51' с. ш. и между 35°51' и 38°57' в. д. Рельеф представляет собой пологоволнистую равнину с преобладанием абсолютных отметок 240–260 м на водоразделах. Минимальные абсолютные отметки приурочены к пойме Оки и составляют 110–130 м. Климат умеренно-континентальный. В связи с меридиональным простираанием Среднерусской возвышенности и положением области со склоном на северо-восток, а также преобладанием западного переноса воздушных масс наблюдается климатическая асимметрия. Основные климатические показатели изменяются с запада на восток. Зима на северо-западе мягче, среднемесячные температуры января здесь –7°C, тогда как на юго-востоке –8°C. Температуры июля на северо-западе составляют +18°C, на юго-востоке +19°C (Fedotov, Vasiljev, 1979; Krasnaya..., 2007).

В регионе проходит граница широколиственной и лесостепной зон. Это приводит к разнообразию почв, влияющему на создание форм микрорельефа. На севере области преобладают серые лесные почвы, на юге – выщелоченные черноземы. Растительный покров представлен смешанными (на севере с участием ели), широколиственными и мелколиственными лесами, пойменными и материковыми лугами разного состава,

переходными и низинными болотами, сообществами луговых степей. Леса занимают около 14% территории, а в южных районах 2–5%. По границе с лесостепью проходит полоса широколиственных лесов, известная под названием “Тульских за-сек”. В настоящее время они образуют почти сплошную узкую полосу дубрав (шириной 1–5 км), протянувшуюся от побережья Оки в Белевском районе до северо-восточной границы области (Fedotov, Vasil'ev, 1979; Krasnaya..., 2007).

Лихенологические исследования на территории Тульской обл., начатые А.А. Еленкиным (Elenkin, 1906–1911), с 2000 г. проводились А.В. Гудовичевой (Gudovicheva, 2001, 2003a, b, 2004, 2006, 2011; Gudovicheva, Himelbrant, 2012, 2013, 2015; Zhurbenko, Gudovicheva, 2013; Gudovicheva et al., 2015) и продолжены нами с 2020 г. (Muchnik, 2021a, b; Muchnik et al., 2022a, b). Список опубликованных для территории области лишайников и близких к ним сапротрофных и лихенофильных грибов к настоящему моменту насчитывал 311 видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лихенологические материалы (около 580 образцов) собраны маршрутным методом в течение двух полевых сезонов (2021 и 2022 гг.) на территории нескольких районов: Алексинский, Белёвский, Венёвский, Ефремовский, Заокский, Одоевский,

Суворовский, Шекинский и г. Тула, в основном в пределах действующих или проектируемых особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Кроме того, разобрана, ревизована и определена лichenологическая коллекция (около 200 полевых пакетов) Государственного военно-исторического и природного музея-заповедника “Куликово поле”, собранная А.В. Гудовичевой в период с 2000 по 2021 г. в Тульской и Калужской областях. Материалы из Тульской обл. в этой коллекции составили 618 образцов.

Пункты сбора: **1** — Белёвский р-н, лес Дача Упа, 53°57'7.5" с. ш., 36°25'14.8" в. д., проектируемая ООПТ “Лес между дер. Хрящ и дер. Мошённы”, проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, Хрящёвское лесничество, 55 кв., старовозрастный широколиственный лес; **2** — там же, без указания координат, левый берег р. Упа, проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, липо-березняк осоково-волосистый; **3** — там же, 53°50'49" с. ш., 36°18'44.5" в. д., проектируемая ООПТ “Болото Большое Моховое”, проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, Володьковское лесничество, 64 кв., сфагновое болото; **4** — там же, 53°50'49" с. ш., 36°18'44.5" в. д., Белёвский р-н, проектируемая ООПТ “Болото Ключева”, проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, Володьковское лесничество, 73 кв., окраина сфагнового болота; **5** — там же, окр. дер. Федяшево, 53°35'56.7" с. ш., 36°13'15.3" в. д., проектируемый памятник природы “Федяшевская излучина”, березово-сосновый лес; **6** — там же, 53°35'53.5" с. ш., 36°13'15.9" в. д., смешанный лес; **7** — Богородицкий р-н (ГМЗ КП), 53°39'45.4" с. ш., 38°35'1.9" в. д., окр. дер. Большая Березовка, правый берег р. Непрядва, памятник природы “Большеберезовское болото”, ивняк по краю низинного болота; **8** — Венёвский р-н, Осетровская лесная дача, 54°21'14.3" с. ш., 38°0'32.2" в. д., Венёвское лесничество, Карницкое участковое лесничество, 77 кв., старовозрастный широколиственный лес с выходами известняка, на берегу р. Осётр; **9** — там же, 54°21'36.8" с. ш., 38°0'23.8" в. д., 79 кв., лесной овраг, ложбина временного водотока; **10** — Ефремовский р-н, 53°16'5.8" с. ш., 38°26'21" в. д., окр. с. Красногорское, памятник природы “Красная гора”, степной склон с выходами песчаников; **11** — Заокский р-н, окр. д. Волковичи, 54°49'1.2" с. ш., 37°16'48.5" в. д., Ланьшинский лес, сосновый лес; **12** — там же, окр. с. Страхово, 54°44'24.8" с. ш., 37°14'11.5" в. д., ООПТ “Зеленая зона турбазы Велегож”, смешанный лес; **13** — там же, 54°44'10.6" с. ш., 37°14'43.4" в. д., смешанный лес; **14** — Кимовский р-н (ГМЗ КП), окр. д. Монастырщино, 53°40'36.5" с. ш., 38°37'54.3" в. д., памятник природы “Монастырщино”, степной склон с выходами известняка, местами с зарослями кустарников; **15** — там же, левый склон долины р. Дон, окр. д. Татинки, 53°40'11.3" с. ш., 38°43'34.3" в. д., памятник при-

