

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

5

м а й



НАУКА
— 1727 —



Москва
2024

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 109

№ 5

MOSCOW 2024

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year
Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Nabatova-Azovskaya
Executive editor of the issue I. I. Shamrov

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.nabatova-azovskaya@mail.ru

Moscow 2024

© Russian Academy of Sciences, 2024
© Compilation Editorial board
of “Botanicheskii Zhurnal”, 2024

СОДЕРЖАНИЕ

Том 109, номер 5, 2024

СООБЩЕНИЯ

Флора конъюгат (Charophyta, Zygnematomphyceae) водоемов Северо-Запада России <i>А. Ф. Лукницкая</i>	421
Формирование пыльника у <i>Monanthes anagensis</i> и <i>M. muralis</i> (Crassulaceae) <i>Г. М. Анисимова, И. И. Шамров</i>	428
Андродиэция у <i>Caltha palustris</i> (Ranunculaceae) <i>В. Н. Годин</i>	446
Конструктивная организация кроны лесообразующих видов деревьев средней полосы Европейской России <i>М. В. Костина, Н. С. Барабанищкова, О. И. Недосеко, М. Н. Стаменов</i>	460
Новый род <i>Schvedovia</i> (Schvedoviales, Schvedoviaceae) из поздней перми Средней Сибири <i>Г. Н. Садовников</i>	476

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

К флоре золотистых водорослей (Chrysophyceae: Chromulinales, Paraphysomonadales) водоемов степной зоны (Оренбургская область) <i>М. Е. Игнатенко, Т. Н. Яценко-Степанова, Ю. В. Миндолина, М. А. Насырова</i>	487
Новые находки и морфология <i>Chrysococcus furcatus</i> (Chrysophyceae, Chromulinales) в водоемах Южного Урала <i>Л. В. Снитько, В. П. Снитько</i>	502
<i>Viola orientalis</i> (Violaceae) — a new species for the flora of Sakhalin Island (Russian Far East) <i>Т. И. Koroteeva, М. Espeut</i>	514
Новые чужеродные виды растений семейства Lamiaceae для флоры острова Сахалин <i>О. О. Ложникова</i>	518
<i>Cyperus microiria</i> (Cyperaceae) — новый чужеродный вид для флоры Кавказа <i>В. С. Вишняков</i>	522

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Пётр Яковлевич Корнух-Троцкий (1804–1877). К 220-летию со дня рождения <i>Л. В. Фомина, Л. Р. Кадырова, А. П. Ситников</i>	526
Указатель новых названий растений	532

CONTENTS

Vol. 109, number 5, 2024

COMMUNICATIONS

Flora of conjugates (Charophyta, Zygnematophyceae) of waterbodies of Northwestern Russia <i>A. F. Luknitskaya</i>	421
Anther formation in <i>Monanthes anaginisensis</i> and <i>M. muralis</i> (Crassulaceae) <i>G. M. Anisimova, I. I. Shamrov</i>	428
Androdioecy in <i>Caltha palustris</i> (Ranunculaceae) <i>V. N. Godin</i>	446
Constructive organization of forest-forming tree species growing in the middle zone of European Russia <i>M. V. Kostina, N. S. Barabanshchikova, O. I. Nedoseko, M. N. Stamenov</i>	460
New genus <i>Schvedovia</i> (Schvedoviales, Schvedoviaceae) from the Late Permian of Central Siberia <i>G. N. Sadovnikov</i>	476

FLORISTIC RECORDS

Contribution to the flora of chrysophytes (Chrysophyceae: Chromulinales, Paraphysomonadales) of the waterbodies of the steppe zone (Orenburg Region) <i>M. E. Ignatenko, T. N. Yatsenko-Stepanova, Yu. V. Mindolina, M. A. Nasyrova</i>	487
New records and morphology of <i>Chrysococcus furcatus</i> (Chrysophyceae, Chromulinales) in the waterbodies of the Southern Ural <i>L. V. Snit'ko, V. P. Snit'ko</i>	502
<i>Viola orientalis</i> (Violaceae), a new species to the flora of Sakhalin Island (Russian Far East) <i>T. I. Koroteeva, M. Espeut</i>	514
Alien plant species from the Lamiaceae family new to the flora of Sakhalin Island <i>O. O. Lozhnikova</i>	518
<i>Cyperus microiria</i> (Cyperaceae), a new alien species for the Caucasus <i>V. S. Vishnyakov</i>	522

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Peter Yakovlevich Kornuch-Trotsky (1804–1877). To the 220th anniversary <i>L. V. Fomina, L. R. Kadyrova, A. P. Sitnikov</i>	526
Index to new plant names	532

СООБЩЕНИЯ

ФЛОРА КОНЬЮГАТ (CHAROPHYTA, ZYGNEMATOPHYCEAE)
ВОДОЕМОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ¹

© 2024 г. А. Ф. Лукницкая^{2, *}

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

*e-mail: aliyalukn@mail.ru

Поступила в редакцию 07.02.2024 г.
Получена после доработки 23.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Впервые приведены сводные данные по флоре водорослей класса Zygnematomphyceae Северо-Запада Европейской России (Ленинградская, Новгородская и Псковская области), насчитывающей 294 вида, 36 разновидностей и 8 форм (338 таксонов), относящихся к 33 родам. Наибольшим числом видов в обследуемом регионе представлены роды *Cosmarium* (84 вида, 7 разновидностей), *Closterium* (42 вида, 8 разновидностей, 1 форма) и *Staurostrum* (41 вид, 5 разновидностей). Выявлены 22 вида и три разновидности, редкие для этого региона, среди них 4 вида (*Cosmarium tessellatum*, *C. schröderi*, *Micrasterias americana* и *Sphaerzosma laeve*), редкие также для мировой флоры.

Ключевые слова: конъюгаты, Charophyta, Zygnematomphyceae, Северо-Запад, Ленинградская, Новгородская и Псковская области, Россия

DOI: 10.31857/S0006813624050013, EDN: QKLAQC

Пресноводная альгофлора Северо-Запада России до сих пор остается неравномерно и недостаточно изученной. Полнее всего обследована флора пресноводных водорослей Ленинградской области, далее по степени изученности идут флоры Новгородской, а затем Псковской областей.

Как известно, в последнее время все больше внимания уделяется особо охраняемым природным территориям (ООПТ) как эталонам флоры и растительности для сравнения с территориями, несущими антропогенную нагрузку. Следует отметить, что в отношении растительности и биологического разнообразия ООПТ лучше изучены высшие растения, в то время как низшие растения, а среди них в первую очередь водоросли, остаются до сих пор наименее исследованной группой.

Конъюгаты и, прежде всего, мезотениевые и десмидиевые водоросли — одна из немногих групп, представители которой обитают в бедных минеральными веществами водоемах и могут служить показателями состояния чистоты водоемов.

Цель данной работы — оценить флористическое разнообразие конъюгат (Charophyta, Zygne-

mato-phyceae) для Северо-Запада России на основании данных, известных для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей, с выявлением среди них таксонов, редких для флоры России и мира.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были исследованы следующие районы: Ленинградская обл. — Карельский перешеек (1989–1991), Нижнесвирский заповедник (1989–1991), пос. Стрельна (1990), заказник “Березовые острова” (2001), Мшинская болотная система (2009–2010), Кургальский заказник (2019) и ряд особо охраняемых природных территорий (1989–2017); Новгородская обл. — Старая Русса (2002), национальный парк (НП) “Валдайский” (2011–2013) и Псковская обл. — (НП) “Себежский” (2005–2007).

Материал был собран в течение 1989–2019 гг. в различных водоемах: озера, болота, реки, ручьи, пруды, карьеры, канавы, лужи. Пробы отбирали в основном с помощью планктонной сети Апштейна (размер ячеек — 60 мкм) или в виде выжимок из сфагнома и высших растений и фиксировали 4%-ным раствором формалина. Идентификацию водорослей проводили под световым микроскопом Amplival

¹Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: “Флора конъюгат (Charophyta, Zygnematomphyceae) водоемов северо-запада России”

(Carl Zeiss, Jena) с объективами $\times 40$ и иммерсионным $\times 90$. При определении конъюгат использовали монографии и основные систематические работы (Kossinskaya, 1952, 1960; Palamar-Mordvintseva, 1982, 2003, 2005; Croasdale, Flint, 1986, 1988; Croasdale et al., 1994). Идентификация ряда представителей родов *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Zygnema* была невозможна, так как они встречались в вегетативном состоянии; точное определение видов этих родов возможно только при наличии зрелых репродуктивных органов (зигоспор). Названия и таксономическая принадлежность водорослей были проверены с использованием международного электронного ресурса AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2023).

При подготовке конспекта флоры Zygnemato-phyceae были использованы оригинальные и литературные данные (Bioraznoobrazie ..., 1999; Luknitskaya, 1995, 2005, 2007–2014, 2017, 2018, 2021; Pavlova, Trifonova, 2005; Sudnitsina, 2012; Stanislavskaya, 2018, 2021; Stanislavskaya, Afanas'eva, 2019; Stanislavskaya et al., 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общий список водорослей класса Zygnemato-phyceae, идентифицированных в водных объектах Северо-Запада России, насчитывает 338 таксонов видового и внутривидового ранга (294 вида, 36 разновидностей и 8 форм), относящихся к 33 родам: *Actinotaenium* (Nägeli) Teiling, *Bambusina* Kützing, *Closterium* Nitzsch, *Cosmarium* Corda, *Cosmocladium* Brébisson, *Cylindrocystis* Meneghini, *Desmidium* C. Agardh, *Docidium* Brébisson, *Euastrum* Ehrenberg, *Genicularia* De Bary, *Gonatozygon* De Bary, *Haplotaenium* Bando, *Hyalotheca* Ehrenberg, *Mesotaenium* Nägeli, *Micrasterias* C. Agardh, *Mougeotia* C. Agardh, *Netrium* (Nägeli) Itzigsohn et Rothe, *Penium* Brébisson, *Planotaenium* (Ohtani) Petlovany et Palamar-Mordvintseva, *Pleurotaenium* Nägeli, *Roya* West et G. S. West, *Sphaerosoma* Corda, *Spirogyra* Link, *Spirotaenia* Brébisson, *Spondylosium* Brébisson, *Staurastrum* Meyen, *Stauroidesmus* Teiling, *Teilingia* Bourrelly, *Tetmemorus* Ralfs, *Triploceras* Bailey, *Xanthidium* Ehrenberg, *Zygnema* C. Agardh, *Zygnemopsis* (Skuja) Transeau. Полный таксономический список конъюгат с авторами таксонов и со ссылками на литературные источники находок приводится в электронном приложении к статье на сайте журнала.

Наибольшим числом видов в обследуемом регионе представлены роды *Cosmarium* (91 вид), *Closterium* (51 вид) и *Staurastrum* (46 видов).

В процессе изучения региона была подтверждена неравномерность распределения видов в различных областях: Ленинградская — 304, Новгородская — 136, Псковская — 109. Это отражается также на числе видов лидирующих родов в этих трех областях: *Cosmarium* — Ленинградская — 70 видов, Новгородская — 40 видов, Псковская — 30 видов; *Closterium* — Ленинградская — 48 видов, Новгородская — 17 видов, Псковская — 15 видов; *Staurastrum* — Ленинградская — 38 видов, Новгородская — 25 видов, Псковская — 17 видов.

Выявлены общие для всех трех областей виды из преобладающих родов: *Closterium acerosum*, *C. aciculare*, *C. acutum*, *C. gracile*, *C. kuetzingii*, *C. moniliferum*, *C. parvulum*, *C. peracerosum*, *C. striolatum*, *C. tumidum*, *C. venus*, *Cosmarium baileyi*, *C. bioculatum*, *C. botrytis*, *C. conspersum*, *C. contractum*, *C. granatum*, *C. humile*, *C. impressulum*, *C. lundellii*, *C. margaritifera*, *C. meneghinii*, *C. moniliforme*, *C. neodepressum*, *C. phaseolus*, *C. porteanum*, *C. protractum*, *C. punctulatum*, *C. quadratulum*, *C. reniforme*, *C. subprotumidum*, *C. turpinii*, *C. undulatum*; *Staurastrum avicula*, *S. breviaculeatum*, *S. brevispina*, *S. chaetoceros*, *S. dispar*, *S. gracile*, *S. longipes*, *S. orbiculare*, *S. paradoxum*, *S. polymorphum*, *S. pseudopelagicum*, *S. punctulatum*. Наибольшее число общих видов для трех областей приходится на род *Cosmarium* (22 вида), тогда как в родах *Closterium* и *Staurastrum* насчитывается 11 и 12 общих видов.

В изученном регионе было выявлено 23 вида и 3 разновидности, редких для России, среди них 4 вида являются редкими для мировой флоры. Ниже приводится список этих видов.

Редкие виды и разновидности для Северо-Запада России отмечены одной звездочкой (*), для мировой флоры — двумя (**). Список аннотирован данными о местах сбора материала, где обозначения Л, Н и П соответствуют Ленинградской, Новгородской и Псковской областям, НП — национальный парк.

Оценка обилия редких видов приводится по следующей шкале: “единично” — 1–6 экземпляров в препарате, “редко” — 7–29 в препарате, “часто” — 30–49 в препарате, “в массе” — 50–150 в препарате (Luknitskaya, 2009).

Отдел Charophyta Класс Zygnemato-phyceae Пор. DESMIDIALES

**Closterium idiosporum* West et G. S. West — Л: фитопланктон Невской губы (редко); П: карьер в НП “Себежский” (единично).

**C. navicula* (Brébisson) Lütkenmüller — Л: заказник “Котельский”, озера (редко); Мшинское болото, мочажина, обрастания на высших растениях (единично).

**Cosmarium contractum* O. Kirchner — Л: Нижнесви́рский заповедник, заросли тростника у берега озера; заказники: “Раковые озера”, “Болото Ламмин-Суо”, Мшинская болотная система (редко); Н: НП “Валдайский” — озера Васильково и Разлив (единично и редко); П: оз. Псковско-Чудское (редко).

**C. isthmium* West — Л: о. Гогланд в Финском заливе, Приозерский р-н, окр. пос. Плодовое (единично); Н: НП “Валдайский” — верховое болото (единично).

**C. porteanum* W. Archer — Л: озера заказника “Котельский”, Приозерский р-н, окр. пос. Плодовое, о. Гогланд в Финском заливе (везде единично); Н: НП “Валдайский” — в планктоне озер Пестово и Борое (единично); П: Полистовский болотный массив (единично).

**C. praegrande* P. Lundell — Л: Приозерский р-н, окр. пос. Плодовое (единично); П: оз. Седговец (единично).

***C. schröderi* Grönblad — Л: Заказник “Березовые острова” — болото, мочажина (в массе).

***C. tessellatum* (Delponte) Nordstedt [= *Actinotaenium tessellatum* (Delponte) Palamar-Mordvintseva] — Л: окрестности г. Зеленогорск (оз. Щучье) (единично), Карельский перешеек, болото Низовское (единично); Н: НП “Валдайский” — верховое болото и заболоченные берега оз. Гаевское (в массе).

**Docidium undulatum* J. W. Bailey — Л: эпифитон олиготрофных озер: Большое Щучье, Шукинское, Охотничье; Мшинская болотная система (везде единично); Н: НП “Валдайский” — озеро рядом с сев.-вост. частью оз. Разлив, выжимка из сфагнома по краю озера (единично).

**Genicularia spirotaenia* (De Bary) Molinari et Guiry [= *G. spirotaenia* (De Bary) De Bary] — Л: Подпорожский р-н, верховье р. Свирь (редко); заказник “Раковые озера”, оз. Охотничье, планктон (единично).

**Gonatozygon aculeatum* W. N. Hastings — Л: Мшинская болотная система, мочажины, на сфагнуме (единично, редко); Н: НП “Валдайский”, оз. Борое, планктон (единично); П: НП “Себежский”, оз. Белое, планктон (единично).

**G. brebissonii* De Bary — Л: заказник “Болото Ламмин Суо”, мочажина, сфагнум (редко).

***Micrasterias americana* Ehrenberg ex Ralfs — Л: Приозерский р-н, окр. пос. Плодовое (единично); Н: НП “Валдайский”, оз. Велье (единично).

**M. mahabuleshwariensis* var. *wallichii* (Grunow) West et G. S. West — Л: Карельский перешеек, заказник “Раковые озера”, оз. Охотничье (единично).

**M. radiosa* Ralfs [= *M. sol* Ehrenberg ex Kützing] — Л: оз. Охотничье, заказник “Раковые озера”, планктон (единично); Н: НП “Валдайский”, оз. Иванье, выжимка из сфагнома (единично); П: оз. Уклейниц, планктон среди зарослей тростника (единично).

**Penium margaritaceum* Brébisson — Л: оз. Красное (редко); Н: НП “Валдайский”, оз. Велье, прибрежная часть (единично); П: оз. Псковско-Чудское (редко).

***Sphaerosoma laeve* (Nordstedt) Thomasson — Н: НП “Валдайский”, оз. Пестово, в планктоне у берега (единично).

**Staurostrum bulbosum* var. *cyathiforme* (West et G. S. West) Coesel et Meesters [= *S. gracile* var. *cyathiforme* West et G. S. West] — Л: заказник “Раковые озера”, оз. Охотничье (редко); Н: Валдайское озеро (редко), НП “Валдайский” оз. Велье (часто), оз. Конино (редко); П: НП “Себежский”, оз. Осыно (редко), оз. Нечерица (единично).

**S. chaetoceros* (Schröder) G. M. Smith — Л: “Мшинская болотная система” (редко и часто); Н: Валдайское озеро (часто), НП “Валдайский”, оз. Васильково, оз. Перестово, оз. Гаевское, оз. Кривцово (единично, часто), оз. Забелье, оз. Плотишно, оз. Русское, оз. Уклеинское, оз. Большой Лютинец, оз. Находно (единично); П: НП “Себежский”, оз. Осыно, оз. Белое, оз. Себежское, оз. Ница, оз. Вшивец, оз. Большое Сенцовское, оз. Ороно, оз. Мальковское, оз. Заозерское, оз. Круповское, оз. Глыбочино, оз. Озерявки (единично и редко). Ранее этот вид был отмечен как новый для Новгородской обл. (Luknitskaya, 2017).

**S. leptacanthum* Nordstedt — Л: обрастания в Вачозере, фитопланктон Порзоловского озера (редко).

**S. leptocladum* var. *cornutum* Wille — Л: бассейн р. Свирь (редко); Н: НП “Валдайский”, планктон в прибрежной части озер Селигер и Васильково (редко); П: НП “Себежский”, планктон в прибрежной части оз. Осыно (единично).

**S. senarium* Ralfs — Л: Мшинское болото, обрастания на высших растениях (редко), планктон (единично, редко).

**Triploceras gracile* J. W. Bailey — Л: Приозерский р-н, окр. пос. Плодовое (редко), о-в Гогланд в Финском

заливе (редко), Карельский перешеек, олигоацидное дистрофное оз. Щукинское (редко), в других озерах Карельского перешейка не встречался.

**Xanthidium acanthophorum* Nordstedt — Л: Нижне-Свирский заповедник, оз. Сегежское, заболоченный берег (единично).

**X. fasciculatum* Ehrenberg ex Ralfs — Л: окрестности пос. Мельничный Ручей (редко); Н: (НП) “Валдайский”, болото к северо-западу от дер. Байнёво (часто); П: Полистовский болотный массив (редко).

**X. tumidum* (Ralfs) Stastny, Skaloud et Neustupa [= *Staurodesmus tumidus* (Brébisson ex Ralfs) Teiling] — Л: Приозерский р-н, окрестности пос. Плодовое (редко).

Среди приведенных видов четыре являются редкими также для мировой флоры: *Micrasterias americana* — отмечен в Европе, Северной и Южной Америке, Африке, Азии (Индия, Дальний Восток); *Cosmarium tessellatum* — в Европе, Северной Америке, Азии (Дальний Восток); *C. schröderi* — в Германии (Силезия); *Sphaerosoma laeve* — в Европе, Северной и Южной Америке, Африке, Азии (Дальний Восток).

Интересно отметить, что в процессе поиска новых видов конъюгат Санкт-Петербурга в 2017 г. в окрестностях г. Зеленогорска (оз. Щучье) нами был обнаружен редкий для мировой флоры вид *Cosmarium tessellatum* (как *Actinotaenium tessellatum*, Luknitskaya, 2018). Это вид не был включен в Красную книгу Санкт-Петербурга (Krasnaya..., 2018b), однако, он рекомендован к включению в следующее издание.