роды “Татинки”, дубовые лесопосадки на плато; **16** — там же, левобережье р. Непрядва, окр. д. Березовка, 53°40'27.2" с. ш., 38°36'26.7" в. д., памятник природы “Урочище Берёзовка”, степные склоны с выходами известняка; **17** — Куркинский р-н (ГМЗ КП), окр. с. Моховое, 53°39'1.7" с. ш., 38°38'52.4" в. д., мемориальный лес “Зеленая Дубрава”, березняк с примесью *Fraxinus excelsior* L., *Salix caprea* L.; **18** — там же, балка р. Нижний Дубик, 53°37'22.8" с. ш., 38°32'39.2" в. д., памятник природы “Степное урочище Нижний Дубик”, заросли кустарников на степном склоне; **19** — там же, окр. д. Самохвалово, 53°35'54.8" с. ш., 38°32'59.4" в. д., памятник природы “Урочище Степной Дубик”, урочище “Скупое”, дубовые лесопосадки на плато; **20** — там же, окр. дер. Хворостянка, 53°37'20.1" с. ш., 38°34'32.2" в. д., памятник природы “Урочище Водяное поле”, широколиственный лес; **21** — Одоевский р-н, окр. дер. Прудки, 53°57'41" с. ш., 36°55'6.8" в. д., проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, Одоевское лесничество, 180 кв., широколиственный лес; **22** — там же, 53°58'20" с. ш., 36°55'57.7" в. д., 186 кв., широколиственный лес; **23** — Суворовский р-н, окр. дер. Варушицы, 54°12'11.3" с. ш., 36°18'40.3" в. д., проектируемая ООПТ “Варушицкий сосновый бор”, смешанный лес; **24** — там же, 54°12'21.5" с. ш., 36°18'26.5" в. д., сфагновое болото; **25** — там же, лес Дача Ока, 53°58'46.3" с. ш., 36°11'58.6" в. д., проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, Суворовское лесничество, Чекалинское участковое лесничество, Южно-Ватцевская лесная дача, 90 кв., опушка соснового леса; **26** — там же, 53°58'17.6" с. ш., 36°11'13.9" в. д., 81 кв., смешанный лес; **27** — г. Тула, 54°11'19.3" с. ш., 37°21'31.7" в. д., памятник природы “Геолого-палеоботанический природный комплекс у пос. Георгиево”, Тульское лесничество, Беломутовское участковое лесничество, Беломутовская дача, 49 кв., широколиственный лес; **28** — Шекинский р-н, окр. дер. Орлово, 53°58'35.6" с. ш., 37°8'24.7" в. д., памятник природы “Крапивенский заказник”, проектируемый национальный парк “Тульские засеки”, Плавское лесничество, 108 кв., старовозрастный широколиственный лес; **29** — там же, 53°58'25" с. ш., 37°7'41.5" в. д., 109 кв., старовозрастный широколиственный лес.

Камеральная обработка проведена на базе Института лесоведения РАН с применением общепринятых анатомо-морфологических методов, правильность определений сложных таксонов проверена в гербарии LE L. Выявление вторичных метаболитов нескольких образцов методом тонкослойной хроматографии (Orange et al., 2001) выполнено д.б.н. А.Г. Цуриковым (Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Республика Беларусь), за исключением одного образца, проанализированного к.б.н. И.С. Степанчиковой (БИН РАН). Идентифицированные

материалы хранятся в гербариях TULGU, TUL, Государственного музея-заповедника “Куликово поле”, МНА и LE L. Фотографирование образцов выполнено Е.П. Гудковой на базе Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова с помощью микроскопов Микромед 3 (вар. 3 Led M) на камеру USB 3.0 EZCMOS06300 и Leica DM500 на камеру Leica ICC50 HD. Каждый образец послойно фотографировался, после чего фотографии “сшивались” с помощью программы CombineZ.

Номенклатура лишайников и лихенофильных грибов дана в основном по сводке лишайников Фенноскандии (Westberg et al., 2021), сосудистых растений — согласно International Plant Names Index (<https://www.ipni.org/>). Для видов, образцы которых определены с помощью TLC, приводится состав выявленных вторичных метаболитов. Наименования особо охраняемых природных территорий приводятся согласно официальным изданиям (Krasnaya..., 2007; Pamyatniki..., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводится аннотированный список из 28 видов лишайников, 2 видов близких к ним сапротрофных грибов и 4 видов лихенофильных грибов, впервые выявленных на территории Тульской области, в том числе 5 видов являются новыми для Центральной России, в пределах Центрального Федерального округа.

Данные о виде размещены в следующем порядке: после названия вида следует номер пункта сбора (в соответствии со списком, приведенным в предыдущем разделе), субстрат, дата сбора и коллектор, дата и автор(ы) определения (в случае отличия от коллектора), сведения о составе вторичных метаболитов (если проводился химический анализ), акроним гербария и гербарный номер (если присвоен). Для редких или новых для Центральной России видов приводится краткая характеристика экологии и распространения вида.

В списке приняты следующие обозначения и сокращения: * — лихенофильный гриб; + — близкий к лишайникам сапротрофный гриб; ! — новый для территории Центральной России вид; ГМЗ КП — Государственный военно-исторический и природный музей-заповедник “Куликово поле”; кв. — квартал; ООПТ — особо охраняемая природная территория.

Acarospora glaucocarpa (Ach.) Arnold — **14**, на крупном щелбе известняка, 24 VIII 2015, Гудовичева, 13 II 2023 (ГМЗ КП). Нечасто встречающийся в Центральной России вид, отмеченный ранее на кальцийсодержащих породах в Московской (Elenkin, 1906–1911), Тверской (Notov et al., 2011) и Рязанской (Muchnik, Konoreva, 2012) областях.

Arthonia phaeophysciae* Grube et Matze — **18, на талломе *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg на ветке *Lonicera tatarica* L. 03 X 2015, Гудовичева, 13 II 2023, Мучник (ГМЗ КП). В Центральной России выявлен ранее в Московской обл. (Muchnik et al., 2022b).

Arthopyrenia analepta (Ach.) A. Massal. — **14**, на ветке *Caragana fruticosa* Besser, 16 VIII 2015, Гудовичева, 06 II 2023, Мучник (ГМЗ КП); **17**, на ветках *Betula pendula* Roth, 15 VII 2020, Гудовичева, 23 I 2023, Мучник (ГМЗ КП).

Bactrospora dryina (Ach.) A. Massal. — **1**, на стволе *Quercus robur*, 16 VI 2021, Мучник, 06 VIII 2021 (TULGU, дубликат TUL); **28**, на стволе *Q. robur*, 13 VI 2021, Мучник, 01 II 2022 (TULGU); **29**, на стволе *Tilia cordata* Mill., 13 VI 2021, Мучник, 21 VI 2021 (TULGU). Вид, характерный для старовозрастных, малонарушенных лесных сообществ (Nadyeina et al., 2017), в ЦР отмечен в Брянской (Muchnik et al., 2017), Воронежской (Muchnik, 2019), Липецкой (Muchnik, 2012) и Тверской (Czernyadjeva et al., 2020) областях.

Buellia schaeereri De Not. — **11**, на стволе *Pinus sylvestris* L., 25 V 2021, Мучник, 01 II 2022 (TULGU).

Chaenotheca hispidula (Ach.) Zahlbr. — **21**, на стволе *Quercus robur*, 14 VI 2021, Мучник, 06 XII 2022, Чесноков С.В. (TULGU). Индикатор биологически ценных старовозрастных и малонарушенных лесных сообществ (Himelbrant, Kuznetsova, 2009).

!*Cladonia conista* (Nyl.) Robbins (рис. 1) — **25**, на песчаной почве, 02 VIII 2022, Мучник, 26 IV 2023, Цуриков А.Г., TLC A285-03: буржеановая, фумар-протоцеттаровая кислоты, LE L-23804. Вид из *Cladonia humilis*-комплекса, морфологически близок *C. humilis*, но отличается наличием в составе вторичных метаболитов буржеановой кислоты и отсутствием атранорина (Pino-Bodas et al., 2013). В России отмечен в Калининградской области (Dolnik, Petrenko, 2003), из сопредельных стран — в Республике Беларусь (Tsuryskau, Golubkov, 2015) и Финляндии (Ahti, Stenroos, 2013).

Cladonia parasitica (Hoffm.) Hoffm. — **8**, на гниющей древесине валежа, 03 VIII 2022, Мучник, 26 IV 2023, conf. Цуриков А.Г., TLC A286-14: тамноловая кислота, LE L-23805. Индикатор биологически ценных старовозрастных и малонарушенных лесных сообществ (Himelbrant, Kuznetsova, 2009).

Cladonia pleurota (Flörke) Schaer. — **10**, на мелкозем в углублении валуна песчаника, 17 VI 2021, Мучник, 23 VII 2021, Цуриков А.Г. TLC A249-18: усниновая кислота, зеорин (TULGU).

Cladonia subulata (L.) Weber ex Wigg. — **25**, на песчаной почве, 02 VIII 2022, Мучник, 20 IX 2022 (TULGU).

Cresponea chloroconia (Tuck.) Egea et Torrente — **23**, на стволе *Quercus robur*, 22 V 2021, Мучник, 01 II 2022 (TULGU). Индикатор биологически цен-



Рис. 1. *Cladonia conista* (LE L-23804). Шкала = 2 мм.

Fig. 1. *Cladonia conista* (LE L-23804). Scalebar = 2 mm.

ных старовозрастных и малонарушенных лесных сообществ (Himmelbrant, Kuznetsova, 2009), довольно редок в Центральной России: отмечен в Московской (Golubkova, 1966), Тверской (Notov et al., 2011), Костромской (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019) и Брянской (Mucnhik, 2020) областях.

Eopyrenula leucoplaca (Wallr.) R.C. Harris — 22, на ветке валежа *Quercus robur*, 14 VI 2021, Мучник, 28 I 2022 (TULGU).

Fuscidea arboricola Coppins et Tønsberg — 2, на стволе *Tilia cordata*, 13 VII 2003, Гудовичева, 20 I 2023, Мучник, TLC IS 12-20 от 11 IV 2012: фумарпроцеттаровая и процеттаровая кислоты (состав вторичных метаболитов был выявлен, но образец не идентифицирован) (ГМЗ КП).

Lecania koerberiana J. Lahm. — 27, на ветке валежной *Salix caprea*, 21 V 2021, Мучник, 28 I 2022 (TULGU).

Lecanora saligna (Schrad.) Zahlbr. — 15, на стволе *Quercus robur*, 27 VII 2020, Мучник, 06 VIII 2020, МНА; 17, на стволах *Betula pendula*, 15 VII 2020, Гудовичева, 23 I 2023, Мучник (ГМЗ КП); там же, на стволе *B. pendula*, 24 VII 2020, Мучник, МНА; 18, на стволе *B. pendula*, 12 VII 2001, Гудовичева, 05 IV 2023, Мучник (ГМЗ КП); 19, на стволе *Quercus robur*, 23 VII 2020, Мучник, 25 VIII 2020, МНА; 20, на стволе и древесине *Q. robur*, 26 VII 2020, Мучник, 27 VIII 2020, МНА; 25, на сухой древесине, 02 VIII 2022, Мучник, 20 IX 2022 (TULGU).

!*Lecanora sarcopidoides* (A. Massal.) A.L. Sm. — 11, на стволе *Pinus sylvestris* L., 25 V 2021, Мучник,

08 XII 2022, LE L-21368. От других видов группы *Lecanora saligna* отличается узкими аскоспорами (до 3.7 мкм шириной) и реакцией таллома на КС (желтый) (van den Boom, Brand, 2008). В европейской части России известен из Волгоградской (Vedeneev, Akimova, 2013) и Мурманской (Urbanavichus et al., 2008) областях.

Lecanora stanislai Guzow-Krzemińska, Łubek, Malíček et Kukwa — 12, смешанный лес, на стволе молодой *Tilia cordata*, 24 V 2021, Мучник, 24 VII 2021, Цуриков А.Г., LE L-23807; 26, на стволе *Quercus robur*, 02 VIII 2022, Мучник, 27 IV 2023, Цуриков А.Г. TLC A252-06 и A288-04: усниновая кислота и зеорин (TULGU). В Центральной России ранее отмечался в Брянской обл. (Mucnhik, 2020).

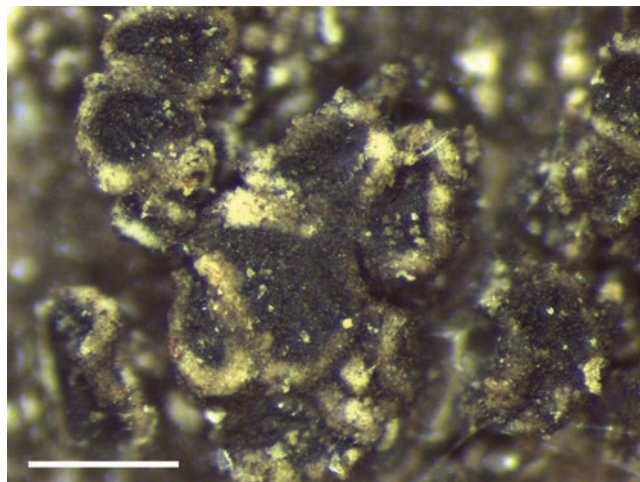
Lepraria jackii Tønsberg — 24, на стволе *Pinus sylvestris*, 22 V 2021, Мучник, 27 IV 2023, Цуриков А.Г. (TULGU); 26, на стволе *Betula* sp., 02 VIII 2022, Мучник, 27 IV 2023, Цуриков А.Г., TLC A287-18 и A288-01: джекиевая, рокцелловая кислоты и атранорин (TULGU).

Lepraria vouauxii (Hue) J.R. Laundon — 29, на стволе молодой *Tilia cordata* Mill., 13 VI 2021, Мучник, 25 V 2022, Цуриков А.Г., TLC A270-16: 6-метилловый эфир паннаровой кислоты (TULGU).