В Ленинградской области нами были встречены виды *Cosmarium isthmium*, *C. praegrande*, *C. schröderi*, *Genicularia spirotaenia*, *Micrasterias mahabuleshwarensis*, *Triploceras gracile*, *Xanthidium tumidum*, *X. fasciculatum*, имеющие для этого региона официальный статус редкости и подлежащие охране (Krasnaya..., 2000, 2018a).

В настоящий момент в Новгородской области известно 6 редких охраняемых видов: *Micrasterias americana*, *M. mahabuleshwarensis*, *Penium margaritaceum*, *Staurostrum leptacanthum*, *S. grande*, *Xanthidium tumidum* (Krasnaya..., 2015). На основании наших исследований можно рекомендовать к охране еще 10 редких для этого региона видов (*Cosmarium contractum*, *C. isthmium*, *C. porteanum*, *C. tessellatum*, *Docidium undulatum*, *Micrasterias radiosa*, *Penium margaritaceum*, *Sphaerosoma laeve*, *Staurostrum bulbosum* var. *cyathiforme*,

Xanthidium fasciculatum), среди которых два редких для мировой флоры вида (*C. tessellatum* и *S. laeve*).

Для территории Псковской области, по данным автора и литературным источникам, было выявлено 8 редких видов (*Closterium idiosporum*, *Cosmarium contractum*, *C. porteanum*, *C. praegrande*, *Gonatozygon aculeatum*, *Micrasterias radiosa*, *Penium margaritaceum*, *Xanthidium fasciculatum*) и две разновидности (*Staurostrum bulbosum* var. *cyathiforme*, *S. leptocladum* var. *cornutum*) конъюгат, которые в будущем можно рекомендовать к занесению в Красную книгу Псковской области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые приводится полный список видов конъюгат (Charophyta, Zygnematomphyceae) в водоемах Северо-Запада Европейской России, насчитывающей 294 вида, 36 разновидностей и 8 форм (338 таксонов), относящихся к 33 родам. Подтверждена неравномерность распределения видов альгофлоры конъюгат этого региона: Ленинградская обл. — 304 вида, Новгородская — 136, Псковская — 109. Выявлены доминирующие роды для изученного региона: *Cosmarium*, *Closterium* и *Staurostrum*. Определены общие виды для трех областей по этим доминирующим родам: *Cosmarium* (22 вида), *Closterium* (11 видов) и *Staurostrum* (12 видов). На основании анализа литературных источников и собственных данных составлен список редких видов (22) и разновидностей (3) конъюгат для Северо-Запада России, среди которых 4 вида (*Micrasterias americana*, *Cosmarium tessellatum*, *C. schröderi* и *Sphaerosoma laeve*) относятся к редким для мировой флоры. Восемь видов и две разновидности предложены к включению в Красную книгу Псковской области.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме: Государственное задание БИН РАН № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Bioraznoobrazie ...] Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные. 1999. СПб. 432 с.

- Croasdale H., Flint E. 1986. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments on their habitats. Vol. 1. Wellington, New Zealand. 132 p.
- Croasdale H., Flint E. 1988. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments on their habitats. Vol. 2. Christchurch, Botany Division D.S.I.R., New Zealand. 147 p.
- Croasdale H., Flint E., Racine M. 1994. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments on their habitats. Vol. 3. Lincoln, Canterbury, New Zealand. 218 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Дата обращения: 18.12.2023.
- [Kossinskaya] Косинская Е.К. 1952. Флора споровых растений СССР. Т. 2. Конъюгаты, или сцеплянки(1). Мезотениевые и гонатозиговые водоросли. М.; Л. 163 с.
- [Kossinskaya] Косинская Е.К. 1960. Флора споровых растений СССР. Т. 5. Конъюгаты или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли. Вып. 1. М.; Л. 706 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области. Объекты растительного мира. 2018a. СПб. 847 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Новгородской области. 2015. СПб. 480 с.
- [Krasnaya...] Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. 2000. СПб. 672 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Санкт-Петербурга. 2018b. СПб. 568 с.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 1995. Мезотениевые и десмидиевые водоросли (Chlorophyta: Mesotaeniales, Desmiales) Нижне-Свицкого заповедника (Ленинградская область, Лодейнопольский район). — Новости сист. низш. раст. 30: 13–16.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2005. К альгофлоре пресноводных водоемов заказника “Березовые острова” (Ленинградская область, Выборгский район, Россия). — Новости сист. низш. раст. 38: 58–61.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2007. К флоре пресноводных зеленых водорослей (Streptophyta, Zygnematomphycaceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области (заказники “Котельский” и “Болото Ламмин-Суо”). — Новости сист. низш. раст. 41: 33–40.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2008. К альгофлоре Псковской области: пресноводные зеленые водоросли (Streptophyta, Zygnematomphycaceae) национального парка “Себежский”. — Новости сист. низш. раст. 42: 55–65.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2009. Дополнение к флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematomphycaceae) национального парка “Себежский” (Псковская область, Россия). — Новости сист. низш. раст. 43: 71–81.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2010. К флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematomphycaceae) некоторых болот и заболоченных территорий Карельского перешейка Ленинградской области (Россия). — Новости сист. низш. раст. 44: 81–89.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2011. Предварительные данные к флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematomphycaceae) Мшинской болотной системы (Ленинградская область). — Новости сист. низш. раст. 45: 50–58.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2012. Дополнительные данные к флоре конъюгат (Streptophyta, Zygnematomphycaceae) Мшинской болотной системы (Ленинградская область). — Новости сист. низш. раст. 46: 52–59.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2013. К флоре Zygnematomphycaceae (Streptophyta) Валдайского озера (Новгородская область, Россия). — Новости сист. низш. раст. 47: 62–67.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2014. К флоре конъюгат (Streptophyta, Conjugatomphycaceae) Валдайского района национального парка “Валдайский” (Новгородская область, Россия). — Новости сист. низш. раст. 48: 81–88.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2017. Конъюгаты (Charophyta, Conjugatomphycaceae) национального парка “Валдайский” (Новгородская область, Россия). — Новости сист. низш. раст. 51: 106–120.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2018. *Actinotaenium tessellatum* — редкий для мировой флоры вид десмидиевых водорослей (Conjugatomphycaceae, Charophyta) из водоемов окрестностей Санкт-Петербурга. — Астраханский Вестник экологического образования. Биологические науки. 1(43): 186–189.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2021. Конъюгаты (Charophyta, Conjugatomphycaceae) болота Кадер (Ленинградская область, Кургальский заказник). — Вопросы современной альгологии. 1(25): 25–28.
- [Palamar-Mordvintseva] Паламарь-Мордвинцева Г.М. 1982. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2). Л. 577 с.
- [Palamar-Mordvintseva] Паламарь-Мордвинцева Г.М. 2003. Флора водорослей континентальных водоемов Украины: Десмидиевые водоросли. Т. 1(1). Киев. 355 с.
- [Palamar-Mordvintseva] Паламарь-Мордвинцева Г.М. 2005. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Вып. 1, част. 2. Київ. 173 с.
- [Pavlova, Trifonova] Павлова О.А., Трифонова И.С. 2005. Таксономический состав фитопланктона городских водоемов Санкт-Петербурга. — Новости сист. низш. раст. 38: 62–75.
- [Stanislavskaya] Станиславская Е.В. 2018. Перифитон ацидных озер Карельского перешейка. Материалы докладов IV Всероссийской научной конференции с международным участием 24–28 сентября 2018 г. Санкт-Петербург, Россия. С. 430–433.
- [Stanislavskaya] Станиславская Е.В. 2021. Эпифитон олиготрофных озер Ленинградской области. — Вопросы современной альгологии. 1(25): 71–79.

- [Stanislavskaya, Afanas'eva] Станиславская Е.В., Афанасьева А.Л. 2019. Оценка экологического состояния озера Вачозеро (Ленинградская область) по структуре альгоценозов. — Региональная экология. 2(56): 30–42
- [Stanislavskaya et al.] Станиславская Е.В., Афанасьева А.Л., Павлова О.А. 2021. Альгофлора озер заказника “Кургальский”. — Поволжский экологический журнал. 3: 335–347.
- [Sudnitsina] Суднищина Д.Н. 2012. Альгофлора водоемов Псковской области. Псков. 224 с.

FLORA OF CONJUGATES (CHAROPHYTA, ZYGNEMATOPHYCEAE) OF WATERBODIES OF NORTHWESTERN RUSSIA

A. F. Luknitskaya^{1, *}

¹Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences

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

*e-mail: aliyaalukn@mail.ru

Summary data on the flora of Zygnematophyceae in the Northwestern European Russia (Leningrad, Novgorod and Pskov regions) are presented for the first time. In total, 294 species, 36 varieties and 8 forms of 33 genera are listed. The following genera are represented by the greatest number of species: *Cosmarium* (84 species and 7 varieties), *Closterium* (42 species, 8 varieties and 1 form), and *Staurastrum* (41 species and 5 varieties). 22 species and 3 varieties rare for the studied region were found, including 4 species (*Cosmarium tessellatum*, *C. schröderi*, *Micrasterias americana*, and *Sphaerosoma leave*) rare in the world flora.

Keywords: conjugates, Charophyta, Zygnematophyceae, north-west, Leningrad, Novgorod, Pskov regions, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world” (No. 121021600184-6).

REFERENCES

- Bioraznoobrazie Leningradskoy oblasti (Vodorosli. Griby. Lishainiki. Mokhoobraznye. Bespozvonochnye zhivotnye. Ryby i ryboobraznye) [Biodiversity of the Leningrad Region. (Algae. Fungi. Lichens. Bryophytes. Invertebrates. Fishes and pisciformes)]. 1999. St. Petersburg. 432 p. (In Russ.).
- Croasdale H., Flint E. 1986. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments on their habitats. Vol. 1. Wellington. 132 p.
- Croasdale H., Flint E. 1988. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments on their habitats. Vol. 2. Christchurch. 147 p.
- Croasdale H., Flint E., Racine M. 1994. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments on their habitats. Vol. 3. Lincoln. 218 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. (Accessed 12.12.2023).
- Kossinskaya E.K. 1952. Flora sporovykh rasteniy SSSR. T. 2. Konyugaty ili stseplyanki (1). Mezoteniye i gonotozygove vodorosli [Flora of cryptogams of the USSR. Vol. 2. Conjugatae (1). Mesotaeniales and Gonotozygales]. Moscow; Leningrad. 163 p. (In Russ.).
- Kossinskaya E.K. 1960. Flora sporovykh rasteniy SSSR. T. 5. Konyugaty ili stseplyanki(2). Desmidievy vodorosli. Vyp. 1 [Flora of cryptogams of the USSR. Vol. 5. Conjugatae (2). Desmidiales. Fasc. 1]. Moscow; Leningrad. 706 p. (In Russ.).
- Krasnaya Kniga Leningradskoy oblasti: Ob'ekty rastitel'nogo mira [Red Data Book of Leningrad Region: Objects of the plant world]. 2018. St. Petersburg. 847 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Novgorodskoy oblasti [Red Data Book of Novgorod Region]. 2015. St. Petersburg. 480 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga prirody Leningradskoy oblasti. [Red Data Book of Nature of Leningrad Region]. T. 2. 2000. St. Petersburg. 672 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Sankt-Peterburga [Red Data Book of Saint-Petersburg]. 2018. St. Petersburg. 568 p. (In Russ.).
- Luknitskaya A.F. 1995. Mesotaeniales and Desmidiales algae (Chlorophyta: Mesotaeniales, Desmidiales) of the Nizhne-Svirsky Reserve (Leningrad Region, Lodeynopolsky District). — Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. 30: 13–16 (In Russ.).
- Luknitskaya A.F. 2005. To the algal flora of freshwater reservoirs of Sanctuary “Beryozovye islands” (Leningrad Region, Vyborg District, Russia). — Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. 38: 58–61 (In Russ.).

- Luknitskaya A.F. 2007. Flora of the freshwater green algae (Streptophyta, Zygnematophyceae) in the protected areas of the Leningrad Region (reservoirs of Kotelsky and Lammin-Suo bog sanctuaries). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 41: 33–40 (In Russ.).
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2008. To the flora of algae of the Pskov Region: the freshwater green algae (Streptophyta, Zygnematophyceae) in Sebezhsy National Park. — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 42: 55–64 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2008.42.55>
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2009. Addition to the flora of algae (Streptophyta, Zygnematophyceae) in Sebezhsy National Park (Pskov Region, Russia). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 43: 71–81 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2009.43.71>
- Luknitskaya A.F. 2010. To the algal flora (Streptophyta, Zygnematophyceae) of some bogs and swamp areas of the Karelian Isthmus (Leningrad Region, Russia). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 44: 81–89 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.81>
- Luknitskaya A.F. 2011. Preliminary data to the flora of conjugates (Streptophyta, Zygnematophyceae) of Mshinskoye bog system (Leningrad Region). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 45: 50–58 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.50>
- Luknitskaya A.F. 2012. The additional data for the flora of conjugates (Streptophyta, Zygnematophyceae) of Mshinskoye wetland system (Leningrad Region). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 46: 52–59 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2012.46.52>
- Luknitskaya A.F. 2013. To the flora of Zygnematophyceae (Streptophyta) of Valdaiskoe Lake (Novgorod Region, Russia). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 47: 62–67 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2013.47.62>
- Luknitskaya A.F. 2014. To the flora of conjugates (Streptophyta, Conjugatophyceae) of the Valdai District area of the National Park “Valdaiskiy” (Novgorod Region, Russia). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 48: 81–88 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.81>
- Luknitskaya A.F. 2017. Conjugates (Charophyta, Conjugatophyceae) of the National Park “Valdaiskiy” (Novgorod Region, Russia). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 51: 106–120 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.106>
- Luknitskaya A.F. 2018. *Actinotaenium tessellatum* is a species of desmid algae (Conjugatophyceae, Charophyta) rare for the world flora from reservoirs near St. Petersburg. — *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*. 1(43): 186–189 (In Russ.).
- Luknitskaya A.F. 2021. Conjugates (Charophyta, Conjugatophyceae) of the Kader bog (Leningrad Region, Kurgalsky Reserve). — *Issues of modern algology*. 1(25): 25–28 (In Russ.). [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1\(25\)](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1(25))
- Palamar-Mordvintseva G.M. 1982. *Opredelitel presnovodnykh vodorosley SSSR*. Vyp. 11(2) [Handbook on freshwater algae of the USSR. Fasc. 11(2)]. Leningrad. 577 p. (In Russ.).
- Palamar-Mordvintseva G.M. 2003. Flora vodorosley kontinentalnykh vodoemov Ukrainy: Desmidiye vodorosli. T. 1(1) [Algal flora of continental reservoirs of Ukraine: Desmids. Vol. 1(1)]. Kiev. 355 p. (In Russ.).
- Palamar-Mordvintseva G.M. 2005. Flora vodorostey kontinentalnykh vodoym Ukrainy. Vip. 1, chast. 2 [Algal flora of continental reservoirs of Ukraine: Desmids.]. Vol. 1(2)]. Kyiv. 173 p. (In Ukrainian).
- Pavlova O.A., Trifonova I.S. 2005. Taxonomical composition of phytoplankton in urban water-bodies of St.-Petersburg). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 38: 62–75 (In Russ.).
- Stanislavskaya E.V. 2018. Periphyton of acidic lakes of Karelian Isthmus. Algae: Problems of taxonomy, ecology and use in monitoring. Proceedings of the IV All-Russian Scientific Conference with International Participation, September 24–28, 2018. St. Petersburg. P. 430–433. ISBN 978-5-00125-059-3.
- Stanislavskaya E.V., Afanas'eva A.L. 2019. Assessment of ecological state of Lake Vachozero (Leningrad Region) by the structure of algocenoses. — *Regional ecology*. 2(56): 30–42 (In Russ.). <https://doi.org/10.30694/1026-5600>
- Stanislavskaya E.V. 2021. Epiphyton of oligotrophic lakes of Leningrad Region. — *Issues of modern algology*. 1(25): 71–79 (In Russ.). [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1\(25\)-71-79](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-1(25)-71-79)
- Stanislavskaya E.V., Afanas'eva A.L., Pavlova O.A. 2021. Alga-flora of lakes in the Kurgal'sky Nature reserve (Leningrad Region). — *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 3: 335–347 (In Russ.). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3>
- Sudnitsina D.N. 2012. Algoflora vodoemov Pskovskoy oblasti [Algoflora of water bodies of the Pskov Region]. Pskov. 224 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬНИКА У *MONANTHES ANAGENSIS*
И *M. MURALIS* (CRASSULACEAE)

© 2024 г. Г. М. Анисимова¹ *, И. И. Шамров^{1, 2} **

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

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

*e-mail: galina0353@mail.ru

**e-mail: shamrov52@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.
Получена после доработки 26.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

На основании исследования развития и строения пыльника у *Monanthes anagensis* и *M. muralis* выявлены черты сходства и различия между ними. Черты сходства: 4-гнездный изобилаторный (на поперечном срезе) пыльник с 4-лучевым связником; в базальной части он не срастается с тычиночной нитью и связник выявляется только в средней части, а в верхней и нижней частях пыльника микроспорангии каждой теки срастаются боковыми поверхностями; стенка микроспорангия с дистальной стороны формируется по центробежному типу; симультанный микроспорогенез, тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные пыльцевые зерна; в клетках эпидермы с дистальной стороны стенки микроспорангия накапливаются танины; тапетум париетальный (вариация — амебоидный тапетум). Черты различия: протяженность зон пыльника; начальные стадии формирования микроспорангия; строение сформированной стенки микроспорангия: из четырех (*M. anagensis*) или пяти (*M. muralis*) слоев клеток, при этом виды различаются числом средних слоев; процесс специализации клеток эндотеция — клетки увеличиваются в радиальном направлении после стадии профазы I мейоза у *M. muralis*, тогда как у *M. anagensis* — после стадии тетрад микроспор; разрушение клеточных стенок в тапетуме — на стадии тетрад микроспор у *M. anagensis* и одиночных микроспор у *M. muralis*.

По комплексу признаков строения и развития пыльника изученные виды рода *Monanthes* проявляют наибольшее сходство с представителями родов *Aeonium* и *Sedum*. Полученные данные не противоречат кладистическим построениям. Изученные виды *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*, *Monanthes anagensis* и *M. muralis* входят в одну кладу *Aeonium*, занимая промежуточное положение между кладами *Telephium* (*Sedum kamtschaticum*) и *Acre* (*S. palmeri*).

Ключевые слова: андроцей, пыльник, стенка микроспорангия, Crassulaceae, *Monanthes*, *M. anagensis*, *M. muralis*

DOI: 10.31857/S0006813624050026, EDN: QKIPNX

Эмбриология семейства Crassulaceae активно изучается. В центре внимания исследователей находятся прежде всего пыльник и семязачаток. Ранее нами были исследованы некоторые виды родов *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* и *Sedum* (Anisimova, 2016, 2020; Anisimova, Shamrov, 2018, 2021a, b, 2022a, b, 2023). При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад: *Crassula*, *Kalanchoe*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Aeonium*, *Leucosedum* и *Acre*. Клада *Kalanchoe* является мо-

нофилетической и находится почти в основании филогенетического древа (Nikulin, Goncharov, 2017). Структура полифилетического рода *Sedum* остается мало исследованной. Большинство его видов, включенных в трибу Sedeae, расположены между кластером *Leucosedum* и кладой *Acre*. Некоторые виды рода *Sedum* (*S. surculosum* Cosson, *S. atlantica* Ball.) рассматривались в составе рода *Monanthes*, вероятного родственного таксона рода *Aeonium* (Mes et al., 1996, 1997). Следует отметить, что

Monanthes и *Aeonium* вместе с *Aichryson* и *Greenovia* входят в одну *Aeonium* кладу (Macaronesian clade), монофилия которой подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями (Mort et al., 2004). Данные сравнительного молекулярного анализа РНК пластид (*tRNA*) показывают также тесную взаимосвязь родов *Monanthes* и *Aeonium* (Han et al., 2022).

Род *Monanthes* Haworth включает 10 видов и 2 подвида. В нем выделены три секции: *Monanthoidea* (*M. atlantica* Ball, *M. lowei* (A. Paiva) P. Pérez et Acebrs, *M. brachycaulos* (Webb et Berthel.) Lowe, *M. minima* (Bolle) Christ, *M. pallens* (Webb et Christ) Christ, *M. ictERICA* (Webb et Christ) Christ), *Monanthes* (*M. polyphylla* ssp. *polyphylla* Haw., *M. polyphylla* ssp. *amydros* (Svent.) Nyffeler, *M. muralis* (Webb ex Bolle) Hook.f.), *Sedoidea* (*M. laxiflora* (DC.) Christ, *M. anagensis* Praeger). Виды и таксономия рода даны на основе сравнительной морфологии (Nyffeler, 1992).