+*Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th.Fr. — 5, на стволе *Betula pendula*, 04 VIII 2022, Мучник, 21 XI 2022 (TULGU); 27, на ветке валежа *Betula pendula*, 21 V 2021, Мучник, 27 I 2022 (TULGU).

**Lichenochora obscuroides* (Linds.) Triebel et Rambold — 27, на талломе *Phaeophyscia orbicularis*

A



B

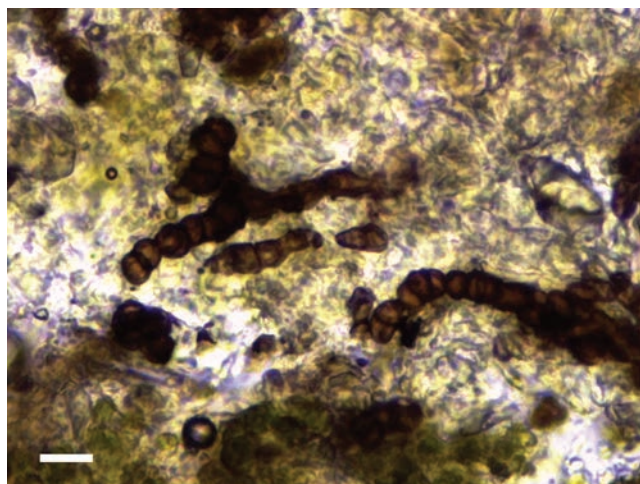


Рис. 2. *Lichenodiplis lichenicola*. A — поражение на апотециях *Rinodina septentrionalis* (МНА 9 095 497). Шкала = 0.5 мм; B — цепочки конидий *L. lichenicola* в водном препарате. Шкала = 10 мкм.

Fig. 2. *Lichenodiplis lichenicola*. A — infection of apothecia *Rinodina septentrionalis* (MHA 9 095 497). Scalebar = 0.5 mm; B — conidia chains in aqueous preparation. Scalebar 10 µm.

(Neck.) Moberg на ветке валежа, 21 V 2021, Мучник, 28 I 2022 (TULGU); **29**, на талломе *Ph. orbicularis* на ветках валежа, 13 VI 2021, Мучник, 31 I 2022 (TULGU).

!**Lichenodiplis lichenicola* Dyko et D. Hawksw. (рис. 2) — **7**, на апотециях *Rinodina septentrionalis* Malme на ветке *Salix cinerea* L., 26 VI 2003, Гудовичева, 15 II 2023, Мучник, МНА 9 095 497. В европейской части России ранее отмечался в Республике Мордовия (Urbanavichene, Urbanavichus, 2015), на том же виде лишайника-хозяина.

!**Marchandiomyces corallinus* (Roberge) Diederich et D. Hawksw. (рис. 3) — **5**, на талломе *Melanohalea*

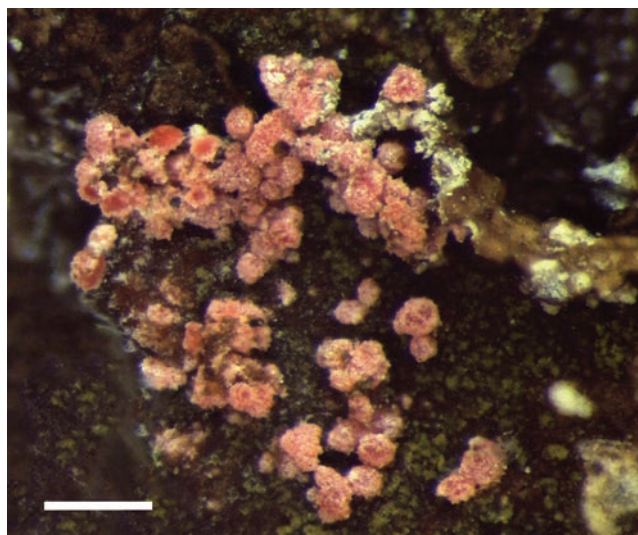


Fig. 3. *Marchandiomyces corallinus* on thalli *Melanohalea olivacea* (MHA 9 095 499). Scalebar = 0.5 mm.

Рис. 3. *Marchandiomyces corallinus* на талломе *Melanohalea olivacea* (МНА 9 095 499). Шкала = 0.5 мм.

olivacea (L.) O. Blanco et al. на стволе *Betula pendula*, 04 VIII 2022, Мучник, 20 IX 2022, МНА 9 095 499. Для европейской части России указывался из Калининградской (Dolnik, Petrenko, 2003), Оренбургской (Tsurykau et al., 2017) и Самарской (Travkin et al., 2020) областей на видах из семейств Physciaceae и Teloschistaceae.

Melanohalea septentrionalis (Lynge) O. Blanco et al. — **5**, на ветке *Betula pendula*, 04 VIII 2022, Мучник, 21 IX 2022 (TULGU); **21**, на ветке валежа *B. pendula*, 14 VI 2021, Мучник, 21 VI 2021 (TULGU); **24**, на стволе *Betula* sp., 22 V 2021, Мучник, 02 II 2022 (TULGU).

Micarea denigrata (Fr.) Hedl. — **3**, на сухой древесине, 15 VI 2021, Мучник, 06 XII 2022, Чесноков С.В. (TULGU).

Opegrapha niveoatra (Borrer) J.R. Loundon — **13**, на стволе *Acer platanoides* L., 24 V 2021, Мучник, 06 XII 2022 (TULGU).

Peltigera extenuata (Vain.) Lojka — **23**, на песчаной почве вдоль дороги, 22 V 2021, Мучник, 31 V 2021 (TULGU).

+*Phaeocalicium polyporaеum* (Nyl.) Tibell — **4**, на базидиомах *Trichaptum biforme* (Fr.) Ryvarden на валеже *Betula* sp., 21 V 2021, Мучник, 01 VI 2021 (TULGU); **26**, на базидиомах *T. biforme* на валеже *B. pendula*, 02 VIII 2022, Мучник, 25 X 2022 (TULGU); **27**, на базидиомах *T. biforme* на валеже *Betula* sp., 21 V 2021, Мучник, 31 V 2021 (TULGU), дубликат в TUL.

Pycnora praestabilis (Nyl.) Hafellner — **17**, на стволе *Betula pendula* Roth, 15 VII 2020, Гудовичева, 23 I 2023, Мучник (ГМЗ КП).

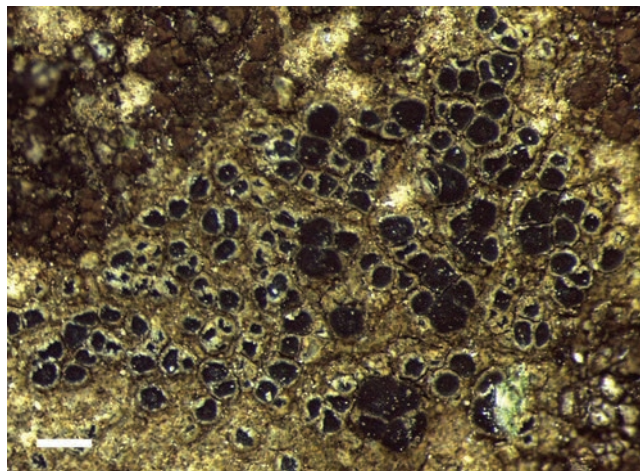


Рис. 4. *Pyrenodesmia chalybaea* (LE L-23806). Шкала = 0.5 мм.

Fig. 4. *Pyrenodesmia chalybaea* (LE L-23806). Scalebar = 0.5 mm.

Pyrenodesmia chalybaea (Fr.) A. Massal. (рис. 4) — 16, на крупном щебне известняка, совместно с *Placopyrenium fuscillum* (Turner) Gueidan et Cl. Roux и *Verrucaria nigrescens* Pers., 25 VIII 2015, Гудовичева, 14 II 2023, Мучник, LE L-23806. В европейской части России вид известен из Мурманской (Urbanavichus et al., 2008) и Волгоградской (Vedeneev, Akimova, 2013) областей, а также с территории Крыма (Khodosovtsev, 1999) и Кавказа (Ismailov, Urbanavichus, 2014; Urbanavichene, Urbanavichus, 2018).

Ropalospora viridis (Tónsberg) Tónsberg — 12, на стволе *Populus tremula* L., 24 V 2021, Мучник, 24 VII 2021, Цуриков А.Г.; 6, на стволах и ветках валежа *P. tremula*, 04 VIII 2022, Мучник, 27 IV 2023, Цуриков А.Г., TLC A251-15, A287-04 и A287-05: перлатоловая кислота (TULGU).

Strangospora pinicola (A. Massal.) Körb. — 5, на сухой древесине, 21 V 2021, Мучник, 27 I 2022 (TULGU).

Thelidium minutulum Körb. — 8, на известняке под пологом леса, 03 VIII 2022, Мучник, 08 XII 2022 (TULGU).

Verrucaria praetermissa (Trevis.) Anzi — 9, на сыроватом известняке, 03 VIII 2022, Мучник, 08 XII 2022 (TULGU). Вид специфичных местобитаний — известняков в оврагах с временными водотоками. Ранее в Центральной России был известен только из Тверской (Notov et al., 2011) и Рязанской (Muchnik, Sliwa, 2013) областях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования актуальный список лишенофлоры Тульской области включает 245 видов лишайников и близких к ним грибов.

Отметим, что *Bactrospora dryina*, *Chaenotheca hispidula*, *Cladonia parasitica* и *Cresponea chloroconia* как индикаторы старовозрастных малонарушенных лесных сообществ рекомендуется занести в список редких и уязвимых видов лишайников, популяции которых на территории Тульской обл. нуждаются в постоянном наблюдении и контроле.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор приносит благодарность администрации государственного музея-заповедника “Куликово поле”, в особенности к.г.н. О.В. Буровой за помощь в организации и содействие исследованиям. Благодарю А.В. Гудовичеву за сбор лишенологической коллекции. Глубокая признательность д.б.н. Е.М. Волковой (Тульский государственный университет), к.б.н. Е.В. Смирновой (МБОУ “Центр образования № 38”, г. Тула), к.б.н. Т.Ю. Светашевой (Тульский государственный педагогический университет) и А.Ф. Лакомову (Тульский краеведческий музей) за участие в полевых выездах, а Е.П. Гудковой (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за фотографирование образцов. Благодарю д.б.н. А.Г. Цурикова (Гомельский государственный университет им. Франциска Скорины, Беларусь) за проведение анализов вторичных метаболитов, к.б.н. С.В. Чеснокова (БИН РАН) за помощь в определении некоторых образцов, а к.г.н. Г.П. Урбанавичюса (Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН, г. Апатиты) за научные консультации. Благодарность коллективу лаборатории лишенологии и бриологии БИН РАН за возможность работы в гербарии LE L.

Финансирование работ частично осуществлялось за счет ГК № 2022.115234, а также со стороны Государственного военно-исторического музея-заповедника “Куликово поле”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahti T., Stenroos S. 2013. *Cladonia* P. Browne. — In: Nordic Lichen Flora. Vol. 5. Cladoniaceae. Uppsala. P. 8–87.
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Dugarova O.D., Etylina A.S., Filippov I.V., Freydin G.L., Galanina O.V., Himelbrant D.E., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kotkova V.M., Kukurichkin G.M., Kuragina N.S., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Lavrentiev M.V., Makuha Ju.A., Moroz E.L., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Storozhenko Yu.V., Tubanova D.Ya., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Zyatnina M.V. 2020. New cryptogamic records. 5. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 54 (1): 261–286.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.261>
- Dolnik C., Petrenko D.E. 2003. Lichens of the Southern Curonian Spit in the Baltic Sea. — *Bot. Zhurn.* 88 (2): 41–59.