Именно наличие филогенетической близости родов *Aeonium*, *Monanthes* и *Sedum* побудило нас провести исследование по развитию и строению стенки пыльника у двух видов рода *Monanthes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны два вида *Monanthes*: *M. anagensis* Praeger (монантес анагинский) и *M. muralis* (Webb ex Bolle) Hook.f. (монантес настенный). В природных условиях они являются эндемичными растениями Канарских и Сальважских островов, а также произрастают в Марокко (Mes et al., 1996).

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

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

Постоянные препараты исследовали с помощью светового микроскопа Amplival (фирмы Carl Zeiss).

Микрофотосъемка с препаратов проводилась с использованием светового микроскопа AxioPlan-2 mot, камеры AxioCam MRC 5 и программы AxioVision 4.8 (фирмы Carl Zeiss). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Живой и фиксированный материал исследовали с помощью бинокулярных микроскопов МБС-1 и Stemu. Строение пыльцевых зерен исследовано с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цветок. Строение цветка может различаться по числу элементов, образующих круги. У *Monanthes anagensis* выявлены как 7-членные, так и 6-членные цветки, тогда как у *M. muralis* они преимущественно 6-членные (рис. 1, 1, 2), но иногда отмечаются 7-членные и 5-членные (рис. 1, 3). Цветок характеризуется двойным околоцветником. Чашечка и венчик — сростнолистные. Свободные лопасти чашечки треугольной формы. Окраска венчика желтовато-зеленого цвета. На лепестках и чашелистиках формируются железистые волоски (рис. 1, 1, 2), различающиеся по числу клеток ножки: 4–5 клеток у *M. muralis* и 2 клетки в виде ряда либо слоя у *M. anagensis*. У последнего вида железистые волоски расположены более компактно. В нижней части цветка находятся нектарники, которые плотно примыкают к плодолистикам и срстаются с ними в основании.

Тычинки располагаются в двух кругах. Они находятся на различной высоте, и внутренние тычинки имеют более длинные тычиночные нити (рис. 1, 4), что особенно ярко проявляется на ранних стадиях. В ряде случаев в 7-членных цветках *M. muralis* создается впечатление о расположении тычинок не в двух, а трех или четырех кругах. Это связано с тем, что часть тычинок внутреннего круга имеет короткие тычиночные нити и оказывается на одной высоте с наружными и, наоборот, некоторые тычинки наружного круга формируют длинные тычиночные нити и выглядят как внутренние.

Тычинки дифференцированы на пыльник и тычиночную нить (рис. 1, 5, 6). В базальной части пыльник не срстается с тычиночной нитью (рис. 1, 5; 2, 2). Его края опускаются, напоминая шляпку гриба. В центре тычиночной нити, состоящей из паренхимных клеток, проходит проводящий пучок. Продолжением тычиночной нити, соединяющей теки пыльника, является связник.

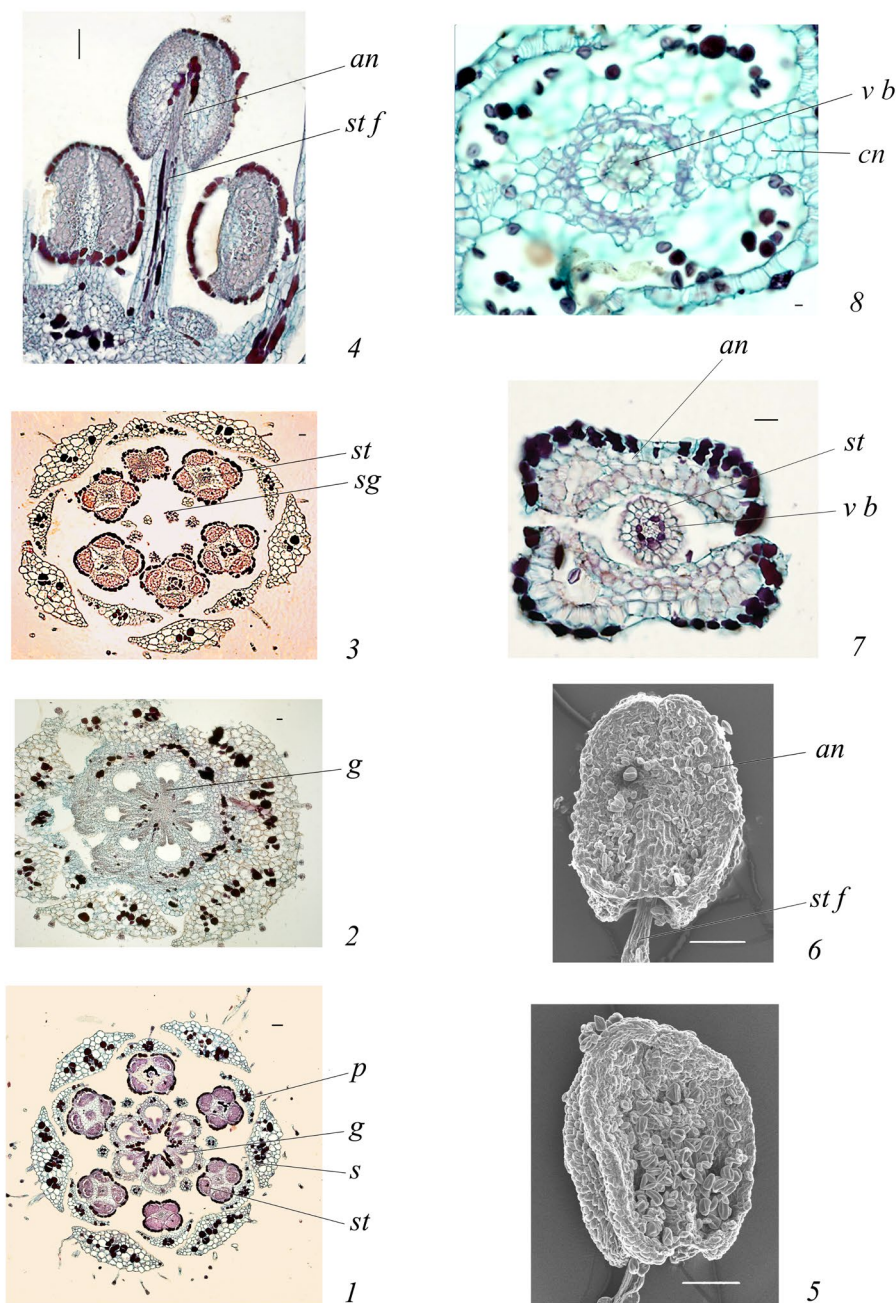


Рис. 1. Строение цветка, тычинки и пыльника у *Monanthes muralis* (1–3, 5, 7) и *M. anagensis* (2, 6, 8):

1–3 – 6-членный (1), 7-членный (2) и 5-членный (3) цветки, видны железистые волоски на чашелистиках и лепестках; 4 – положение тычинок на цветоносе, внутренние тычинки имеют более длинные тычиночные нити; 5, 6 – строение тычинки (СЭМ), видны теки пыльника (3) и вертикальный шов в результате срастания микро-спorangиев в верхней части пыльника (6); 7, 8 – строение пыльника в нижней (7) и средней (8) частях; *an* – пыльник, *cn* – связник, *g* – гинецей, *p* – лепесток, *s* – чашелистик, *sg* – рыльце, *st* – тычинка, *stf* – тычиночная нить, *v b* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 1, 4 – 50; 2, 3, 7 – 20; 5, 6 – 100; 8 – 5.

Fig. 1. Structure of flower, stamen and anther in *Monanthes muralis* (1–3, 5, 7) and *M. anagensis* (2, 6, 8):

1–3 – 6-merous (1), 7-merous (2) and 5-merous (3) flowers, glandular hairs are visible on the sepals and petals; 4 – position of stamens on the receptacle, internal stamens have longer filaments; 5, 6 – anther structure (SEM), anther thecae (5) and a vertical suture resulting from the fusion of microsporangia in the upper part of the anther are visible (6); 7, 8 – structure of the anther in the lower (7) and middle (8) parts; *an* – anther, *cn* – connective, *g* – gynoecium, *p* – petal, *s* – sepal, *sg* – stigma, *st* – stamen, *stf* – stamen filament, *v b* – vascular bundle. Scale bar, μm : 1, 4 – 50; 2, 3, 7 – 20; 5, 6 – 100; 8 – 5.

У изученных видов связник хорошо различается только в средней части пыльника (рис. 1, 8; 2, 1, 3), однако его протяженность разная: у *M. muralis* — $\frac{1}{4}$, а у *M. anagensis* — $\frac{1}{2}$ длины пыльника. В пыльнике обоих видов в верхней (примерно $\frac{1}{4}$ его длины) и нижней (у *M. anagensis* составляет примерно $\frac{1}{4}$ его длины, а у *M. muralis* — до $\frac{1}{2}$) частях ткани связника не формируются, а микроспорангии каждой теки (как абаксиальные, так и адаксиальные) срастаются боковыми поверхностями, подобно тому, как объединяются края смежных плодолистиков в синкарпном гинецее, и сохраняют это состояние в момент вскрывания пыльника. В верхней части пыльника это выглядит как вертикальный шов (рис. 1, 6; 2, 4).

Пыльники — тетраспорангиатные, почти изобилатеральные (рис. 2, 1). У изученных видов

выявлено особое строение связника. Его форма характеризуется 4-лучевой структурой. В пыльнике между лучами связника находятся микроспорангии, которые являются овально-продолговатыми, а септы в теках оказываются очень короткими (см. рис. 5, 4).

Формирование стенки микроспорангия. Вопросы типизации стенки микроспорангия и последовательность возникновения ее слоев обсуждаются в литературе. В нашем исследовании мы используем представления, разработанные И. И. Шамровым (Shamrov, 2008a, b) и группой его коллег (Shamrov et al., 2019–2021). Изучение пыльника у *M. anagensis* и *M. muralis* показало, что в его субэпидермальном слое на ранних этапах развития дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные — рис. 3, 1; 4, 1),

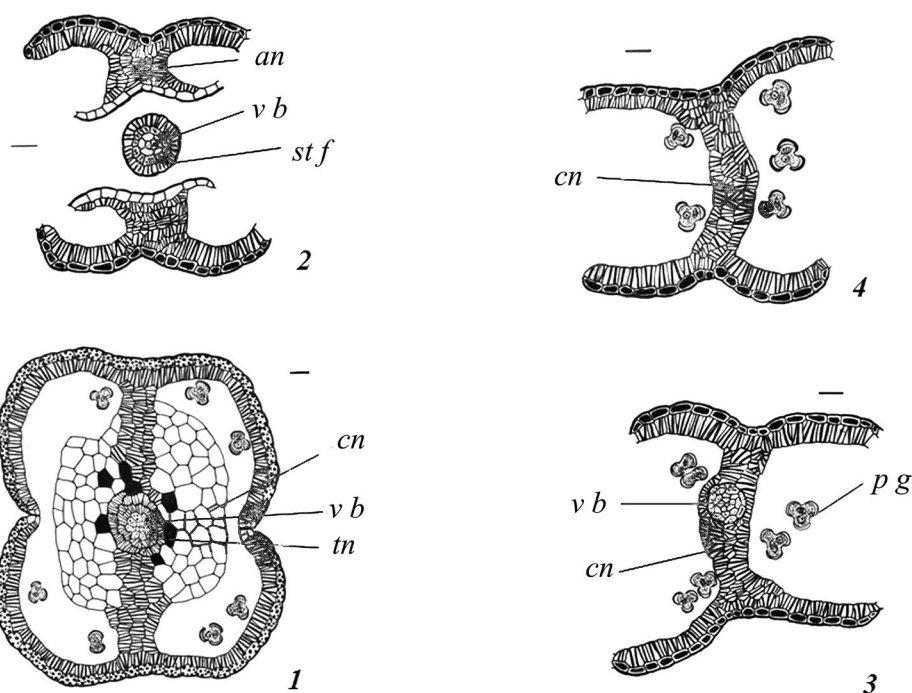


Рис. 2. Строение пыльника у *Monanthes anagensis* (поперечные срезы):

1–3 — строение пыльника: перед вскрыванием в средней области, сросшейся с тычиночной нитью (1), во вскрывшемся пыльнике — в свободной от тычиночной нити базальной части (2), в средней (3) и верхней (4) частях; в эндотеции и большинстве клеток пыльника формируются фиброзные утолщения, в клетках эпидермы и вокруг проводящего пучка выявляются танины; *an* — танины, *cn* — связник, *p g* — пыльцевое зерно, *st f* — тычиночная нить, *tn* — танины, *v b* — проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 2. Anther structure in *Monanthes anagensis* (cross sections):

1–3 — anther structure: before dehiscence in the middle zone fused with the stamen filament (1), in dehiscent anther — in the basal part free from the filament (2), in the middle (3) and upper (4) parts; fibrous thickenings are formed in the endothecium and most anther cells, tannins are visible in the epidermal cells and around the vascular bundle, *p g* — pollen grain, *st f* — stamen filament, *tn* — tannins, *v b* — vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

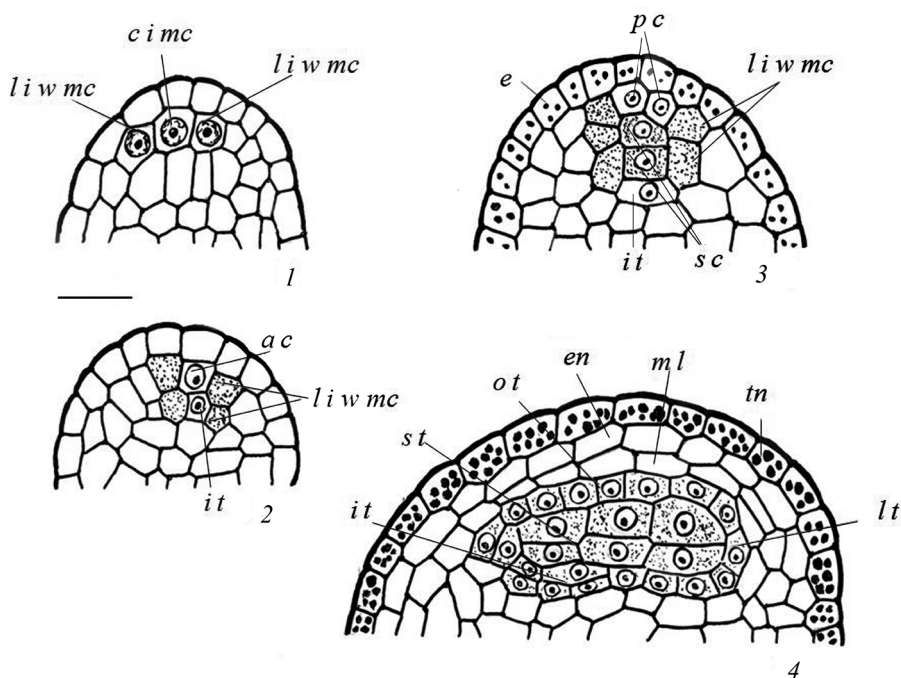


Рис. 3. Ранние стадии развития пыльника у *Monanthes anagensis* (поперечные срезы):

1, 2 – буторок пыльника, деления инициалей микроспорангия, формирование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; 3 – в результате деления археспориальной клетки образуются спорогенная (внутри) и париетальная (наружу) клетки и затем благодаря формирующим делениям происходит увеличение их числа; 4 – образование слоя наружного тапетума и деления клеток наружного париетального слоя на эндотеций и средний слой, в клетках эпидермы выявляются танины; *ac* – археспориальная клетка, *cimc* – центральная инициаль микроспорангия, *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *it* – внутренний тапетум, *liwmc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *lt* – латеральный тапетум, *ml* – средний слой, *ot* – наружный париетальный слой, *pc* – париетальная клетка, *sc* – спорогенная клетка, *st* – спорогенная ткань, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 3. Early stages of anther formation in *Monanthes anagensis* (transverse sections):

1, 2 – anther primordium, divisions of the microsporangium initials, the formation of cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; 3 – as a result of division of the archesporial cell, sporogenous (inside) and parietal (outside) cells are formed and then, due to formative divisions, their number increases; 4 – formation of a layer of the outer tapetum and cell divisions of the outer parietal layer into the endothecium and the middle layer, tannins are visible in the epidermal cells; *ac* – archesporial cell, *cimc* – central initial of microsporangium, *e* – epiderm, *en* – endothecium, *it* – inner tapetum, *liwmc* – lateral initials of microsporangium wall, *lt* – lateral tapetum, *ml* – middle layer, *ot* – outer parietal layer, *pc* – parietal cell, *sc* – sporogenous cell, *st* – sporogenous tissue, *tn* – tannins. Scale bar, μm : 10.

которые образуют как слои стенки со всех сторон микроспорангия, так и сам археспорий, а затем спорогенные клетки и микроспороциты. Однако у изученных видов выявлены некоторые особенности поведения инициалей.

У *M. anagensis* как центральная, так и латеральные инициали делятся синхронно периклинально. После деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь – клетка, из которой формируется часть стенки микроспорангия, преобразующаяся в клетки внутреннего тапетума. Латеральные субэпидермальные инициальные клетки образуют

боковые области стенки микроспорангия и вместе с клетками внутреннего тапетума организуют в окружении археспориальной клетки слой в форме полукольца (рис. 3, 2). В результате периклинальных делений археспориальной клетки возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои. Париетальные клетки делятся антиклинально, в результате чего вокруг формирующегося спорогенного комплекса создается единый первичный слой стенки микроспорангия (рис. 3, 3). После этого клетки париетального слоя делятся периклинальными и антиклинальными делениями, образуя слои дистальной части стен-

ки микроспорангиев. Периклиальные деления происходят в определенной последовательности. После деления клеток исходного париетального образуются два слоя, участие которых различно в дальнейшем построении стенки микроспорангия. Клетки внутреннего париетального слоя становятся тапетумом, тогда как клетки наружного слоя образуют два слоя (наружный — эндотеций и внутренний — средний слой) (рис. 3, 4).

У *M. muralis* периклиально делятся сначала только латеральные инициалы, которые вместе

с клетками, лежащими под центральной клеткой, начинают формировать единый слой с проксимальной стороны микроспорангия (рис. 4, 1, 2). Затем также делится центральная инициальная клетка, отделяя наружу археспориальную клетку, а внутрь клетку будущего внутреннего тапетума, которая запускает процесс дифференциации клеток латерального тапетума (рис. 4, 3). Производными археспориальной клетки становятся спорогенные и париетальные клетки. В дальнейшем париетальные клетки делятся периклиально, образуя наруж-

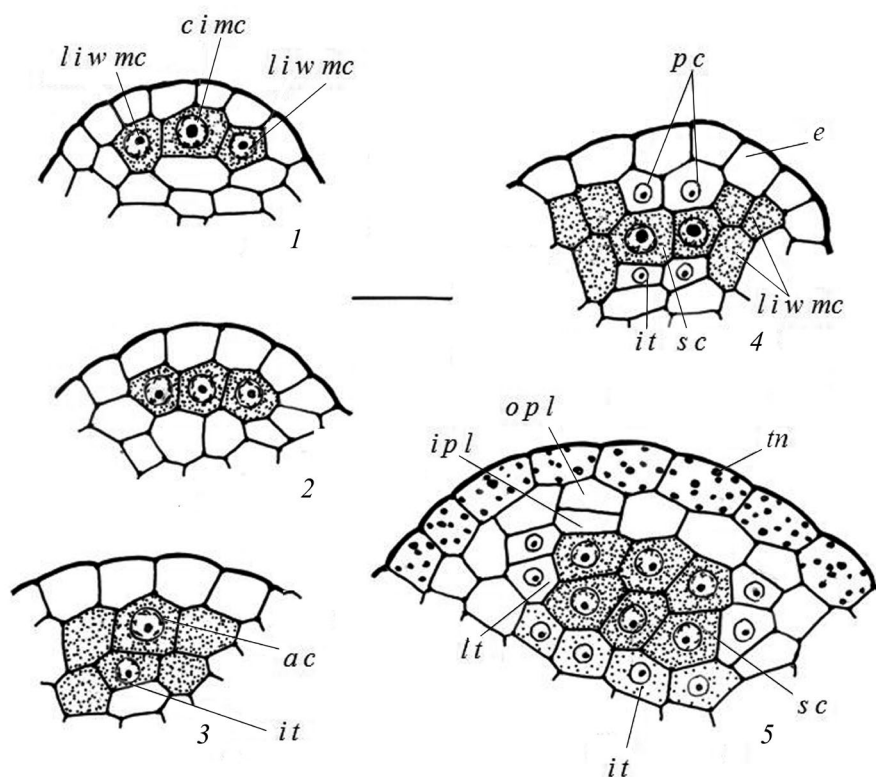


Рис. 4. Начальные стадии развития пыльника у *Monanthes muralis* (поперечные срезы):

1–3 — бугорок пыльника, деления инициалей микроспорангия, формирование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; 4 — периклиальные деления археспориальных клеток на спорогенные (внутри) и париетальные (наружу) клетки; 5 — образование слоя тапетума с внутренней и латеральной сторон и начало делений клеток париетального слоя на наружный и внутренний слои, начало отложения танинов в эпидерме; *ac* — археспориальная клетка, *ci mc* — центральная инициаль микроспорангия, *e* — эпидерма, *ipl* — внутренний париетальный слой, *it* — внутренний тапетум, *liw mc* — инициалы латеральной части стенки микроспорангия, *lt* — латеральный тапетум, *op l* — наружный париетальный слой, *o t* — наружный тапетум, *pc* — париетальная клетка, *sc* — спорогенная клетка, *tn* — танины. Масштабная линейка, мкм: 5.