- [Elenkin] Еленкин А.А. 1906–1911. Флора лишайников Средней России. Ч. 1–4. Юрьев. 682 с.
- [Fedotov, Vasil'ev] Федотов В.И., Васильев В.М. 1979. Земля тульская: (Природа, ландшафты и их охрана). Тула. 222 с.
- [Golubkova] Голубкова Н.С. 1966. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.–Л. 256 с.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2001. Материалы к лихенофлоре музея-заповедника “Ясная Поляна”. — В кн.: Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Вып. 1. Тула. С. 3–6.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2003а. К вопросу об изучении лишайников Калужской и Тульской областей. — В кн.: Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Материалы X региональной науч. конф. Калуга. С. 656–662.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2003б. Материалы по лихенофлоре территории государственного военно-исторического и природного музея-заповедника “Куликово поле”. — В кн.: Куликово поле: Природа. Археология. Музейное дело. Тула. С. 71–77.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2004. Первые сведения о лишенизированных и калиционидных грибах Белевского района Тульской области. — В кн.: Белевские чтения. Вып. 4. М. С. 205–210.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2006. Новые для Среднерусской возвышенности виды лишайников. — Бот. журн. 91 (7): 1110–1114.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2011. Лишайники лесостепной части Тульской области. — В кн.: Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. Вып. 2. Тула. С. 59–77.
- [Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2012. Дополнение к лихенофлоре севера Среднерусской возвышенности. — Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 25 (3): 150–164.
- [Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2013. Результаты лихенофлористических исследований в засечных лесах свидетельствуют о необходимости создания Национального парка “Тульские засеки”. — В кн.: Тульские засеки: история, современность, будущее: Материалы науч.-практ. семинара (31 окт. – 1 нояб. 2013 г.). Тула. С. 55–60.
- [Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2015. Лишайники ландшафтов Государственного музея-заповедника “Куликово поле”. Видовое разнообразие и экологическая структура лихенофлоры. — В кн.: Музей-заповедник: экология и культура: Материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. (станция Вёшенская, 4–6 сентября 2015 года). Ростов-на-Дону. С. 152–160.
- [Gudovicheva et al.] Гудовичева А.В., Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Журбенко М.П. 2015. Новые для Калужской и Тульской областей виды лишайников, сапротрофных и лихенофильных грибов. — Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол. 1: 156–179.
- [Himelbrant, Kuznetsova] Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С. 2009. Лишайники. — В кн.: Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе европейской части России: учеб. пособие. В 2 т. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. СПб. С. 93–138.
- IPNI: International Plant Names Index. 2022. <https://www.ipni.org/> (дата обращения: 08 VI 2022).
- [Ismailov, Urbanavichus] Исмаилов А.Б., Урбанавичус Г.П. 2014. Лихенофлора Гунибского плато. Махачкала. 270 с.
- [Khodosovtsev] Ходосовцев О.Е. 1999. Лишайники Причерноморских степей Украины. Київ. 236 с.
- [Krasnaya...] Красная книга: Особо охраняемые природные территории Тульской области. Тула. 2007. 316 с.
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2012. Дополнения к лихенофлоре Липецкой области и Центрального Черноземья — В кн.: Состояние редких видов растений и животных Липецкой области. Воронеж. С. 19–30.
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2019. Новые и редкие лихенологические находки в Теллермановском опытном лесничестве (Воронежская область). — Лесной вестник / Forestry Bulletin. 23 (5): 38–45. <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2019-5-38-45>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2020. Дополнения к лихенобиоте Брянской области (Россия). — Новости сист. низш. раст. 54 (2): 441–451. <https://doi.org/10.3111/nsnr/2020.54.2.441>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2021а. Дополнения к лихенофлоре музея-заповедника “Куликово поле” (Тульская область). — Бот. журн. 106 (11): 1113–1122. <https://doi.org/10.31857/S0006813621110065>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2021b. Лишайники. — В кн.: Красная книга Тульской области: лишайники и грибы. Тула. С. 19–72, 142.
- [Muchnik, Konoreva] Мучник Е.Э., Конорева Л.А. 2012. Дополнения к флоре лишайников Рязанской области. — Новости сист. низш. раст. 46: 174–189.
- [Muchnik et al.] Мучник Е.Э., Конорева Л.А., Чабаненко С.И., Таран А.А., Анищенко Л.Н. 2017. Лихенобиота заповедника “Брянский лес”. — Лесоведение. 5: 73–80. <https://doi.org/10.7868/S0024114817050084>
- [Muchnik et al.] Мучник Е.Э., Конорева Л.А., Чесноков С.В., Черепенина Д.А. 2022а. Лихенологические находки новых и редких видов в Центральной России. — Бот. журн. 107 (11): 81–89. <https://doi.org/10.31857/S0006813622110047>
- Muchnik E.E., Otte V., Tsuryskau A., Breuss O., Gerasimova J.V., Cherepenina D.A. 2022b. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia II. — Herzogia 35 (2): 494–509. <https://doi.org/10.13158/heia.35.2.2022.494>
- Muchnik E., Sliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. — Herzogia. 26 (1): 117–121. <https://doi.org/10.13158/heia.26.1.2013.91>
- Nadyeina O., Zarabska-Bożejewicz, D., Wiedmer A., Cornejo C., Scheidegger C. 2017. Polymorphic fungus-specific microsatellite markers of *Bactrospora dryina*

- reveal multiple colonizations of trees. — *The Lichenologist* 49 (6): 561–577.
<https://doi.org/10.1017/S0024282917000548>
- [Notov et al.] Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Урбанавичюс Г.П. 2011. Аннотированный список лишенофлоры Тверской области. Тверь. 124 с.
- Orange A., James P.W., White F.J. 2001. *Microchemical methods for the identification of lichens*. London. 101 p.
- [Pamyatniki...] Памятники природы Тульской области. 2016. М. 302 с.
- Pino-Bodas R., Ahti T., Stenroos S., Martín M.P., Burgaz A.R. 2013. Multilocus approach to species recognition in the *Cladonia humilis* complex. (Cladoniaceae, Ascomycota). — *Am. J. Bot.* 100 (4): 664–678.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1200162>
- [Travkin et al.] Травкин В.П., Корчиков Е.С., Цуриков А.Г. 2020. Новые находки лишайников и лишенофильных грибов на территории Самарской области. — *Вестник Оренбургского гос. педагогического ун-та*. 1 (33): 38–47.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2020.33.4>
- Tsurykau A., Golubkov V. 2015. The lichens of the *Cladonia pyxidata-chlorophaea* complex in Belarus. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 52: 63–71.
<https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.08>
- Tsurykau A., Travkin V.P., Korchikov E.S. 2017. Lichenicolous fungi new to Orenburg region, southern part of European Russia. — *Botanica Lithuanica*. 23 (1): 51–58.
<https://doi.org/10.1515/botlit-2017-0005>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2015. Дополнения к лишенофлоре Мордовского заповедника, Республики Мордовия и Средней России. — *Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та*. 8 (153): 75–79.
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2018. К лишенофлоре Ставропольского края (Центральный Кавказ, Россия). — *Новости сист. низш. раст.* 52 (2): 417–434.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.417>
- Urbanavichene I., Urbanavichus G. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. — *Folia Cryptog. Estonica*, Fasc. 56: 53–62.
<https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.06>
- Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. 2008. Catalogue of Lichens and Allied Fungi of Murmansk Region, Russia. — *Norrinia* 17. Helsinki. 80 p.
- van den Boom P.P.G., Brand A.M. 2008. Some new *Lecanora* species from western and central Europe, belonging to the *L. saligna* group, with notes on related species. — *The Lichenologist*. 40 (6): 465–497.
<https://doi.org/10.1017/S0024282908007299>
- [Vedeneev, Akimova] Веденеев А.М., Акимова Д.В. 2013. Аннотированный список лишайников Камышинского района Волгоградской области. — Электронный научно-образовательный журнал ВГСПУ “Грани познания”. № 3 (23).
<http://grani.vspu.ru/files/publics/1369831827.pdf> (дата обращения: 13.07.20023)
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson’s Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- [Zhurbenko, Gudovicheva] Журбенко М.П., Гудовичева А.В. 2013. *Zwackhiomyces echinulatus* и другие виды лишенофильных грибов из Тульской области России. — *Микология и фитопатология*. 47 (1): 19–20.