Fig. 4. Early stages of anther formation in *Monanthes muralis* (transverse sections):

1–3 — anther primordium, divisions of the microsporangium initials, the formation of cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; 4 — periclinal divisions of the archesporial cells into sporogenous (inward) and parietal (outward) cells; 5 — formation of the tapetum layer from inner and lateral sides and the beginning of divisions of the cells of parietal layer into outer and inner layers, the beginning of tannin deposition in the epidermis; *ac* — archesporial cell, *ci mc* — central initial of microsporangium, *e* — epidermis, *ipl* — inner parietal layer, *it* — inner tapetum, *liw mc* — lateral initials of microsporangium wall, *lt* — lateral tapetum, *op l* — outer parietal layer, *o t* — outer tapetum, *pc* — parietal cell, *sc* — sporogenous cell, *tn* — tannins. Scale bar, μm : 5.

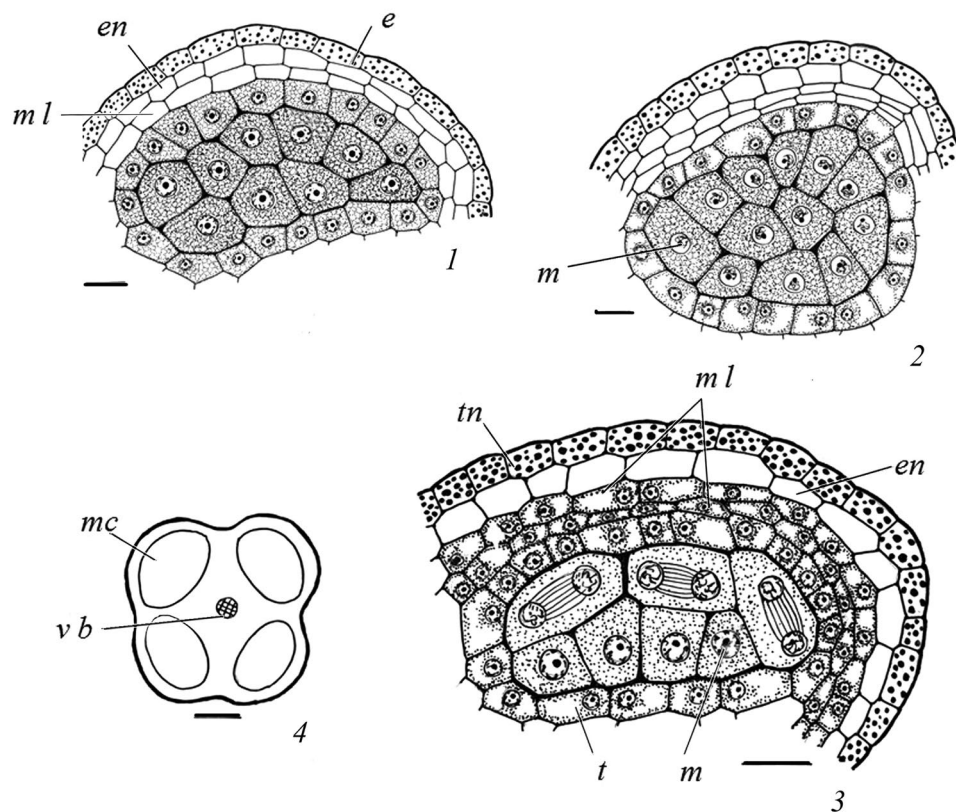


Рис. 5. Строение стенки микроспorangия во время микроспорогенеза у *Monanthes muralis* (поперечные срезы): 1 – стенка микроспorangия перед мейозом; 2 – стенка микроспorangия во время профазы I мейоза, образование двух средних слоев; 3, 4 – стенка микроспorangия на стадии образования диад ядер (3) и схема пыльника в средней части (4), в клетках эпидермы накапливаются танины; *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *m* – микроспороцит, *mc* – микроспorangий, *m l* – средний слой, *t* – тапетум, *tn* – танины, *v b* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 1–3 – 5; 4 – 100.

Fig. 5. Microsporangium wall structure during microsporogenesis in *Monanthes muralis* (transverse sections): 1 – microsporangium wall before meiosis; 2 – microsporangium wall during the prophase I of meiosis, formation of two middle layers; 3, 4 – microsporangium wall at the stage of diad of nuclei (3), and scheme of anther in the middle part (4), tannins accumulate in epidermal cells; *e* – epiderm, *en* – endothecium, *m* – microsporocyte, *mc* – microsporangium, *m l* – middle layer, *t* – tapetum, *tn* – tannins, *v b* – vascular bundle. Scale bars, µm: 1–3 – 5; 4 – 100.

ный и внутренний слои (рис. 4, 5). Внутренний слой формирует наружный тапетум, а наружный – эндотеций и средний слой. При делении клеток последнего возникают внутренний и наружный средние слои (рис. 5, 1, 2).

Таким образом, завершаются начальные стадии формирования стенки микроспorangия – возникновение и дифференциация ее слоев (от археспория до спорогенных клеток и микроспороцитов). Устанавливается окончательное число слоев микроспorangия. Сформированная стенка микроспorangия состоит у *M. anagensis* из четырех (эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума), а у *M. muralis* пяти (эпидермы, эндотеция, двух средних слоев и тапетума) слоев клеток.

Затем во время микроспорогенеза и формирования пыльцевых зерен происходят преобразования слоев стенки микроспorangия. Рассмотрим подробно характеристику каждого слоя стенки микроспorangия.

На стадии микроспороцитов клетки **эпидермального слоя** линзовидные, с крупным ядром и плотной цитоплазмой. Затем они принимают прямоугольную форму с закругленными углами. Клетки теряют содержимое и становятся сильно вакуолизированными. 2–3 клетки этого слоя в области стомиума отличаются меньшими размерами. У обоих изученных видов в клетках эпидермы накапливаются танины (в виде плотно расположенных глобул, на последних стадиях

развития пыльника расстояние между глобулами уменьшается и кажется, что весь протопласт заполняется танинами), за исключением клеток, которые формируют стомиум (рис. 3, 4; 4, 5; 5, 1–3; 6, 2–3; 7, 1–4). Также танины не аккумулируются в клетках эпидермы со стороны тычиночной нити в нижней части пыльника (рис. 1, 5; 2, 2).

Вытянутые клетки эндотеция постепенно увеличиваются в радиальном направлении. У *M. muralis* этот процесс становится заметным на стадии профазы I мейоза (рис. 5, 2; 7, 1–4), тогда как у *M. anagensis* —

на стадии тетрад микроспор (рис. 6, 1–3). Стенки клеток эндотеция к моменту созревания пыльника приобретают неравномерно утолщенные фиброзные утолщения (рис. 6, 3; 7, 4). Только 1–2 клетки эндотеция, входящие в состав стомиума, остаются меньших размеров и без фиброзных утолщений (рис. 7, 4). Следует отметить, что фиброзные утолщения формируются не только в клетках эндотеция, но и связника в средней (рис. 2, 1, 3), а также в местах срастания микроспорангиев в базальной (рис. 2, 2) и верхней (рис. 2, 4) частях пыльника.

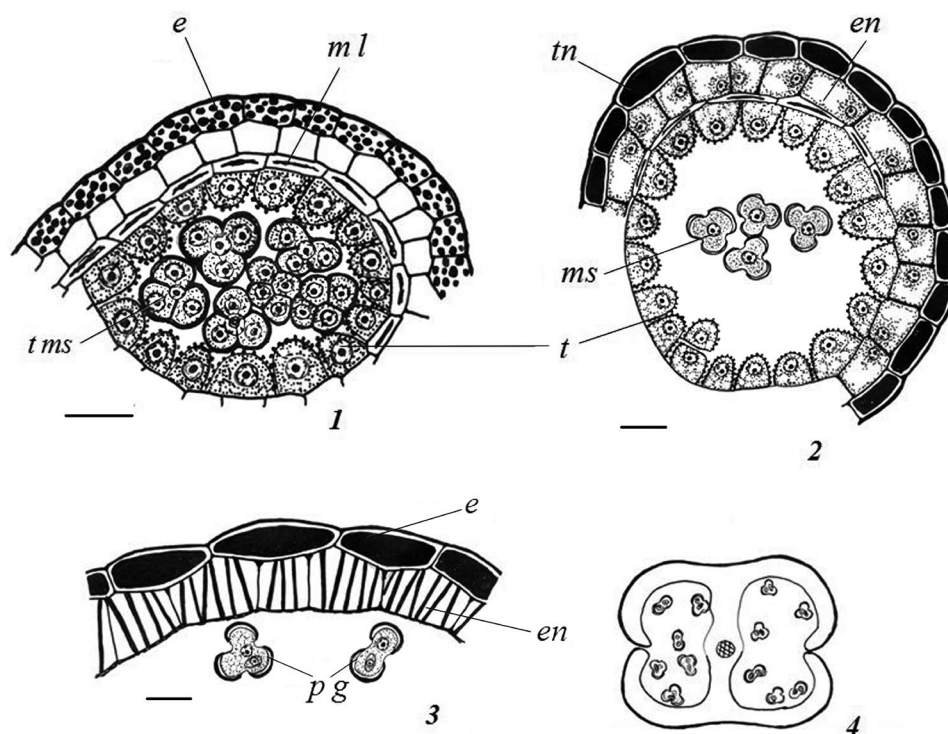


Рис. 6. Строение стенки микроспорангия во время формирования тетрад микроспор и пыльцевого зерна у *Monanthes anagensis* (поперечные срезы):

1 — стенка микроспорангия во время формирования тетрад микроспор, начало дегенерации клеток среднего слоя, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, на внутренней тапетальной мембране видны орбикулы; 2 — стенка микроспорангия на стадии одиночных микроспор, клетки среднего слоя почти разрушились, радиальные стенки клеток эндотеция утолщены, в тапетуме увеличиваются размеры протопластов, а сами клетки становятся сильно вакуолизированными; 3, 4 — стенка микроспорангия в месте стомиума, в области вскрытия клетки плотно сомкнуты, отложение танинов в клетках эпидермы (3) и схема пыльника в средней части (4); e — эпидерма, en — эндотеций, ml — средний слой, ms — микроспора, pg — пыльцевое зерно, t — тапетум, tms — тетрада микроспор, tn — танины. Масштабная линейка, мкм: 1–3 — 10; 4 — 20.

Fig. 6. Microsporangium wall structure during formation of megaspore tetrads and pollen grain in *Monanthes anagensis* (transverse sections):

1 — microsporangium wall during the formation of microspore tetrads, the beginning of cell degeneration of the middle layer, destruction of the walls between the tapetum cells occurred, orbicules are visible on the inner tapetal membrane; 2 — wall of the microsporangium at the stage of single microspores, the cells of the middle layer are almost destroyed, the radial walls of the endothecium cells are thickened, the size of protoplasts in the tapetum increases, and the cells themselves become highly vacuolated; 3, 4 — microsporangium wall at the stomium, the cells in the area of dehiscence are tightly closed, tannin deposition in the epidermal cells (3) and an anther scheme in its middle part (4); e — epiderm, en — endothecium, ml — middle layer, ms — microspore, pg — pollen grain, t — tapetum, tms — tetrad of microspores, tn — tannins. Scale bars, μm : 1–3 — 10; 4 — 20.

Средние слои состоят из небольших узких клеток. У *M. anagensis* формируется только один средний слой (рис. 3, 4), а у *M. muralis* обычно их два (рис. 5, 2). В ходе развития они постепенно вытягиваются и разрушаются. Их остатки, представленные в виде темноокрашенных сгустков, обнаруживаются после стадии тетрад у *M. anagensis* (рис. 6, 1, 2), тогда как у *M. muralis* — во время длительной фазы одиночных микроспор (рис. 7, 2, 3).

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

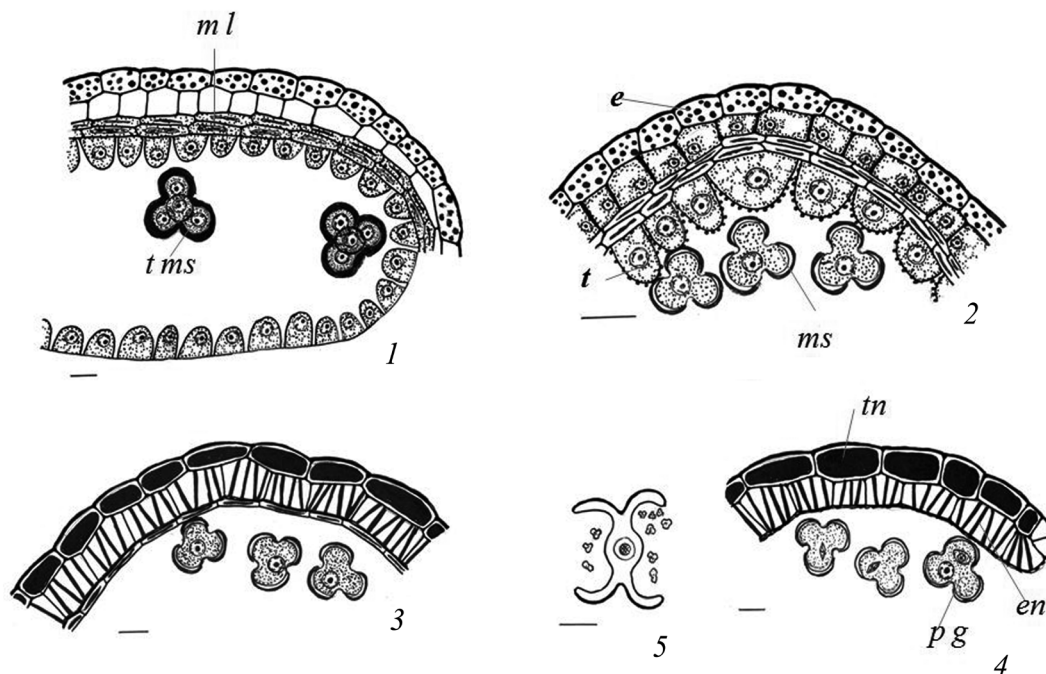


Рис. 7. Строение стенки микроспорангия во время формирования тетрад микроспор и пыльцевого зерна у *Monanthes muralis* (поперечные срезы):

1 — стенка микроспорангия во время формирования тетрад микроспор, начало дегенерации клеток наружного среднего слоя, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, на внутренней тапетальной мембране видны орбикулы; 2 — стенка микроспорангия на стадии ранних одиночных микроспор, клетки внутреннего среднего слоя начинают разрушаться, радиальные стенки клеток эндотеция утолщены, в тапетуме увеличиваются размеры протопластов, а сами клетки становятся сильно вакуолизированными; 3 — стенка микроспорангия на стадии поздних одиночных микроспор, видны остатки клеток тапетума, произошло разрушение септ в теках, в области стомиума клетки плотно сомкнуты; 4 — стенка микроспорангия перед вскрыванием пыльника, происходят деления в микроспорах и образуются 2-клеточные пыльцевые зерна; 5 — схема вскрывшегося пыльника в средней части. На всех стадиях развития наблюдается отложение танинов в клетках эпидермы; *e* — эпидерма, *en* — эндотеций, *ml* — средний слой, *ms* — микроспора, *pg* — пыльцевое зерно, *t* — тапетум, *t ms* — тетрада микроспор, *tn* — танины. Масштабная линейка, мкм: 1–3 — 10; 4 — 20; 5 — 100.

Fig. 7. Microsporangium wall structure during formation of megaspore tetrads and pollen grain in *Monanthes muralis* (transverse sections):

1 — microsporangium wall during the formation of microspore tetrads, the beginning of cell degeneration of the outer middle layer, destruction of the walls between the tapetum cells occurred, orbicules are visible on the inner tapetal membrane; 2 — wall of the microsporangium at the stage of early single microspores, the cells of the inner middle layer begin to destroy, the radial walls of the endothecium cells are thickened, the size of protoplasts in the tapetum increases, and the cells themselves become highly vacuolated; 3 — wall of the microsporangium at the stage of late single microspores, the remains of tapetum cells are visible, the septa in thecae are destroyed, in the area of the stomium the cells are tightly closed; 4 — microsporangium wall before the anther dehiscence, divisions occur in the microspores and 2-celled pollen grains are formed; 5 — scheme of the dehiscing anther in the middle part. At all stages of development, tannin deposition is observed in the cells of the epidermis; *e* — epiderm, *en* — endothecium, *ml* — middle layer, *ms* — microspore, *pg* — pollen grain, *t* — tapetum, *t ms* — tetrad of microspores, *tn* — tannins. Scale bars, μm : 1–3 — 10; 4 — 20; 5 — 100.

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

У обоих видов клетки тапетума до мейоза вытянутые (рис. 3, 4; 5, 1). С началом микроспорогенеза хорошо видно, что тапетум однослойный с одноядерными клетками (рис. 5, 2, 3). Клетки приобретают таблитчатую форму и начинают увеличиваться в радиальном направлении. Постепенно в них происходит вакуолизация.

У изученных видов тапетум в премейотическом и мейотическом периодах характеризуется клеточной структурой. Однако уже на стадиях тетрад микроспор у *M. anagensis* (рис. 6, 1) или одиночных микроспор у *M. muralis* (рис. 7, 2) стенки между клетками тапетума начинают разрушаться. Следует отметить, что процесс исчезновения клеточных стенок сопровождается выпячиванием протопластов внутрь полости микроспорангия, а на внутренних тапетальных мембранах начинают выявляться орбикулы (рис. 6, 1, 2; 7, 2). У обоих видов протопласты сохраняются по краю полости микроспорангия, где разрушаются, причем их остатки с ядрами сохраняются почти до созревания пыльника (рис. 6, 3; 7, 3). Таким образом, у обоих изученных видов выявлена вариация 2 париетального типа — амебоидный тапетум (Shamrov et al., 2019, 2021).

Вскрытие пыльника. Мы уже отмечали, что характерной чертой пыльника изученных видов является необычное строение связника. Его форма характеризуется 4 лучами, между которыми находятся микроспорангии. Вследствие того, что они имеют овально-продолговатую форму, септы в теках оказываются очень короткими (рис. 5, 4).

Вскрываются пыльники септально (Zhinkina et al., 2022), продольными щелями, латрально. Вскрытие — 2-фазное. Сначала разрушаются короткая септа между смежными гнездами и группа мелких клеток, входящих в стомиум (рис. 3, 1), а также клетки связника (рис. 6, 4). С наружной стороны в области стомиума в клетках эндотеция фиброзные утолщения не формируются. Нижние части

клеток эндотеция плотно смыкаются и, возможно, слипаются (рис. 2, 1; 7, 4). Затем происходит обезвреживание клеток эндотеция и их сжатие, подобно пружине, в результате укорачивания фиброзных утолщений. За счет этого уменьшаются размеры клеток эндотеция, которые в области стомиума отрываются друг от друга. Прохождение обеих фаз приводит к вскрыванию тек пыльника, при этом вся стенка микроспорангия раскрывается наружу под углом 90° относительно щели теки (рис. 2, 2–4; 7, 5).