CONTRIBUTIONS TO THE LICHEN FLORA OF THE TULA REGION

E. E. Muchnik

*Institute of Forestry Science of the Russian Academy of Sciences
 Sovetskaya Str., 21, Uspenskoye Village, Odintsovo, Moscow Region, 143030, Russia
 e-mail: emuchnik@outlook.com*

The article presents the results of field studies in 2021–2022 and revision of the lichenological collection of A.V. Gudovicheva collected in the period from 2000 to 2021. The list of lichen flora of the Tula Region is supplemented with 34 taxa: 28 lichens, 2 allied saprotrophic fungi, and 4 lichenicolous fungi. *Cladonia conista*, *Lecanora sarcopidoides*, *Lichenodiplis lichenicola*, *Marchandiomyces corallinus* and *Pyrenodesmia chalybaea* are listed for the first time for the territory of Central Russia (within the Central Federal District). *Bactrospora dryina*, *Chaenotheca hispidula*, *Cladonia parasitica* and *Cresponea chloroconia*, as indicators of old-growth intact forest communities, are recommended to be included in the list of rare and vulnerable lichen species. The populations of these species need constant monitoring and control in the Tula Region.

Keywords: lichens and allied fungi, rare species, indicator species, specially protected natural areas, “Kulikovo Pole” Museum-Reserve, European part of Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to the administration of the State Museum-Reserve “Kulikovo Pole”, especially to Ph.D. O.V. Burova for help in organizing and facilitating the research. I thank A.V. Gudovicheva for collecting the li-

chenological collection. Deep appreciation is expressed to Dr. E.M. Volkova (Tula State University), Dr. E.V. Smirnova (MBOU “Education Center no 38”, Tula), Dr. T.Yu. Svetasheva (Tula State Pedagogical University) and A.F. Lakomov (Tula Museum of Local Lore) for participation in

field trips; and E.P. Gudkova (Lomonosov Moscow State University) for photographing the specimens. I thank Dr. A.G. Tsurikov (Francysk Skorina Gomel State University, Belarus) for analyzing secondary metabolites, Ph.D. S.V. Chesnokov (BIN RAS) for help in identifying some specimens, and Ph.D. G.P. Urbanavichus (Institute of Industrial Ecology Problems of the North FIC KSC RAS, Apatity) for scientific consultations. Thanks to the staff of the Laboratory of Lichenology and Bryology, BIN RAS, for the opportunity to work in the LE L herbarium.

The work was partially financed by the State Contract No. 2022.115234, as well as by the State Military History Museum-Reserve “Kulikovo Pole”.

REFERENCES

- Ahti T., Stenroos S. 2013. *Cladonia* P. Browne. — In: Nordic Lichen Flora. Vol. 5. Cladoniaceae. Uppsala. P. 8–87.
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Dugarova O.D., Etylina A.S., Filippov I.V., Freyding G.L., Galanina O.V., Himelbrant D.E., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kotkova V.M., Kukurichkin G.M., Kuragina N.S., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Lavrentiev M.V., Makuha Ju.A., Moroz E.L., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Storozhenko Yu.V., Tubanov D.Ya., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Zyatnina M.V. 2020. New cryptogamic records. 5. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 54 (1): 261–286. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.261>
- Dolnik C., Petrenko D.E. 2003. Lichens of the Southern Curonian Spit in the Baltic Sea — *Bot. Zhurn.* 88 (2): 41–59.
- Elenkin A.A. 1906–1911. Flora lichainikov Sredney Rossii. Ch. 1–4 [The Lichen Flora of Central Russia]. Parts 1–4. Yuriev. 682 p. (In Russ.).
- Fedotov V.I., Vasil'ev V.M. 1979. *Zemlia tul'skaia: (Priroda, landshafty i ikh okhrana)* [Tula Land: (Nature, landscapes and their protection)]. Tula. 222 p. (In Russ.).
- Golubkova N.S. 1966. *Opredelitel' lichainikov srednei polosy Evropeiskoi chasti SSSR* [The Hand Book of lichens of the middle zone of the European part of the USSR]. Moscow — St. Petersburg. 256 p. (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2001. *Materialy k likhenoflore muzeya-zapovednika “Yasnaya Polyana”* [Materials on the lichen flora of the Yasnaya Polyana museum-reserve]. — In: *Biologicheskoe raznoobrazie Tul'skogo kraja na rubezhe vekov*. Vol. 1. Tula. P. 3–6 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2003a. K voprosu ob izuchenii lishaynikov Kaluzhskoy i Tul'skoy oblastey [On the study of lichens of the Kaluga and Tula regions]. — In: *Voprosy arkheologii, istorii, kul'tury i prirody Verkhnego Pooch'ya: Materialy X regional'noy nauchnoy konferentsii*. Kaluga. P. 656–662 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2003b. *Materialy po likhenoflore territorii gosudarstvennogo voyenno-istoricheskogo i prirodnogo muzeya-zapovednika “Kulikovo pole”* [Materials on the lichen flora of the state military-historical and natural museum-reserve “Kulikovo Pole”]. — In: *Kulikovo pole: Priroda. Arkheologiya. Muzeynoe delo*. Tula. P. 71–77 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2004. *Pervyye svedeniya o likhenizirovannykh i kalitsioidnykh gribakh Belevskogo rayona Tul'skoy oblasti* [The first data about lichenized and calicioid fungi of the Belevsky district of the Tula region]. — *Belevskie chteniya*. 4: 205–210 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2006. Lichen species new to the Mid-Russian uplands. — *Bot. Zhurn.* 91 (7): 1110–1114 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2011. *Lishayniki lesostepnoy zony Tul'skoy oblasti* [Lichens of the forest-steppe part of the Tula region]. — *Problemy izucheniya i vosstanovleniya landshtaftov lesostepnoy zony*. 2. Tula. P. 59–77 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2012. Contribution to the lichen flora of northern part of the Mid-Russian upland. — *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 25: 150–164 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2013. *Rezul'taty likhenofloristicheskikh issledovaniy v zasechnykh lesakh svidetel'stvuyut o neobkhodimosti sozdaniya Natsional'nogo parka “Tul'skie zaseki”* [The results of lichen floristic research in the serpentine forests indicate the need for a “Tula Zaseki” National Park]. — In: *Tul'skie zaseki: istoriya, sovremennost', budushchee: Materialy nauchno-prakticheskogo seminar (31 Okt.—1 Noyab. 2013 g.)*. Tula. P. 55–60 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2015. *Lishayniki landshtaftov Gosudarstvennogo muzeya-zapovednika “Kulikovo pole”*. *Vidovoe raznoobrazie i ekologicheskaya struktura likhenoflory* [Lichens of landscapes of the State Museum-Reserve “Kulikovo pole”. Species diversity and ecological structure of lichen flora.]. — In: *Muzey-zapovednik: ekologiya i kul'tura: Materialy VI Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii (stanitsa Vyoshenskaya, 4–6 sentyabrya 2015 goda)*. Rostov-na-Donu. P. 152–160 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V., Notov A.A., Himelbrant D.E., Zhurbenko M.P. 2015. Species of lichens and allied fungi new to Kaluga and Tula regions. — *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 1: 156–179 (In Russ.).
- Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S. *Lishayniki* [The Lichens]. — In: *Vyyavlenie i obsledovanie biologicheskikh cennykh lesov na Severo-Zapade Evropeyskoy chasti Rossii: ucheb. posobie*. T. 2. *Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov* [Survey of biologically valuable forests in north-western European Russia. Part 2. Identification manual of species to be used during survey and stand level] St. Petersburg. P. 93–138 (In Russ.).
- IPNI: International Plant Names Index. 2022. <https://www.ipni.org/> (accessed: 08 VI 2022).
- Ismailov A.B., Urbanavichus G.P. 2014. The lichen flora of the Gunib plateau. *Makhachkala*. 270 p. (In Russ.).
- Khodosovtsev O.E. 1999. Lichens of the Black Sea steppes of Ukraine. *Kyiv*. 236 p. (In Ukr.).
- Krasnaya kniga: Osobo ohranyaemye prirodnye territorii Tul'skoj oblasti [Red Data Book: Specially protected natural territories of Tula region]. 2007. Tula. 316 p. (In Russ.).

- Muchnik E.E. 2012. Dopolneniya k likhenoflore Lipetskoy oblasti i Tsentral'nogo Chernozem'ia [Additions to the lichen flora of the Lipetsk region and the Central Black Earth Region]. — In: Sostoyanie redkikh vidov rastenii i zhivotnykh Lipetskoy oblasti [Status of rare species of plants and animals of the Lipetsk region]. Voronezh. P. 19–30. (In Russ.).
- Muchnik E.E. 2019. New and rare lichenological records in Tellerman experimental forestry (Voronezh region). — Lesnoy Vestnik/Forestry Bulletin. 23 (5): 38–45 (In Russ.).
<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2019-5-38-45>
- Muchnik E.E. 2020. Contribution to the lichen biota of the Bryansk Region (Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 54 (2): 441–451 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.441>
- Muchnik E.E. 2021a. Additions to the lichen flora of the “Kulikovo pole” museum-reserve (Tula region). — Botan. Zhurn. 106 (11): 1113–1122 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110065>
- Muchnik E.E. 2021b. Lishayniki [The Lichens]. — In: Krasnaia kniga Tul'skoi oblasti: lishayniki i griby [Red Data Book of the Tula Region: lichens and fungi]. Tula. P. 19–72, 142.
- Muchnik E.E., Konoreva L.A. 2012. Additions to the lichen flora of Ryazan region (Central Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 46: 174–189 (In Russ.).
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chabanenko S.I., Taran A.A., Anishchenko L.N. 2017. Biota of lichens in Bryansk Forest nature reserve. — Лесоведение. 5: 73–80 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050084>
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Cherepenina D.A. 2022a. Lichenological findings of new and rare species in Central Russia. — Bot. Zhurn. 107 (11): 81–89 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622110047>
- Muchnik E.E., Otte V., Tsuryskau A., Breuss O., Gerasimova J.V., Cherepenina D.A. 2022b. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia II. — Herzogia. 35 (2): 494–509.
<https://doi.org/10.13158/heia.35.2.2022.494>
- Muchnik E., Sliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. — Herzogia. 26 (1): 117–121.
<https://doi.org/10.13158/heia.26.1.2013.91>
- Nadyeina O., Zarabska-Bozejewicz D., Wiedmer A., Cornejo C., Scheidegger C. 2017. Polymorphic fungus-specific microsatellite markers of *Bactrospora dryina* reveal multiple colonizations of trees. — The Lichenologist 49 (6): 561–577.
<https://doi.org/10.1017/S0024282917000548>
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Urbanavichus G.P. 2011. The list of lichens and allied fungi of Tver Region. Tver. 124 p. (In Russ.).
- Orange A. James P.W., White F.J. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. London. 101 p.
- Pamiatniki prirody Tul'skoi oblasti [Natural Monuments of the Tula Region]. 2016. Moscow. 302 p. (In Russ.).
- Travkin V.P., Tsuryskau A.G., Korchikov E.S. 2020. New findings of lichens and lichenicolous fungi on the territory of Samara region. — Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. 1 (33): 38–47 (In Russ.).
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2020.33.4>
- Tsuryskau A., Golubkov V. 2015. The lichens of the Cladonia pyxidata-chlorophaea complex in Belarus. — Folia Cryptogamica Estonica. 52: 63–71.
<https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.08>
- Tsuryskau A., Travkin V.P., Korchikov E.S. 2017. Lichenicolous fungi new to Orenburg region, southern part of European Russia. — Botanica Lithuanica. 23 (1): 51–58. <https://doi.org/10.1515/botlit-2017-0005>
- Urbanavichene I., Urbanavichus G. 2015. Additions to lichen flora of Mordovskii Reserve, Republic of Mordovia, and Middle Russia. — Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. 8 (153): 75–79 (In Russ.).
- Urbanavichene I., Urbanavichus G. 2018. Contributions to the lichen flora of the Stavropol Territory (Central Caucasus, Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 52 (2): 417–434 (In Russ.).
- Urbanavichene I., Urbanavichus G. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. — Folia Cryptog. Estonica, Fasc. 56: 53–62.
<https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.06>
- Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. 2008. Catalogue of Lichens and Allied Fungi of Murmansk Region, Russia. — Norrlinia 17. Helsinki. 80 p.
- van den Boom P.P.G., Brand A.M. 2008. Some new *Lecanora* species from western and central Europe, belonging to the *L. saligna* group, with notes on related species. — The Lichenologist. 40 (6): 465–497.
<https://doi.org/10.1017/S0024282908007299>
- Vedenev A.M., Akimova D.V. 2013. Annotated list of lichens of the Kamyshevo district of the Volgograd region. — Elektronnyi nauchno-obrazovatel'nyi zhurnal VGSPU “Grani poznaniia”. 3 (23): 83–93 (In Russ.).
<http://grani.vspu.ru/files/publics/1369831827.pdf> (accessed 16.07.2023)
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- Zhurbenko M.P., Gudovicheva A.V. 2013. Zwackhiomyces echinulatus and other lichenicolous fungi from Tula region of Russia. — Mycology and phytopathology. 47 (1): 19–20 (In Russ.).