Тетрады микроспор и пыльцевые зерна. Спорогенная ткань многослойная и располагается сначала тремя рядами клеток (рис. 3, 4). Затем число рядов увеличивается до 6–8 (рис. 5, 1). Специально микроспорогенез и формирование пыльцевого зерна у изученных видов не рассматривались. Они происходят, как у большинства представителей сем. Crassulaceae. В результате мейоза (рис. 5, 3) и последующих процессов цитокinesis (микроспорогенез симультанный) образуются преимущественно тетраэдральные, иногда изобилатеральные, тетрады гаплоидных микроспор (рис. 6, 1; 7, 1). Каждая микроспора и тетрада в целом окружены каллозой, которая постепенно резорбируется, а тетрады распадаются на отдельные микроспоры (рис. 6, 2; 7, 2). Вскоре микроспоры делятся и формируются 2-клеточные пыльцевые зерна (рис. 6, 4; 7, 4).

Зрелые пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оревые, эллипсоидальные; в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические, с закругленными полюсами (рис. 8, 1, 2, 4–6). Апертуры сложные, состоят из внешней меридионально ориентированной борозды и внутренней экваториально расположенной оры. Борозды (экзоапертуры) длинные, глубокие, широкие, сужающиеся к полюсам, со слегка закругленными концами и более или менее ровными краями. Оры (эндоапертуры) у пыльцы с нечеткими, часто неровными краями. Они небольшие, располагаются в центре борозд и не заходят за их границы (рис. 8, 4). Скульптура струйчатая (рис. 8, 3). С помощью электронного сканирующего микроскопа видно, что длина и ширина струй различаются, а их переплетения в разных направлениях образуют небольшие локальные углубления и возвышения. Наблюдались стерильные пыльцевые зерна, которые были меньших размеров, бедны цитоплазмой и часто деформированы.

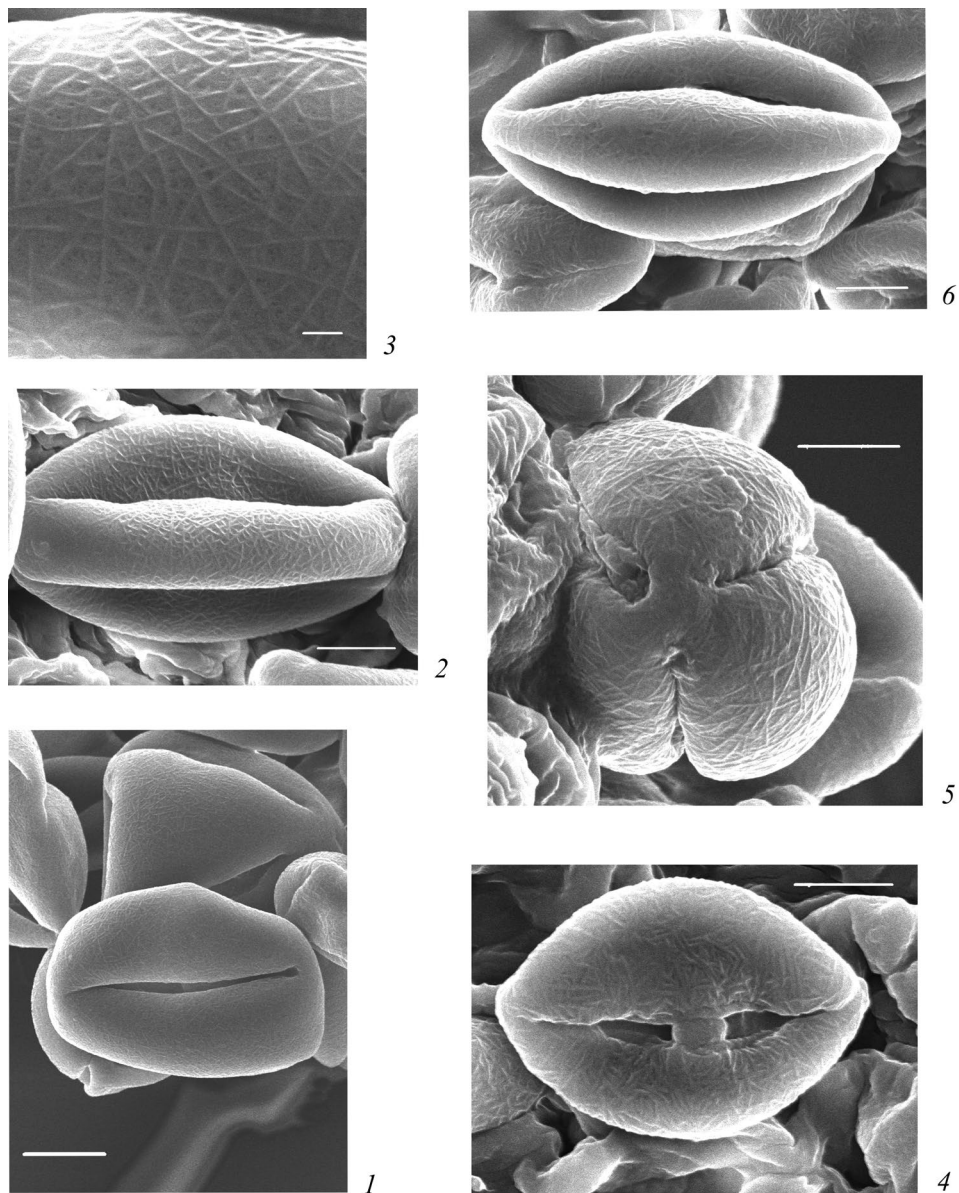


Рис. 8. Строение 3-бороздно-орых пыльцевых зерен у *Monanthes muralis* (1–3) и *M. anagensis* (4–6): 1, 4 – вид пыльцевого зерна с экватора; 2, 5, 6 – общий вид пыльцевых зерен, видны апертур; 3 – поверхность пыльцевого зерна. Масштабная линейка, мкм: 1 – 10; 2, 4–6 – 5; 3 – 1.

Fig. 8. Structure of 3-colporate pollen grains in *Monanthes muralis* (1–3) and *M. anagensis* (4–6): 1, 4 – equatorial view of pollen grain; 2, 5, 6 – general view of the pollen grains, apertures are visible; 3 – surface of pollen grain. Scale bars, μm : 1 – 10; 2, 4–6 – 5; 3 – 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые изучено формирование пыльника у *Monanthes anagensis* и *M. muralis*. Полученные нами данные дополняют эмбриологическую характеристику сем. Crassulaceae (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009; Anisimova, 2016, 2020; Anisimova, Shamrov, 2022a, b, 2023).

Многие исследователи на ранних фазах развития не видят различия в дифференциации клеток пыльника, образующих стенку микроспорангия. Нам удалось проследить первые стадии развития микроспорангия еще до дифференциации археспория. Мы подтвердили имеющуюся точку зрения (Shamrov, 2008a, b; Shamrov et al., 2019, 2020),

согласно которой в субэпидермальном слое развивающегося пыльника дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные), которые образуют как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий, а затем париетальные и спорогенные клетки. Полученные данные позволили выявить у изученных видов некоторые различия, касающиеся времени активации центральной и латеральных инициалей и способов дифференциации тапетума. У *M. muralis* периклинально сначала делятся только латеральные инициали, которые вместе с клетками, лежащими под центральной клеткой, начинают формировать единый слой с проксимальной стороны микроспорангия. Затем также периклинально делится центральная инициальная клетка, отделяя наружу археспориальную клетку, а внутрь клетку будущего внутреннего тапетума, которая запускает процесс дифференциации клеток латерального тапетума. У *M. anagensis* как центральная, так и латеральные инициали делятся синхронно периклинально. После деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь — клетка, из которой формируется часть стенки микроспорангия, преобразующаяся в клетки внутреннего тапетума. Латеральные субэпидермальные инициальные клетки за счет периклинальных делений образуют боковые области стенки микроспорангия и вместе с клетками внутреннего тапетума организуют в окружении археспориальной клетки слой в форме полукольца. Способы дифференциации инициалей микроспорангия и их возможности формировать разные сектора стенки микроспорангия оказались удивительным образом весьма схожими со способами формирования спорангия у лептоспорангиатных папоротников (Shamrov, 2008b). Лептоспорангиатные папоротники оказались прекрасными объектами, у которых спорангий образуется из одной эпидермальной клетки. Число клеток в спорангии небольшое, что позволяет наблюдать все стадии от одной клетки до многоклеточного спорангия. Первый способ был описан у *Asplenium trichomanes* Rasbach, K. Rasbach, Reichst et Bennert (Sachs, 1882). Инициальная клетка после поперечного деления образует две клетки. Внутренняя клетка остается в теле растения, а наружная также делится поперечной перегородкой, при этом производные нижней клетки формируют ножку спорангия, а верхняя за счет образования наклонных стенок дает начало латеральным инициалам спорангия и крупной клетке снаружи, которая

в дальнейшем образует эпидерму, смыкающуюся с латеральными инициалами, и археспориальную клетку. Последняя образует субэпидермальный слой, который становится тапетумом. Сама археспориальная клетка становится материнской клеткой спор. Подобный способ формирования спорангия был выявлен нами у *M. muralis*. Второй способ был описан у *Osmundia regalis* (Smith, 1938). Инициальный спорангий делится периклинально на наружную и внутреннюю пирамидальную (археспориальную) клетки. Наружная клетка образует эпидермальный слой, а внутренняя — клетки тапетума, которые окружают формирующуюся спорогенную клетку. Этот способ очень напоминает формирование микроспорангия у *M. anagensis*.

У видов сем. Crassulaceae способ формирования стенки микроспорангия из клеток париетального слоя с наружной стороны обычно определяют как тип двудольных (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009), согласно представлениям G. L. Davis (1966). У изученных нами видов стенка микроспорангия либо 4-слойная (эпидерма, эндотеций, средний слой, тапетум — *M. anagensis*), что позволяет охарактеризовать тип формирования стенки как центробежный тип, типовая вариация (Teryokhin et al., 2002; Shamrov et al., 2020), либо происходят дополнительные деления и формируются два средних слоя (*M. muralis*), следовательно, тип формирования следует определять как центробежный, компликатная вариация (Shamrov et al., 2019, 2020).

Исследование позволило выявить сходство и различия в развитии и строении пыльника у *M. anagensis* и *M. muralis*. Черты сходства: 4-гнездный изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с 4-лучевым связником; в базальной части он не срастается с тычиночной нитью, и связник выявляется только в средней части, при этом в верхней и нижней частях пыльника в каждой теке происходит объединение микроспорангиев боковыми поверхностями; стенка микроспорангия с дистальной стороны формируется по центробежному типу; симультанный микроспорогенез, тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные пыльцевые зерна; в клетках эпидермы с дистальной стороны стенки микроспорангия накапливаются танины; тапетум париетальный (вариация — амебоидный тапетум).

Черты различия: протяженность зон пыльника — средняя часть у *M. muralis* — $\frac{1}{4}$, а у *M. anagensis* — $\frac{1}{2}$ длины пыльника, верхняя — у *M. anagensis* — $\frac{1}{4}$ его длины, а у *M. muralis* — до $\frac{1}{2}$; начальные стадии

формирования микроспорангия: у *M. muralis* периклинально сначала делятся только латеральные инициали, а у *M. anagensis* как центральная, так и латеральные инициали; сформированная стенка микроспорангия состоит из четырех (*M. anagensis*) или пяти (*M. muralis*) слоев клеток, при этом виды различаются числом средних слоев (1 — *M. anagensis*, 2 — *M. muralis*); процесс специализации клеток эндотеция — клетки увеличиваются в радиальном направлении после стадии профазы I мейоза у *M. muralis*, тогда как у *M. anagensis* — после стадии тетрад микроспор; разрушение клеточных стенок в тапетуме — на стадии тетрад микроспор у *M. anagensis* и одиночных микроспор у *M. muralis*.

Наше исследование подтвердило результаты других авторов о поразительном однообразии и стабильности признаков морфологии пыльца в сем. Crassulaceae (Hart, 1974; Sin et al., 2002; Grigorieva, Britski, 2001; Goncharova, 2006). Пыльцевые зерна исследованных нами видов *Monanthes*, как и родов *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* и *Sedum* однотипны по строению и являются 3-бороздно-оровыми.

Данные сравнительно-эмбриологических и морфолого-анатомических исследований могут оказаться полезными для понимания эволюции структурных признаков тычинки, пыльника, гинецея и семязачатка в сем. Crassulaceae. Однако вопросы их использования определяются не только слабой изученностью большинства видов, но и неоднозначностью трактовки полученных молекулярно-генетических данных и их значительным несоответствием классическим системам родов этого семейства.

При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов (ген *mat K*) в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад, среди которых особенно спорным является положение клад *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010). Положение клад на древе семейства (от базальных до продвинутых) несколько различается по представлениям разных авторов: *Crassula*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Leucosedum*, *Acre*, *Aeonium*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010; по данным Mort et al., 2001 и Ham, t'Hart, 1998) и *Crassula*, *Kalanchoe*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Aeonium*, *Leucosedum* и *Acre* (Nikulin, Goncharov, 2017). Таким образом, изменилось положение клад *Aeonium*, особенно кардинально клад *Kalanchoe* — перенос клад из основания в верхнюю часть древа семейства. Клада *Crassula* в обеих системах занимает базальное положение.

Из всех исследованных признаков пыльника наиболее контрастными оказались признаки строения клеток эпидермы, эндотеция и тапетума. У видов *Kalanchoe* они касаются локализации танинов в клетках эпидермы и эндотеция стенки микроспорангия. У *K. laxiflora* Baker, *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet и *K. rosei* Raym.-Hamet et H. Perrier танины (заполняют весь протопласт) обнаружены только в некоторых клетках эндотеция. У *K. nyikae* Engl. они накапливаются как в клетках эндотеция, так и преимущественно в клетках эпидермы (Anisimova, 2016). У *Sedum kamtschaticum* Fisch. протопласты клеток эпидермы заполнены танинами, а у *S. palmeri* S. Watson эти вещества выявляются в виде отдельных, порой немногочисленных, глобул (Anisimova, 2020). У *Aeonium balsamiferum* Webb et Berthel. и *A. ciliatum* (Willd.) Webb et Berthel. танины накапливаются в эпидерме по периферии протопласта клеток (Anisimova, Shamrov, 2022a, b). У видов *Crassula* (Anisimova, Shamrov, 2023) также наблюдаются оба варианта аккумуляции танинов: у *Crassula intermedia* Schönland по периферии протопласта клеток, а у *C. multicava* Lem. и *C. ericoides* Haw. протопласты клеток эпидермы полностью заполняются танинами. У *Monanthes anagensis* и *M. muralis* танины накапливаются в виде плотно расположенных глобул по всему протопласту клеток эпидермы (наст. иссл.).

Несмотря на то что тапетум у всех изученных нами видов является париетальным, особенности его строения в постмейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит реорганизация (вариация 2 — амебоидный тапетум), а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации (вариация 1 — типичный париетальный тапетум) (Anisimova, 2020). У обоих видов *Aeonium* (Anisimova, Shamrov, 2022a, b) и *Monanthes* (наст. иссл.) выявлена вариация 2 — амебоидный тапетум. У *Kalanchoe*, вероятно, типичный париетальный тапетум без реорганизации (Anisimova, 2016). У видов *Crassula* (Anisimova, Shamrov, 2023) также обнаружен типичный париетальный тапетум.

Что касается эндотеция и формирования в нем фиброзных утолщений, то у многих видов, кроме типичного слоя на базе субэпидермы стенки микроспорангия, возникают дополнительные слои в связнике. У *Aeonium* (Anisimova, Shamrov, 2022a, b) и *Sedum* (Anisimova, 2020) формируется кольцевидный фиброзный слой с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания

пыльника и тычиночной нити. У видов *Crassula* фиброзные утолщения обнаружены также в клетках обкладки проводящего пучка связника. Число слоев клеток с фиброзными утолщениями и их расположение различаются у изученных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в виде кольца в той части пыльника, которая полностью сростается с тычиночной нитью. У *C. intermedia* и *C. multicauda* здесь формируются 2–3 слоя. В части пыльника, свободной от тычиночной нити, у *C. ericoides* клетки с фиброзными утолщениями формируются только в эндотеции, а у других видов не только в эндотеции, но и в 2–3 нижележащих слоях связника (Anisimova, Shamrov, 2023). У видов *Kalanchoe* фиброзные утолщения выявлены в субэпидермальном и третьем слоях связника только между абаксиальными микроспорангиями. У *Monanthes anagensis* и *M. muralis* фиброзные утолщения формируются не только в клетках эндотеции, но и в связнике в средней, а также в областях срастания микроспорангиев в базальной и верхней частях пыльника (наст. иссл.).

По комплексу признаков наибольшее сходство в строении пыльника обнаружено между родами *Aeonium*, *Sedum* и *Monanthes*. К чертам сходства относятся следующие: изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с 4-лучевым связником, преимущественно реорганизация париетального тапетума (вариация 2 – амебоидный тапетум), кроме типичного слоя на базе субэпидермы стенки микроспорангия, возникают дополнительные слои в связнике или местах срастания микроспорангиев (Anisimova, 2020; Anisimova, Shamrov, 2022a, b; наст. иссл.).

Род *Monanthes* Haworth включает 10 видов, которые разделены на три секции (Nyffeler, 1992). Изученные нами виды представляют разные секции: *Monanthes* (*M. muralis*) и *Sedoidea* (*M. anagensis*). Это заключение было сделано на основе общей морфологии растений, в том числе и жизненных форм: низкий полукустарник (*M. muralis*), преимущественно травянистый подушковидный многолетник (*M. anagensis*). По данным Н. П. Адониной (Adonina, 2000), в сем. Crassulaceae выделено 13 моделей побегообразования, при этом *M. anagensis* относится к моноцентрическим одноосным длиннопобеговым растениям.

Молекулярные исследования показали, что род *Monanthes* не является монофилетическим. Вместе с тем большинство изученных видов этого рода

(*M. brachycaulos*, *M. laxiflora*, *M. lowei*, *M. minima*, *M. anagensis* и *M. muralis*) тесно связаны между собой. Однако *M. muralis* является аллотетраплоидом и таксоном предполагаемого гибридного происхождения (Mes et al., 2002), а *M. anagensis* ближе стоит к роду *Aichryson*, чем к роду *Monanthes*, что было показано ранее (Mes et al., 1997; Mort et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По комплексу признаков строения и развития пыльника изученные виды рода *Monanthes* проявляют наибольшее сходство с представителями родов *Aeonium* и *Sedum*. Полученные данные не противоречат кладистическим построениям, свидетельствующим о том, что виды полифилетического рода *Sedum* включаются в состав триб Aeonieae, Semperviveae и Sedeae. *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*. В составе *Aeonium* клады занимают промежуточное положение между кладами *Telephium* (*Sedum kamtschaticum*) и *Acre* (*S. palmeri*) (Nikulin, 2017; Nikulin, Goncharov, 2017). Об этом свидетельствует и тот факт, что некоторые виды рода *Sedum* ранее рассматривались в составе рода *Monanthes* (Mes et al., 1996, 1997). *Monanthes anagensis* и *M. muralis* вместе с видами *Aeonium*, вероятно, входят в одну *Aeonium* кладу, что подтверждается молекулярно-генетическими данными (Mort et al., 2004; Han et al., 2022).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по темам № 1021071912890-3-1.6.11 “Структурно-функциональные и молекулярно-генетические основы развития и адаптации высших растений”, № 1021071912896-7-1.6.11. “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопроцессов *in vivo* и *in vitro*”, 2024–2028 (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А. И. Герцена) (описание результатов исследования). Авторы благодарны Петровой Е. Д., Романовой Е. Л. за возможность сбора материала и ценные советы при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Adonina] Адонина Н.П. 2000. Архитектоника жизненных форм растений семейства Crassulaceae DC. – Тр. Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. СПб. С. 139–150.

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — Бот. журн. 101(12): 1378–1389.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2020. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 105(11): 1093–1110. <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2018. Морфогенез гинецея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Crassulaceae). — Бот. журн. 103(6): 675–694. <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2021a. Строение гинецея и семязачатка у *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 106(4): 50–68. <https://doi.org/10.31857/S000681362104002>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2021b. Сравнительный анализ строения гинецея и семязачатка у некоторых видов *Sedum* и *Kalanchoe* (Crassulaceae). — Бюл. Главн. бот. сада. 4: 31–39. <https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2022a. Формирование стенки пыльника у *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum* (Crassulaceae). — Бот. журн. 107(6): 42–62. <https://doi.org/10.31857/S0006813622060035>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022b. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). — Doklady Biological Sciences. 506(1): 160–171. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050027>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2023. Строение пыльника у *Crassula ericoides*, *C. intermedia* и *C. multicava* (Crassulaceae). — Бот. журн. 108(4): 22–36. EDN: OZEEKB. <https://doi.org/10.31857/S0006813623040026>
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.
- [Goncharova, Goncharov] Гончарова С.Б., Гончаров А.А. 2009. Молекулярная филогения и систематика цветковых растений семейства Толстянковых (Crassulaceae DC.). — Молекулярная биология. 43(5): 856–865.
- [Grigorieva, Britski] Григорьева В.В., Брицкий Д.А. 2001. Морфология пыльца представителей подсемейства Sedoideae (Crassulaceae) — В кн.: Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 22–25.
- Ham R.C.H.J. van, t'Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. — Amer. J. Bot. 85: 123–134.
- Han S., De Bi, Yi R., Ding H., Wu L., Kan X. 2022. Plastome evolution of *Aeonium* and *Monanthes* (Crassulaceae): insights into the variation of plastomic tRNAs, and the patterns of codon usage and aversion. — Planta. 256(2): 35. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03950-y>
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. — Pollen and Spores. 16(4): 373–387.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Mes T.H.M., van Brederode J., t'Hart H. 1996. Origin of the woody Macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. — Bot. Acta. 109: 477–491.
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t'Hart H. 1997. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. — J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t'Hart H. 2002. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. — J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. — Amer. J. Bot. 88: 76–91.
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2004. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. — Syst. Bot. 27(2): 272–288. <https://doi.org/10.1943/0363-6445-27.2.271>
- Mort M.E., O'Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. — Schumannia 6. Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- [Nikulin] Никулин В.Ю. 2017. Филогенетические отношения в роде *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) и близких ему родах на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК. Дисс... канд. биол. наук. Владивосток. 114 с.
- [Nikulin, Goncharov] Никулин В.Ю., Гончаров А.А. 2017. Молекулярно-филогенетическая характеристика *Sedum* (Crassulaceae) и близких ему родов на основании сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК и его региона рибосомной ДНК. — Бот. журн. 102(3): 309–328.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1985. Семейство Crassulaceae — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunneliaceae–Tremandraceae. Л. С. 29–34.
- Nyffeler R. 1992. A taxonomic revision of the genus *Monanthes* Haworth (Crassulaceae). — Bradleya. 10: 49–82. <https://doi.org/10.25223/brad.n10.1992.a5>
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.

- Sachs J. 1882. Text-book of botany morphological and physiological. Oxford. 980 p.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008a. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008b. Формирование спорангиев высших растений. — Бот. журн. 93(12): 1817–1845.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104(7): 1001–1032. <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 9(2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. — *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B*. — 75(3): 167–179. <https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026>
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. — *Korean J. Electron Microscopy*. 32(4): 345–360.
- Smith G.M. 1938. *Cryptogamic botany*. New York; London. Vol. 2. 380 p.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield (NH), USA — Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- [Zhinkina et al.] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е., Шамров И.И. 2022. Особенности строения пыльника у *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Бот. журн. 107(3): 287–301. <https://doi.org/10.31857/S0006813621120115>

ANTHER FORMATION IN *MONANTHES ANAGINENSIS* AND *M. MURALIS* (CRASSULACEAE)

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

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

²Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

*e-mail: galina0353@mail.ru

**e-mail: shamrov52@mail.ru

Similarities and differences between *Monanthes anagensis* and *M. muralis* were revealed as a result of the study of their anther development and structure. The similarities: 4-locular isobilateral (on transverse section) anther with a 4-rayed connective; it does not fuse with the filament in the basal part, and the connective is visible only in the middle part; and in the upper and lower parts of the anther, the microsporangia of each theca are fused with their lateral surfaces; the microsporangium wall on the distal side is formed according to the centrifugal type; simultaneous microsporogenesis, tetrahedral tetrads of microspores, 2-celled pollen grains; tannins accumulate in the epidermal cells on the distal side of the microsporangium wall; parietal tapetum (amoeboid tapetum as a variation). Differences: length of anther zones; initial stages of microsporangium formation; the structure of the formed microsporangium wall: four (*M. anagensis*) or five (*M. muralis*) layers of cells, with the species differing in the number of middle layers; the process of specialization of endothecium cells, namely in *M. muralis* the cells increase in radial direction after the stage of prophase I of meiosis, while in *M. anagensis* after the stage of microspore tetrads; destruction of cell walls in the tapetum occurs at the stage of microspore tetrads in *M. anagensis*, and of single microspores in *M. muralis*.

Based on the complex of characteristics of the anther structure and development, the studied species of the genus *Monanthes* show the greatest similarity with members of the genera *Aeonium* and *Sedum*. The data obtained are not in conflict with cladistic constructs. The studied species *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum*, as well as *Monanthes anagensis* and *M. muralis* belong to the same *Aeonium* clade, taking an intermediate position between the *Telephium* (*Sedum kamtschaticum*) and *Acre* (*S. palmeri*) clades.

Keywords: androecium, anther, microsporangium wall, Crassulaceae, *Monanthes*, *M. anagensis*, *M. muralis*

ACKNOWLEDGEMENTS

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

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

REFERENCES

- Adonina N.P. 2000. Architectonics of life forms in plants of the family Crassulaceae DC. – Trudy St. Petersburg Research Institute of Forestry. St. Petersburg. P. 139–150.
- Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 101(12):1378–1389 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2020. Anther development and structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 105(11): 1093–1110 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2018. Gynoecium and ovule morphogenesis in *Kalanchoe laxiflora* and *K. tubiflora* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 103(6): 675–694 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2021a. Gynoecium and ovule structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae) – Bot. Zhurn. 106(4): 50–68 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S000681362104002>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2021b. Comparative analysis of gynoecium and ovule structure in some species of *Sedum* and *Kalanchoe* (Crassulaceae). – Bull. Main Bot. Gard. 4: 31–39 (In Russ.). <https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022a. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 107(6): 42–62 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622060035>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022b. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). – Doklady Biological Sciences. 506(1): 160–171. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050027>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2023. Anther structure in *Crassula ericoides*, *C. intermedia* and *C. multicava* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 108(4): 22–36 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623040026> EDN: OZEEKB.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.
- Goncharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B., Goncharov A.A. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants from family Crassulaceae DC. – Molecular Biology. 43(5): 856–865 (In Russ.).
- Grigorieva V.V., Britski D.A. 2001. Pollen morphology of representatives of subfamily *Sedoideae* (Crassulaceae). – In: Problems of modern palynology. Proc. XIIIth Russian palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 22–25 (In Russ.).
- Ham R.C.H.J. van, t’Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. – Amer. J. Bot. 85: 123–134.
- Han S., De Bi, Yi R., Ding H., Wu L., Kan X. 2022. Plastome evolution of *Aeonium* and *Monanthes* (Crassulaceae): insights into the variation of plastomic rRNAs, and the patterns of codon usage and aversion. – Planta. 256(2): 35. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03950-y>
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. – Pollen and Spores. 16(4): 373–387.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Mes T.H.M., van Brederode J., t’Hart H. 1996. Origin of the woody Macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. – Bot. Acta. 109: 477–491.
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t’Hart H. 1997. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. – J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mes T.H.M., Wijers G.-J., t’Hart H. 2002. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. – J. Evol. Biol. 10: 193–216. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x>
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. – Amer. J. Bot. 88: 76–91.
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2004. Phylogenetics and evolution of the Macaronesian clade of Crassulaceae inferred from nuclear and chloroplast sequence data. – Syst. Bot. 27(2): 272–288. <https://doi.org/10.1943/0363-6445-27.2.271>
- Mort M.E., O’Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Schumannia 6. Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- Nikiticheva Z.I. 1985. Crassulaceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Brunneliaceae-Tremandraceae. Leningrad. P. 29–34 (In Russ.).
- Nikulin V.Yu. 2017. Phylogenetic connections in *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) and related genera on the ba-

- sis of comparison of nucleotid sequence of nuclear and chloroplast DNA: Dis. ... cand. biol. nauk. Vladivostok. 114 p. (In Russ.).
- Nikulin V.Yu., Gontcharov A.A. 2017. Molecular-phylogenetic characterization of *Sedum* (Crassulaceae) and closely related genera based on cpDNA gene *matK* and its rDNA sequence comparisons. — Bot. Zhurn. 102(3): 309–328 (In Russ.).
- Nyffeler R. 1992. A taxonomic revision of the genus *Monanthes* Haworth (Crassulaceae). — Bradleya. 10: 49–82. <https://doi.org/10.25223/brad.n10.1992.a5>
- Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Sachs J. 1882. Text-book of botany morphological and physiological. Oxford. 980 p.
- Shamrov I.I. 2008a. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008b. Formation of sporangia in higher plants. — Bot. Zhurn. 93(12): 1817–1845 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. — Bot. Zhurn. 104(7): 1001–1032 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. — Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 9(2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. — Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B. 75(3): 167–179. <https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026>
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. — Korean J. Electron Microscopy. 32(4): 345–360.
- Smith G.M. 1938. Cryptogamic botany. New York; London. Vol. 2. 380 p.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA- Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E., Shamrov I.I. 2022. Specific anther structure in *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Bot. Zhurn. 107(3): 287–301 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621120115>

СООБЩЕНИЯ

АНДРОДИЭЦИЯ У *CALTHA PALUSTRIS* (RANUNCULACEAE)

© 2024 г. В. Н. Годин^{1, *}

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

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

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.
Получена после доработки 19.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Впервые детально описана андродиэция у *Caltha palustris* L. – короткокорневищного кистекорневого травянистого многолетника. Исследования проведены в Московской области с 2021 по 2023 г. Установлено образование двух типов цветков: обоеполых и тычиночных (сохраняются остатки плодolistиков с нефункционирующими рыльцами). Большинство изученных показателей обоеполых цветков и их структурных элементов всегда больше, чем у тычиночных цветков. Ценопопуляции включают три типа особей: только с обоеполыми цветками, с обоеполыми и тычиночными цветками и только с тычиночными цветками. Синфлоресценция *C. palustris* представляет собой закрытый тирс, субъединицами которого являются дихазии. У андромоноэичных особей обоеполые цветки занимают терминальное положение на оси тирса и в дихазиях паракладиев, а тычиночные цветки формируются исключительно на боковых осях дихазиев. В половом спектре изученных пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполыми цветками (от 87.3 до 95.0%). За трехлетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций не менялась.

Ключевые слова: *Caltha palustris*, андродиэция, андромоноэция, цветок, половой спектр, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813624050034, EDN: QKFMYYK

Андродиэция, или мужская двудомность, – половая форма, при которой в популяциях вида существуют особи с обоеполыми цветками и особи с тычиночными цветками (Cruden, Lloyd, 1995). Впервые сам термин был введен Ч. Дарвином (Darwin, 1877). Существуют две взаимно противоположные точки зрения относительно этого варианта половой дифференциации. Одна часть исследователей (Darwin, 1877; Kordyum, Glushchenko, 1976) сомневается в существовании андродиэичных растений из-за высокой вероятности элиминации особей с тычиночными цветками под действием естественного отбора. Тогда как другие продолжают выявлять виды растений с мужской двудомностью и детально описывать качественные и количественные характеристики ее проявления (Demyanova, 2013; Sakio, Nirei, 2022; Godin, 2024; Han et al., 2023; Laugier et al., 2023).

Magnolianae и Ranunculanae относятся к таксонам, в которых часто встречаются виды с однополыми

цветками. По мнению Р. К. Endress (1994, 1995), это обусловлено тем, что в обеих группах отмечается низкий уровень тесной структурной связи андроеца и гинецея и отсутствуют сильные архитектурные ограничения на присутствие органов обоих полов. Предварительный анализ составляющей базы данных по андродиэции у цветковых растений показал, что в семействе Ranunculaceae описано 12 видов с этой половой формой из 5 родов: *Anemone* L. (1 вид), *Caltha* L. (1 вид), *Pulsatilla* Mill. (5 видов), *Ranunculus* L. (4 вида) и *Thalictrum* Tourn. ex L. (1 вид). Для подавляющего большинства указанных видов характерно сочетание андродиэции и андромоноэции (Knuth, 1898; Loew, 1894). Например, в популяциях *Ranunculus auricomus* L. встречаются три типа особей: с обоеполыми цветками (92%), с обоеполыми и тычиночными цветками (6.5%) и с тычиночными цветками (1.5%) (Demyanova, 2013).

Caltha L. — род семейства Ranunculaceae, насчитывающий в настоящее время 16 видов (POWO, 2023). Подавляющее большинство его представителей — локальные эндемики разных регионов Северного и Южного полушарий, произрастающие во влажных местообитаниях (Hill, 1918; Tamura, 1993). *Caltha palustris* L. (калужница болотная) — короткостебельный кистекорневой травянистый многолетник (Barykina, Chubatova, 2000; Maltseva, Savinykh, 2008). Ареал этого лугоболотного или околотовидного бореального вида охватывает большинство районов европейской части России, Кавказ, Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток, Среднюю Азию, Скандинавскую, Атлантическую и Среднюю Европу, Средиземноморье, север Малой Азии и Ирана, Монголию, Японию, Китай и Северную Америку. Наиболее часто встречается по краю низинных болот, по берегам рек, озер и прудов, заросшим старицам, лесным лещинам и заболоченным низинам, на заболоченных лугах, в дренажных канавах, местами образуя сплошные заросли (Hegi, 1912; Woodell, Kootin-Sanwu, 1971; Sennikov, 2001). Входит в состав следующих ассоциаций: Montio-Cardaminetea, Phragmito-Magnocaricetea, Molinio-Arrhenatheretea, Stellario nemorum-Geranietea sylvatici, Carici-Salicetea cinereae, Alnetea glutinosae и Carpino-Fagetea (Kleopov, 1990; Mucina et al., 2016). В горах поднимается по влажным лугам в Гималаях до 4500 м, в украинских Карпатах — до 2000 м (Ziman, 1980).

Многие авторы отмечают крайне высокий полиморфизм *C. palustris* по внешнему облику, эколого-фитоценотической приуроченности, строению и размерам листьев, окраске листочков околоцветника, мерности всех частей цветка и другим показателям (Burkill, 1895; Sukaczew, 1919; Dagaeva, 1929; Hagerup, 1950; Skipworth, 1970; Woodell, Kootin-Sanwu, 1971; Smit, 1973; Cieślak, 2004; Schuettpelz, Hoot, 2004). Например, число листочков околоцветника может варьировать от 4 до 12, иногда образуются махровые цветки (Gertz, 1913; Dagaeva, 1929; Smit, 1973). Такая высокая морфологическая изменчивость привела к выделению отдельных форм, вариаций, подвидов и даже самостоятельных видов. Согласно современным данным (POWO, 2023) признается наличие четырех разных вариаций этого таксона. L. Diels (1912) для Южно-Центрального Китая описал *Caltha palustris* var. *umbrosa* Diels, которая отличается от типовых образцов миниатюрными

размерами самих особей (15–30 см высотой), листочков околоцветника (от 0.7 до 1.0 см длиной), а также минимальными значениями числа плодolistиков (4–6 шт.).

Несмотря на длительную историю изучения морфологического полиморфизма видов рода *Caltha*, значительно меньше имеется сведений о половом полиморфизме его представителей. Согласно данным A. V. Hill (1918) в Южном полушарии *C. appendiculata* Pers. характеризуется диэцией, а *C. dionaeifolia* Hook.f. — субдиэцией. В Северном полушарии сведения о половом полиморфизме также крайне немногочисленны. Самое первое упоминание о наличии андродиэции у *C. palustris* приведено в работе Н. Лесоq (1855). Он сообщил, что встречаются тычиночные цветки, которые могут сочетаться с обоеполыми цветками на одной особи (андромоноэция) или формироваться самостоятельно на отдельных особях. Далее его цитирует Ч. Дарвин (Darwin, 1877), не добавляя какой-либо дополнительной информации. A. Schulz (1890), изучавший этот вид в южном Тироле, подтверждает данные Лесоq, добавив, что в тычиночных цветках элементы гинецея очень мелкие, или он вообще отсутствовал. Больше каких-либо сведений о строении тычиночных цветков и особенностях проявления андродиэции у *C. palustris* в разных литературных источниках не обнаружено. В связи с этим **цель** данной работы — выявление полового полиморфизма *Caltha palustris*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения полового полиморфизма *C. palustris* собирался в 2021–2023 гг. в Московской области. Изучены морфологические особенности 50 обоеполых и 50 тычиночных цветков. С отдельной особи проанализировано по 3–5 цветков. Всего в ЦП 1 (Московская обл., Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка, таволговый луг) изучено по 20 особей каждой половой формы. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L. P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих околоцветник, андроцей и гинецей.

Определение качества пыльцы проводилось методом окрашивания в ацетокармине. Для

приготовления препаратов использованы все пыльники из цветка. Препарат изучался под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проводился в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. В результате изучена пыльца 50 обоеполюх и 50 тычиночных цветков 20 особей разных половых форм. Определение размеров пыльцевых зерен проводилось на тех же препаратах. Измерение произведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее

значение (M) и ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

С 2021 по 2023 г. изучена половая структура пяти ценопопуляций (ЦП) *C. palustris* в разных растительных сообществах Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Таволговый луг. Общее проективное покрытие (ОПП) – 90%, проективное покрытие вида (ППВ) – 10%. Доминанты: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lysimachia vulgaris* L., *Geranium palustre* L., *Carex cespitosa* L., *C. acuta* L.

ЦП 2. МО, городской округ Мытищи, окр. г. Мытищи. Заболоченный осоковый луг. ОПП – 95%, ППВ – 15%. Доминанты: *Carex rostrata* Stokes, *C. appropinquata* Schumach., *Equisetum fluviatile* L., *Comarum palustre* L., *Caltha palustris*.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполюх и тычиночных цветков *Caltha palustris* в Московской области

Table 1. Values of *Caltha palustris* morphological features of perfect and staminate flowers

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	$M \pm m$	P
Диаметр околоцветника, мм Perianth diameter, mm	p s	37.0–42.0 24.0–28.0	40.0 ± 0.7 26.0 ± 0.6	0.000
Длина листочка околоцветника, мм Tepal length, mm	p s	16.0–20.0 9.0–14.0	17.4 ± 0.7 11.2 ± 0.9	0.000
Ширина листочка околоцветника, мм Tepal width, mm	p s	10.0–12.0 6.0–9.0	11.0 ± 0.4 7.8 ± 0.5	0.000
Число тычинок, шт. Number of stamens	p s	64–98 68–95	70.2 ± 1.4 71.8 ± 1.3	0.404
Длина тычиночной нити, мм Filament length, mm	p s	5.0–7.0 4.0–4.9	6.3 ± 0.3 4.4 ± 0.1	0.000
Длина пыльника, мм Anther length, mm	p s	2.1–2.2 1.3–1.5	2.1 ± 0.02 1.4 ± 0.02	0.000
Ширина пыльника, мм Anther width, mm	p s	0.9–1.3 0.8–1.0	1.1 ± 0.1 0.9 ± 0.1	0.000
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	p s	23.8–28.8 25.0–27.5	25.6 ± 0.4 26.8 ± 0.3	0.022
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	p s	85.2–91.1 95.6–98.4	87.9 ± 0.6 96.5 ± 0.4	0.000
Число плодолистиков, шт. Number of carpels	p s	10–13 6–8	12.2 ± 0.4 6.8 ± 0.3	0.000

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	$M \pm m$	P
Длина завязи, мм Ovary length, mm	p s	6.5–8.0 4.3–4.9	7.4 ± 0.2 4.5 ± 0.1	0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	p s	1.9–2.3 1.2–1.5	2.0 ± 0.1 1.3 ± 0.1	0.000
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	p	1.4–2.0 1.0–1.1	1.7 ± 0.1 1.0 ± 0.1	0.000

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значения признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, P – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия, p – обоеполые и s – тычиночные цветки.

Note. Min–max – minimum and maximum values of feature; M – mean value; m – mean error, P – significance of differences, significant differences are shown in **bold**, p – perfect and s – staminate flowers.

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Березовый травяно-болотный лес. ОПП – 85%, ППВ – 2%. Доминанты: *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth, *Carex elongata* L., *Geum rivale* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Filipendula ulmaria*.

ЦП 4. МО, городской округ Солнечногорск, окр. г. Солнечногорск. Влажный разнотравный луг. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Carex cespitosa*, *C. vulpina* L., *Myosotis scorpioides* L.

ЦП 5. МО, городской округ Пушкинский, окр. г. Пушкино. Гигрофитный сероольховый лес. ОПП – 90%, ППВ – 10%. Доминанты: *Alnus incana* (L.) Moench, *Frangula alnus* Mill., *Urtica dioica* L., *Stellaria nemorum* L., *Filipendula ulmaria*, *Chaerophyllum aromaticum* L.

В исследованных ценопопуляциях регулярным способом на трансектах закладывались учетные площадки размером 1.0×1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 50 м^2 , что зависело от численности особей. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные особи во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 110 до 180 особей генеративного периода.

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 3) проведен анализ полового спектра в течение трех лет. Кроме того, поставлен

опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей. Для этого в ЦП 1 в 2021 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Оценка частот половых фенотипов проведена с учетом рекомендаций R. R. Sokal и F. J. Rohlf (2012). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ценопопуляции использован критерий G . Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1)(m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; m – число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Caltha palustris* показало, что этот вид образует два типа цветков: обоеполые и тычиночные.

Обоеполые цветки. Обоеполые цветки полные, ациклические, пятичленные в околоцветнике и полимерные в андрее и гинеее. Цветоложе слегка выпуклое. Околоцветник простой, венчиковидный, подпестичный, из 5 (редко более) золотисто-желтых, ближе к основанию зеленоватых, глянцевитых снаружи и матовых внутри, свободных, обратнойцевидных или широкоэллиптических, ноготковых, тупых, горизонтально

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Caltha palustris* в Московской области

Table 2. Sex ratio in populations of *Caltha palustris* in Moscow Region

Номер ЦП Number of population	Число особей, шт. Number of plants	Соотношение особей (%) с Share of plants with (%)		
		обоеполами цветками perfect flowers	обоеполами и тычиночными цветками perfect and staminate flowers	тычиночными цветками staminate flowers
1	180	94.4 ± 1.7	3.9 ± 1.4	1.7 ± 0.9
2	110	90.9 ± 2.7	7.3 ± 2.5	1.8 ± 1.2
3	180	94.4 ± 1.7	4.4 ± 1.5	1.1 ± 0.8
4	158	95.0 ± 1.7	4.5 ± 1.6	0.5 ± 0.5
5	110	87.3 ± 3.2	9.1 ± 2.7	3.6 ± 1.8

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение признака; m – ошибка.

Note. Shares of sex forms are presented as $M \pm m$, where M – mean value; m – mean error.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Caltha palustris* в разные годы исследования

Table 3. Sex ratio in populations of *Caltha palustris* in different years of study

Год Year	Число особей Number of plants	Соотношение особей с (%) Share of plants with (%)			G	p
		обоеполыми цветками perfect flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and staminate flowers	тычиночными цветками staminate flowers		
ЦП 1 / Population 1						
2021	180	94.4±1.7	3.9±1.4	1.7±0.9	0.170	0.919
2022	165	95.2±1.7	3.6±1.5	1.2±0.9		
2023	158	94.9±1.7	3.8±1.5	1.3±0.9		
ЦП 3 / Population 3						
2021	126	95.2±1.9	4.0±1.7	0.8±0.8	0.455	0.797
2022	129	95.3±1.8	3.9±1.7	0.8±0.8		
2023	136	94.1±2.0	4.4±1.8	1.5±1.0		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение признака; m – ошибка; G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм; p – достоверность различий.

Note. Shares of sex forms are presented as $M \pm m$, where M – mean value; m – mean error; G – G -test, p – significance of differences.

распростертых, голых и гладких, опадающих листочков. Ноготки очень короткие, клиновидные. Почкосложение околоцветника — пятерное полуприкрывающее, когда из пяти членов покрова два свободны, у третьего прикрыт один край, а у четвертого и пятого прикрыты оба края.

Андроцей полимерный, свободный. Тычинки прикреплены основанием к цветоносу, фертильные, свободные, подпестичные, спирально расположенные, загнутые внутрь, короче околоцветника. Тычиночные нити равные, изогнутые, слегка расширенные и уплощенные кверху, тонкие, длинные, голые и гладкие. В мужской стадии цветения тычиночные нити немного длиннее плодolistиков, в женской стадии, наоборот, плодolistики сильно разрастаются и слегка превышают тычинки. Связник треугольной формы, продолжает тычиночную нить. Пыльники 4-гнездные, неподвижные, расходящиеся, верхушечные, равные, однообразные, короче тычиночных нитей, продолговатые, ярко-желтые, голые, свободные, вскрывающиеся продольными щелями. Несмотря на боковое расположение борозды раскрытия пыльника, после его растрескивания наружу отворачивается только абаксиальная стенка пыльцевых мешков и при маргинальном положении пыльников вскрывание остается в известной степени экстрорзным.

Пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-бороздные, широкоэллиптические, сфероидальные, в очертании с полюса округлые. Фертильность варьирует от 85.2 до 91.1%.

Гинецей полимерный, апокарпный, спиральный, состоит из 10–13 звездообразно расположенных плодolistиков. Завязь верхняя, серповидно-изогнутая наружу, сплюснутая с боков, голая и гладкая, постепенно переходящая в стилодий. Стилодий терминальный, прямой или слегка изогнутый, очень короткий, тонкий, конической формы, голый, остающийся на завязи и сохраняющий свою форму. Рыльце верхушечное, низбегающее по брюшному шву, маленькое, простое, отогнутое, покрыто сосочками. Созревшие рыльца окрашиваются в бурый цвет при обработке слабым раствором перманганата калия.

Нектарники внутрицветковые, располагаются в средней части дорзальной или вентральной поверхности плодolistиков. Н. Н. Карташова (Kartashova, 1965) и Е. F. Smets, Е. М. Cresens (1988) относят нектарники *C. palustris* к морфологически

неоформленным, поскольку расположение нектароносной ткани непостоянно.

Тычиночные цветки. Не выявлено структурных отличий обоеполых и тычиночных цветков. Наблюдаются лишь размерные и количественные различия между ними (см. табл. 1). Почти по всем изученным морфологическим признакам тычиночные цветки мельче, чем обоеполые. Исключение составили два параметра — размеры пыльцевых зерен и фертильность пыльцы — значения которых достоверно выше у тычиночных цветков в сравнении с обоеполыми (см. табл. 1). По числу тычинок оба типа цветков не различаются. Несмотря на наличие плодolistиков в тычиночных цветках, их рыльца не окрашиваются слабым раствором перманганата калия и, следовательно, не функционируют. Тычиночные цветки довольно легко отличаются от обоеполых в полевых условиях крайне редуцированным гинецеем, который скрыт окружающими его тычинками. В обоеполых цветках, наоборот, длина тычинок и плодolistиков примерно одинаковая, поэтому гинецей хорошо заметен в цветке. Особенно ярко морфологические различия между двумя типами цветков проявляются во время разворачивания околоцветника. У раскрывающихся обоеполых цветков в центре хорошо заметен гинецей, плодolistики которого возвышаются над еще не удлинившимися тычинками. Напротив, в тычиночных цветках после разворачивания околоцветника гинецей не заметен, поскольку скрыт налегающими на него слегка изогнутыми многочисленными тычинками.

Распределение разных типов цветков на особях. В изученных ценопопуляциях обоеполые и тычиночные цветки встречались в разных комбинациях на трех типах особей: 1) только обоеполые цветки; 2) обоеполые и тычиночные цветки (андромоноэичные особи); 3) только тычиночные цветки. Следовательно, *C. palustris* в условиях Московской области относится к андродиэичным видам, у которых андродиэция сопровождается андромоноэцией.

Синфлоресценции. W. Troll (1969) синфлоресценции видов рода *Caltha* отнес к монотелическим тирсам. У *C. palustris* паракладии представлены дихазиями (многоярусными у мощно развитых особей), которые в акропетальном направлении очень часто редуцируются до одиночных цветков. Число паракладиев обычно варьирует от 2 до 3, число цветков — от 1 до 12.

Анализ пространственного расположения разных типов цветков в синфлоресценциях у андромоноэцичных особей показал следующее. Обоеполые цветки занимают терминальное положение на верхушке оси тирса и в дихазиях паракладиев. Тычиночные цветки у таких особей формируются исключительно на боковых осях дихазиев.

Пространственное расположение обоеполых и тычиночных цветков в течение трех лет наблюдений за этикетированными андромоноэцичными особями не менялось. Доля обоеполых и однополых цветков у таких особей варьировала в широких пределах за счет изменения общего числа цветков в синфлоресценциях. Например, у проанализированных особей в ЦП 1 доля тычиночных цветков варьировала от 25 до 63% общего числа цветков в течение трех лет наблюдений. У трех половых форм особей *C. palustris* не зарегистрировано появление цветков противоположного пола и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре пяти изученных ЦП преобладают гермафродитные особи (от 87.3 до 95.0%) (табл. 2). Все остальные варианты особей встречаются значительно реже.

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 3) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.170–0.455$ при $P > 0.797$) (табл. 3). Половая структура ЦП *C. palustris* стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Caltha palustris* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме андродиэции, которая сочетается с андромоноэцией. Таким образом, полученные данные подтвердили немногочисленные литературные сведения о наличии андродиэции у этого вида.

Размерные различия обоеполых и тычиночных цветков выявлены и у других видов с андродиэцией. Анализ литературы позволяет выделить две группы растений по характеру проявления вторичных половых признаков в цветках андродиэцичных видов. У представителей первой группы

обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные: *Chionanthus retusus* Lindl. et Paxton (Song et al., 2016), *Gagea serotina* (L.) Ker Gawl. (Manicacci, Després, 2001), *Lilium apertum* Franch. (Zhang et al., 2014), *L. lankongense* Franch. (Shwe et al., 2020), *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Godin, 2024) и др. Во вторую группу входит пока один вид, у которого тычиночные цветки крупнее обоеполых: *Ranunculus auricomus* L. (Demyanova, 2013). Можно предполагать, что у большинства андродиэцичных растений обоеполые цветки будут крупнее, чем тычиночные. Это согласуется с данными о наличии такой же закономерности у андромоноэцичных видов (Solomon, 1986; Emms, 1993; Godin, Perkova, 2017; Godin et al., 2021, 2022).

Для объяснения наблюдающихся размерных различий обоеполых и однополых цветков у разных половых форм существуют несколько гипотез. Согласно гипотезе “коррелятивного развития” между частями цветка наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Bell, 1985; Delph et al., 1996). Взаимное влияние формирующихся элементов в цветке убедительно продемонстрировала ABC, а в дальнейшем ABCDE молекулярно-биологическая модель развития цветка (Haughn, Somerville, 1988; Theißen, 2001). Согласно этой модели развитие околоцветника и генеративных органов в цветках определяется генами, относящимися к пяти классам (A, B, C, D и E). При этом показано, что продукты генов A + B + E необходимы для образования частей околоцветника, а C + E — плодolistиков (Liu et al., 2018). Другими словами, существует одна общая группа генов (E), которая обуславливает развитие околоцветника и плодolistиков. Гипотеза “защитной функции” исходит из предположения, что размер покровов цветка напрямую связан со степенью развития генеративных органов, которые окружены околоцветником (Delph et al., 1996). В обоеполых цветках *C. palustris* простой околоцветник защищает полимерные функционирующие андроцей и гинецей, в то время как в тычиночных цветках — полимерный андроцей и редуцированный гинецей.

Существование трех типов особей в популяциях андродиэцичных видов — одна из особенностей этой половой формы у представителей целого ряда семейств: Apiaceae, Liliaceae, Melanthiaceae, Ranunculaceae, Rosaceae и др. (Knuth, 1898; Charlesworth, 1984; Demyanova, 2013). Происхождение

андродиэции — одна из возможных причин этого явления. Однако, в отличие от других половых форм (например, гинодиэции, моноэции и диэции), для которых предложены модели возникновения, поддержания и эволюции (Lloyd, 1975; Charlesworth, Charlesworth, 1978; Ross, 1982; Cronk, 2022), для андродиэции такие теоретические вклады отсутствуют. Некоторыми исследователями (Charlesworth, 1984; Pannell, 2002) показано, что для успешного поддержания мужских особей в популяциях андродиэчных растений необходимо, чтобы пыльцевая продуктивность и фертильность пыльцы тычиночных цветков была выше, чем у цветков обоеполюх особей. Для некоторых андродиэчных растений такие теоретические предположения подтверждены. Например, у *Datisca glomerata* (C. Presl) Baill. (Datisceae) в тычиночных цветках образуется в 3.8 раза больше фертильных тычинок, чем в обоеполюх (Liston et al., 1990), у *Osmanthus delavayi* Franch. (Oleaceae) в мужских цветках формируется в 1.2 раза больше пыльцевых зерен, чем в обоеполюх (Duan et al., 2019). Интересное предположение относительно наличия трех типов особей у андродиэчных растений высказала Е. И. Демьянова (Demyanova, 2013). Она считает, что андродиэция — логичное завершение начавшегося разделения полов у некоторых андромоноэчных растений. В связи с этим возможно присутствие особей с обоеполюми и тычиночными цветками в популяциях андродиэчных растений. Однако необходимы дальнейшие исследования этой половой формы у растений разных систематических групп, чтобы подтвердить или опровергнуть такое суждение.

Согласно данным разных авторов (Liston et al., 1990; Pannell, 2002; Demyanova, 2013) доля мужских особей в популяциях андродиэчных растений варьирует в широких пределах. Наиболее часто встречающийся вариант, когда мужских особей в популяциях значительно меньше, чем обоеполюх: *Datisca glomerata* (0–25%, Liston et al., 1990), *Mercurialis annua* L. (0–30%, Pannell, 1997), *Schizopepon bryoniaefolius* Maxim. (5.5–28.3%, Akimoto et al., 1999), *Chionanthus retusus* (28–43%, Song et al., 2016), *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (1.6–2.2%, Godin, 2024) и др. Тем не менее у некоторых видов выявлены популяции с равным соотношением обоеполюх и мужских особей или с преобладанием последних: *Cardamine amara* L. (Tedder et al., 2015), *Panax trifolius* L. (Philbrick, 1983), *Phillyrea angustifolia* (Vassiliadis et al., 2002). Согласно

имеющимся теоретическим моделям (Charlesworth, 1984; Pannell, 2002) поддержание мужских особей в популяциях андродиэчных растений возможно, если они будут иметь как минимум в два раза более высокую пыльцевую продуктивность, чем обоеполюе особи. Тем не менее, исходя из математических расчетов, мужских особей должно быть значительно меньше, чем обоеполюх. Однако наблюдающаяся у ряда видов высокая доля мужских особей позволила выявить механизмы, благоприятствующие этому: наличие системы несовместимости между обоеполюми особями в популяциях (Saumitou-Laprade et al., 2010; Husse et al., 2013); более высокая интенсивность вегетативного размножения мужских особей (Tedder et al., 2015); значительно более низкая пыльцевая продуктивность обоеполюх особей (Pannell et al., 2014). Можно полагать, что несмотря на относительно небольшую частоту встречаемости мужских и андромоноэчных особей в популяциях *C. palustris*, наличие андродиэции служит одним из факторов, благоприятствующим поддержанию наблюдающегося высокого полиморфизма и широкому географическому распространению этого таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Caltha palustris в Московской области характеризуется андродиэцией — образованием обоеполюх и тычиночных цветков на разных особях. В тычиночных цветках сохраняются остатки плодolistиков с нефункционирующими рыльцами. Обоеполюе цветки всегда крупнее, чем тычиночные. Два типа цветков распределены на трех типах особей: только обоеполюе цветки, обоеполюе и тычиночные цветки и только тычиночные цветки. Синфлоресценция *C. palustris* — монотелический тирс, субъединицами которого являются дихазии. Обоеполюе цветки у андромоноэчных особей располагаются на верхушке оси тирса и дихазиев, тычиночные цветки формируются на боковых осях дихазиев. В половом спектре пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполюми цветками (от 87.3 до 95.0%). В течение трех лет наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akimoto J., Fukuhara T., Kikuzawa K. 1999. Sex ratios and genetic variation in a functionally androdioecious species, *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae). — Amer. J. Bot. 86(6): 880–886.
<https://doi.org/10.2307/2656708>
- [Barykina, Chubatova] Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2000. Калужница болотная. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М. С. 87–100.
- Bell G. 1985. On the function of flowers. — Proc. R. Soc. Lond. B. 224(1235): 223–265.
<http://doi.org/10.1098/rspb.1985.0031>
- Burkill I.H. 1895. On some variations in the number of stamens and carpels. — Bot. J. Linn. Soc. 31(214): 216–245.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1895.tb00805.x>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. Model for evolution of dioecy and gynodioecy. — Amer. Nat. 112(988): 975–997.
<https://doi.org/10.1086/283342>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. — Biol. J. Linn. Soc. 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>
- Cieślak E. 2004. Morphological variability of the *Caltha palustris* L. complex (Ranunculaceae) in Poland. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 73(3): 193–201.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2004.026>
- Cronk Q. 2022. The distribution of sexual function in the flowering plant: from monoecy to dioecy. — Phil. Trans. R. Soc. B 377: 20210486.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0486>
- Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? — Amer. J. Bot. 82(6): 816–825.
<https://doi.org/10.2307/2445622>
- [Dagaeva] Дагаева В.К. 1929. Об аномалии цветка у *Caltha palustris* L. — Изв. ГБС СССР. 28: 345–356.
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — Amer. Nat. 148(2): 299–320.
<https://doi.org/10.1086/285926>
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98(9): 1139–1146.
- Diels L. 1912. Plantae Chinenses Forrestianae. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 5(25): 161–308.
- Duan Y., Li W., Zheng S., Sylvester S.P., Li Y., Cai F., Zhang C., Wang X. 2019. Functional androdioecy in the ornamental shrub *Osmanthus delavayi* (Oleaceae). — PLoS ONE. 14(9): e0221898.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221898>
- Emms S.K. 1993. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. — Amer. J. Bot. 80(8): 914–923.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15312.x>
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge. 511 p.
- Endress P.K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculaceae. — In: Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Springer. Vol. 9. P. 47–61.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_5
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Gertz O. 1913. Om variationen i antalet kalkblad hos *Caltha palustris* L. — Bot. notis.: 281–289.
- [Godin] Годин В.Н. 2024. Андродиэция у *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Бот. журн. 109(2): 176–187.
<https://doi.org/10.31857/S0006813624020058>
- [Godin, Perkoval] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — Бот. журн. 102(1): 35–47.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Архипова Т.В., Тагиева А.Н. 2021. Андромоноэция и ее проявление в соцветиях *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) в Московской области // Бот. журн. 106(4): 382–396.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621040049>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Tomsk State University Journal of Biology. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- Hagerup O. 1950. Rain-pollination. — Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol Medd. 18(5): 1–19.
- Han Y., He Y., Yue S., Guo B., Zhu Q., Zhang H., Hai X., Shang F. 2023. Floral bud differentiation and mechanism underlying androdioecy of *Osmanthus fragrans*. — Ornamental Plant Research. 3(1): 11.
<https://doi.org/10.48130/OPR-2023-0011>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. — Developmental Genet. 9(2): 73–89.
<https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- Hegi G. 1912. *Caltha* L. — In: G. Hegi (ed.) Illustrierte Flora von Mittel-Europa. B. 3. T. 1. München. P. 457–459.
- Hill A.W. 1918. The genus *Caltha* in the Southern Hemisphere. — Ann. Bot. 32(3): 421–435.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089683>
- Husse L., Billiard S., Lepart J., Vernet P., Saumitou-Laprade P. 2013. A one-locus model of androdioecy with two homomorphic self-incompatibility groups: expected vs. observed male frequencies. — J. Evol. Biol. 26(6): 1269–1280.
<https://doi.org/10.1111/jeb.12124>
- [Kartashova] Карташова Н.Н. 1965. Строение и функции нектарников цветка двудольных растений. Томск. 194 с.

- [Клеоров] Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев. 352 с.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- [Kordyum, Glushchenko] Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. 197 с.
- Laugier F., Saumitou-Laprade P., Vernet P., Lepart J., Cheptou P.-O., Dufay M. 2023. Male fertility advantage within and between seasons in the perennial androdioecious plant *Phillyrea angustifolia*. — *Ann. Bot.*: mcad169. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad169>
- Lecoq H. 1855. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. Paris. T. 4. 536 p.
- Liston A., Rieseberg L., Elias T. 1990. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. — *Nature*. 343: 641–642. <https://doi.org/10.1038/343641a0>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — *BMC Plant Biol.* 18(1): 341. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lloyd D.G. 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. — *Genetica*. 45(3): 325–339. <https://doi.org/10.1007/BF01508307>
- Loew E. 1894. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart. 424 S.
- [Maltseva, Savinykh] Мальцева Т.А., Савиных Н.П. 2008. Биоморфология *Caltha palustris* L. — *Вестник Челябинского гос. педагогического ун-та*. 12: 257–271.
- Manicacci D., Després L. 2001. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina*. — *Can. J. Bot.* 79(9): 1107–1114. <https://doi.org/10.1139/b01-087>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — *Appl. Veg. Sci.* 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Pannell J. 1997. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. — *Heredity*. 78(1): 50–56. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.6>
- Pannell J.R. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 397–425. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150419>
- Pannell J.R., Eppley S.M., Dorken M.E., Berjano R. 2014. Regional variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. — *J. Evol. Biol.* 27(7): 1467–1477. <https://doi.org/10.1111/jeb.12352>
- Philbrick C.T. 1983. Contributions to the reproductive biology of *Panax trifolium* L. (Araliaceae). — *Rhodora*. 85(841): 97–113.
- POWO. 2023. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Ross M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. — *Amer. Nat.* 119(3): 297–318. <https://doi.org/10.1086/283911>
- Sakio H., Nirei T. 2022. Is the high proportion of males in a population of the self-incompatible *Fraxinus platypoda* (Oleaceae) Indicative of true androdioecy or cryptic-dioecy? — *Plants*. 11(6): 753. <https://doi.org/10.3390/plants11060753>
- Saumitou-Laprade P., Vernet P., Vassiliadis C., Hoareau Y., Magny G., Dommée B., Lepart J. 2010. A self-incompatibility system explains high male frequencies in an androdioecious plant. — *Science*. 327(5973): 1648–1650. <https://doi.org/10.1126/science.1186687>
- Schuettpelz E., Hoot S.B. 2004. Phylogeny and biogeography of *Caltha* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. — *Amer. J. Bot.* 91(2): 247–253. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.2.247>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II. — *Bibliotheca Botanica*. 17: 1–224.
- [Sennikov] Сенников А.Н. 2001. Род 2. Калужница — *Caltha* L. — В: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 43–44.
- Shwe E., Wu B., Huang S.Q. 2020. Both small and large plants are likely to produce staminate (male) flowers in a hermaphrodite lily. — *Plant Divers.* 42(3): 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.01.004>
- Skipworth J.P. 1970. Floral anatomy of *Helleborus niger* and *Caltha palustris* and its bearing on the gonophyll theory. — *Phytomorphology*. 20(3): 222–228.
- Smets E.F., Cresens E.M. 1988. Types of floral nectaries and the concepts 'character' and 'character-state' — a reconsideration. — *Acta Bot. Neerl.* 37(1): 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1988.tb01586.x>
- Smit P.G. 1973. A revision of *Caltha* (Ranunculaceae). — *Blumea*. 21(1): 119–150.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Solomon B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy, resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). — *Amer. J. Bot.* 73(8): 1215–1221. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08568.x>
- Song J.-H., Oak M.-K., Hong S.-P. 2016. Morphological traits in an androdioecious species, *Chionanthus retusus*

- (Oleaceae). — Flora. 223: 129–137.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.05.009>
- [Sukaczев] Сукачев В.Н. 1919. О *Caltha palustris* L. var. *Stebutiana* m. в связи с вопросом об изменчивости ее и типичной формы. — Журн. Русс. бот. о-ва. 4(1–4): 111–132.
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. II. P. 563–583. Springer.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Tedder A., Helling M., Pannell J.R., Shimizu-Inatsugi R., Kawagoe T., van Campen J., Sese J., Shimizu K.K. 2015. Female sterility associated with increased clonal propagation suggests a unique combination of androdioecy and asexual reproduction in populations of *Cardamine amara* (Brassicaceae). — Ann. Bot. 115(5): 763–776.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcv006>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — Curr. Opin. Pl. Biol. 4(1): 75–85.
[https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00139-4)
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Vassiliadis C., Saumitou-Laprade P., Lepart J., Viard F. 2002. High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phillyrea angustifolia*. — Evolution. 56(7): 1362–1373.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01450.x>
- Woodell S.R., Kootin-Sanwu M. 1971. Intraspecific variation in *Caltha palustris* L. — New Phytol. 70(1): 173–186.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1971.tb02522.x>
- Zhang Z.-Q., Zhu X.-F., Sun H., Yang Y.-P., Barrett S.C.H. 2014. Size-dependent gender modification in *Lilium apertum* (Liliaceae): does this species exhibit gender diphasy? — Ann. Bot. 114(3): 441–453.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcu140>
- [Зиман] Зиман С.Н. 1980. Эколого-морфологический анализ семейства Ranunculaceae. — Бот. журн. 65(8): 1120–1130.

ANDRODIOECY IN *CALTHA PALUSTRIS* (RANUNCULACEAE)

V. N. Godin¹, *

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS
 Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

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

The article contains the first detailed report on androdioecy in *Caltha palustris* L., a short-rhizomatous, fibrous-rooted herbaceous perennial, based on the studies conducted in the Moscow Region from 2021 to 2023. *C. palustris* produces flowers of two types: perfect and staminate (remains of carpels with non-functioning stigmas are preserved). Most of the studied individuals had larger perfect flowers, and their elements were always larger than those of staminate flowers. The studied populations consisted of three types of individuals: ones with perfect flowers only, ones with both perfect and staminate flowers, and ones bearing staminate flowers only. The synflorescence of *C. palustris* is a closed thyrus, its subunits are dichasia. In andromonoecious plants, perfect flowers take a terminal position on both the thyrus axis and in the dichasia of the paracladia, while staminate flowers are formed exclusively on the lateral axes of the dichasia. Most plants in the studied populations had perfect flowers (from 87.3 to 95.0%). Over a three-year observation period, the individuals of different sexual forms showed no evidence of sex change, and the ratio of different kinds of plants remained stable with only minor fluctuations.

Keywords: *Caltha palustris*, androdioecy, andromonoecy, flower, sex ratio, population

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Akimoto J., Fukuhara T., Kikuzawa K. 1999. Sex ratios and genetic variation in a functionally androdioecious species, *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae). — Amer. J. Bot. 86(6): 880–886.
<https://doi.org/10.2307/2656708>
- Barykina R.P., Chubatova N.V. *Caltha palustris*. — In: Biological flora of the Moscow region. Vol. 14. Moscow. P. 87–100 (In Russ.).
- Bell G. 1985. On the function of flowers. — Proc. R. Soc. Lond. B. 224(1235): 223–265.
<http://doi.org/10.1098/rspb.1985.0031>
- Burkill I.H. 1895. On some variations in the number of

- stamens and carpels. — Bot. J. Linn. Soc. 31(214): 216–245.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1895.tb00805.x>
- Charlesworth B., Charlesworth D. 1978. Model for evolution of dioecy and gynodioecy. — Amer. Nat. 112(988): 975–997.
<https://doi.org/10.1086/283342>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. — Biol. J. Linn. Soc. 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>
- Cieślak E. 2004. Morphological variability of the *Caltha palustris* L. complex (Ranunculaceae) in Poland. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 73(3): 193–201.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2004.026>
- Cronk Q. 2022. The distribution of sexual function in the flowering plant: from monoecy to dioecy. — Phil. Trans. R. Soc. B 377: 20210486.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0486>
- Cruden R.W., Lloyd R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? — Amer. J. Bot. 82(6): 816–825.
<https://doi.org/10.2307/2445622>
- Dagaeva V.K. 1929. About a flower anomaly in *Caltha palustris* L. — Izv. GBS SSSR. 28: 345–356 (In Russ.).
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — Amer. Nat. 148(2): 299–320.
<https://doi.org/10.1086/285926>
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — Bot. Zhurn. 98(9): 1139–1146 (In Russ.).
- Diels L. 1912. Plantae Chinenses Forrestianae. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 5(25): 161–308.
- Duan Y., Li W., Zheng S., Sylvester S.P., Li Y., Cai F., Zhang C., Wang X. 2019. Functional androdioecy in the ornamental shrub *Osmanthus delavayi* (Oleaceae). — PLoS ONE. 14(9): e0221898
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221898>
- Emms S.K. 1993. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. — Amer. J. Bot. 80(8): 914–923.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15312.x>
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge. 511 p.
- Endress P.K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculanae. — In: Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Springer. Vol. 9. P. 47–61.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_5
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Gertz O. 1913. Om variationen i antalet kalkblad hos *Caltha palustris* L. — Bot. Notis. P. 281–289.
- Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). — Bot. Zhurn. 102(1): 35–47 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Tagieva A.N. 2021. Andromonoecy and its manifestation in inflorescences of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 106(4): 382–396 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813621040049>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Tomsk State University Journal of Biology. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- Godin V.N. 2024. Androdioecy in *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Bot. Zhurn. 109(2): 176–187. (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813624020058>
- Hagerup O. 1950. Rain-pollination. — Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol Medd. 18(5): 1–19.
- Han Y., He Y., Yue S., Guo B., Zhu Q., Zhang H., Hai X., Shang F. 2023. Floral bud differentiation and mechanism underlying androdioecy of *Osmanthus fragrans*. — Ornamental Plant Research. 3(1): 11.
<https://doi.org/10.48130/OPR-2023-0011>
- Haughn G.W., Somerville C.R. 1988. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*. — Developmental Genet. 9(2): 73–89.
<https://doi.org/10.1002/dvg.1020090202>
- Hegi G. 1912. *Caltha* L. — In: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. B. 3. T. 1. München. P. 457–459.
- Hill A.W. 1918. The Genus *Caltha* in the Southern Hemisphere. — Ann. Bot. 32(3): 421–435.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089683>
- Husse L., Billiard S., Lepart J., Vernet P., Saumitou-Laprade P. 2013. A one-locus model of androdioecy with two homomorphic self-incompatibility groups: expected vs. observed male frequencies. — J. Evol. Biol. 26(6): 1269–1280.
<https://doi.org/10.1111/jeb.12124>
- Kartashova N.N. 1965. Stroenie i funktsii nektarnikov tsvetka dvudol'nykh rasteniy [Structure and functions of flower nectaries of dicotyledonous plants]. Tomsk. 194 p. (In Russ.).
- Kleopov Yu.D. 1990. Analiz flory shirokolistvennykh lesov Yevropeyskoy chasti SSSR [Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Kiev. 352 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kordyum E.L., Glushchenko G.I. 1976. Tsitoembriologicheskie aspekty problemy pola pokrytosemennyykh [Cytoembryological aspects of the problem of sex of angiosperms]. Kiev. 197 p. (In Russ.).
- Laugier F., Saumitou-Laprade P., Vernet P., Lepart J., Cheptou P.-O., Dufay M. 2023. Male fertility advantage within

- and between seasons in the perennial androdioecious plant *Phillyrea angustifolia*. — Ann. Bot.: mcad169. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad169>
- Lecoq H. 1855. Étude sur la géographie botanique de l'Europe et, en particulier, sur la végétation du plateau central de la France. Paris. T. 4. 536 p.
- Liston A., Rieseberg L., Elias T. 1990. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata*. — Nature. 343: 641–642. <https://doi.org/10.1038/343641a0>
- Liu J., Li C.-Q., Dong Y., Yang X., Wang Y.-Z. 2018. Dosage imbalance of B- and C-class genes causes petaloid-stamen relating to F1 hybrid variation. — BMC Plant Biol. 18(1): 341. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1562-4>
- Lloyd D.G. 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. — Genetica. 45(3): 325–339. <https://doi.org/10.1007/BF01508307>
- Loew E. 1894. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart. 424 S.
- Maltseva T.A., Savinykh N.P. 2008. Biomorphology of *Caltha palustris* L. — Bulletin of Chelyabinsk State Pedagogical University. 12: 257–271 (In Russ.).
- Manicacci D., Després L. 2001. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina*. — Can. J. Bot. 79(9): 1107–1114. <https://doi.org/10.1139/b01-087>
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P. et al. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — Appl. Veg. Sci. 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Pannell J. 1997. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. — Heredity. 78(1): 50–56. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.6>
- Pannell J.R. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 33: 397–425. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150419>
- Pannell J.R., Eppley S.M., Dorken M.E., Berjano R. 2014. Regional variation in sex ratios and sex allocation in androdioecious *Mercurialis annua*. — J. Evol. Biol. 27(7): 1467–1477. <https://doi.org/10.1111/jeb.12352>
- Philbrick C.T. 1983. Contributions to the reproductive biology of *Panax trifolium* L. (Araliaceae). — Rhodora. 85(841): 97–113.
- POWO. 2023. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Ross M.D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. — Amer. Nat. 119(3): 297–318. <https://doi.org/10.1086/283911>
- Sakio H., Nirei T. 2022. Is the high proportion of males in a population of the self-incompatible *Fraxinus platypoda* (Oleaceae) Indicative of true androdioecy or cryptic-dioecy? — Plants. 11(6): 753. <https://doi.org/10.3390/plants11060753>
- Saumitou-Laprade P., Vernet P., Vassiliadis C., Hoareau Y., Magny G., Dommée B., Lepart J. 2010. A self-incompatibility system explains high male frequencies in an androdioecious plant. — Science. 327(5973): 1648–1650. <https://doi.org/10.1126/science.1186687>
- Schuettelpelz E., Hoot S.B. 2004. Phylogeny and biogeography of *Caltha* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. — Amer. J. Bot. 91(2): 247–253. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.2.247>
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungsrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. II. — Bibliotheca Botanica. 17: 1–224.
- Sennikov A.N. 2001. Genus 2. *Caltha* L. — In: Flora of Eastern Europe. Vol. 10. Saint Petersburg. P. 43–44 (In Russ.).
- Shwe E., Wu B., Huang S.Q. 2020. Both small and large plants are likely to produce staminate (male) flowers in a hermaphrodite lily. — Plant Divers. 42(3): 142–147. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.01.004>
- Skipworth J.P. 1970. Floral anatomy of *Helleborus niger* and *Caltha palustris* and its bearing on the gonophyll theory. — Phytomorphology. 20(3): 222–228.
- Smets E.F., Cresens E.M. 1988. Types of floral nectaries and the concepts 'character' and 'character-state' — a reconsideration. — Acta Bot. Neerl. 37(1): 121–128. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1988.tb01586.x>
- Smit P.G. 1973. A revision of *Caltha* (Ranunculaceae). — Blumea. 21(1): 119–150.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Solomon B.P. 1986. Sexual allocation and andromonoecy, resource investment in male and hermaphrodite flowers of *Solanum carolinense* (Solanaceae). — Amer. J. Bot. 73(8): 1215–1221. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08568.x>
- Song J.-H., Oak M.-K., Hong S.-P. 2016. Morphological traits in an androdioecious species, *Chionanthus retusus* (Oleaceae). — Flora. 223: 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.05.009>
- Sukaczew V.N. 1919. About *Caltha palustris* L. var. *Stebutiana* m. in connection with the question of the variability of its and typical form. — J. Soc. Bot. Russ. 4(1–4): 111–132 (In Russ.).
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. II. P. 563–583. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67

- Tedder A., Helling M., Pannell J.R., Shimizu-Inatsugi R., Kawagoe T., van Campen J., Sese J., Shimizu K.K. 2015. Female sterility associated with increased clonal propagation suggests a unique combination of androdioecy and asexual reproduction in populations of *Cardamine amara* (Brassicaceae). — Ann. Bot. 115(5): 763–776. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv006>
- Theißen G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. — Curr. Opin. Pl. Biol. 4(1): 75–85. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)00139-4](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00139-4)
- Troll W. 1969 Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Vassiliadis C., Saumitou-Laprade P., Lepart J., Viard F. 2002. High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phillyrea angustifolia*. — Evolution. 56(7): 1362–1373. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01450.x>
- Woodell S.R., Kootin-Sanwu M. 1971. Intraspecific variation in *Caltha palustris* L. — New Phytol. 70(1): 173–186. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1971.tb02522.x>
- Zhang Z.-Q., Zhu X.-F., Sun H., Yang Y.-P., Barrett S.C.H. 2014. Size-dependent gender modification in *Lilium apertum* (Liliaceae): does this species exhibit gender diphasy? — Ann. Bot. 114(3): 441–453. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu140>
- Ziman S.N. Ecological and morphological analysis of the family Ranunculaceae. — Bot. Zhurn. 65(8): 1120–1130 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

КОНСТРУКТИВНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОНЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. М. В. Костина^{1, *}, Н. С. Барабанщикова^{2, **},
О. И. Недосеко^{3, ***}, М. Н. Стаменов⁴

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

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

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

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

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

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

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

Поступила в редакцию 24.10.2022 г.
Получена после доработки 11.03.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

С позиций концепции С. Édelin (1991) изучена конструктивная организация 12 видов деревьев умеренной зоны европейской части России, составляющих первые ярусы фитоценозов. В основе конструктивной организации изученных видов лежит принцип иерархического построения кроны, т.е. соподчинения боковых скелетных осей главной оси — стволу. У цветковых растений широко распространено симподиальное нарастание, в одном из вариантов которого есть предпосылки для появления в кроне элементов полиархической организации — двух равнозначных осей, образующих вилку, что иногда приводит к раздвоению ствола. Последующая дифференциация осей вилки на лидирующую и соподчиненную может привести к формированию ветвей, которые по долговечности и мощности превосходят ветви иерархической организации. Появление элементов полиархической организации менее детерминировано, чем элементов иерархической. У рассмотренных видов реже вилки появляются у *Picea abies*, чаще — у *Salix alba* и *S. pentandra*. У теневыносливых видов включение элементов полиархической организации в иерархическую конструкцию лежит в основе формирования зонтиковидной кроны в условиях низкой освещенности, а на открытом пространстве у всех видов, за исключением *Picea abies*, позволяет сформировать более раскидистую крону. Не выявлена корреляция между конструктивной организацией рассмотренных видов и их ролью в сукцессионной системе, а также между их долговечностью и теневыносливостью.

Ключевые слова: деревья, нарастание, ветвление, годовичные побеги, системы побегов, скелетные оси видимых порядков, конструктивная организация

DOI: 10.31857/S0006813624050042, EDN: QJTJRX

Исследования С. Édelin (1991), предложившего концепцию двух планов организации кроны, показали, что формирование лидирующей оси (ствола), сохраняющейся на протяжении большей части онтогенеза дерева, происходит только при реализации так называемого иерархического плана.

Полиархический план организации характеризуется тем, что принцип соподчинения нарушается, поскольку лидирующая ось постоянно раздваивается с образованием осей, равноценных как по силе развития, так и по функциональной роли. Эти оси образуют структуру, называемую вилкой

(Millet, Bouchard, Edelin, 1998a, b, 1999). У одних видов в течение всего онтогенеза реализуется только иерархический или только полиархический план, а у других видов происходит чередование иерархического и полиархического планов.

Описывая структуру и морфогенез деревьев, И. Г. Серебряков и другие ученые (Serebryakov, 1962; Zaugol'nova, 1968; Chistyakova, 1979, 1988; Vahrameeva, 1975; Romanovsky, 2001; Antonova et al., 2007; Antonova, Sharovkina, 2012; Antonova, Fat'yanova, 2013; Nedoseko, 1993, 2014; Stamenov, 2016a, b) в основном уделяли внимание видам, которые соответствуют деревьям с иерархическим планом организации кроны. Однако И. А. Гетманец (Getmanets, 2010) отмечала, что у *Salix alba* ствол постоянно раздваивается, что характерно для полиархической организации побеговой системы.

С позиций концепции плана организации кроны была проанализирована структура побеговых систем 9 видов деревьев, произрастающих в умеренно-широколиственных лесах юго-западного Квебека (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999; Millet, Bouchard, 2003).

По результатам проведенных исследований был сделан вывод о существовании зависимости между конструктивной организацией деревьев разных видов и их ролью в сукцессионной системе. У светолюбивых видов ранних стадий сукцессии — *Populus tremuloides* и *Betula populifolia* — иерархический план организации является основным и сохраняется на протяжении всего онтогенеза. У *Ulmus americana*, *Fraxinus americana*, *Tilia americana* и *Carya cordiformis*, относящихся к среднесукцессионным видам, раздвоение ствола происходит чаще, чем у раннесукцессионных видов. Однако в результате дифференциации сестринских осей осуществляется возврат к иерархическому плану. Виды поздних стадий сукцессии — *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, *Tsuga canadensis* — способны в ходе онтогенеза чередовать иерархическую и полиархическую фазы роста ствола. Они теневыносливы, имеют большой срок жизни и более пластичны в плане адаптации к изменяющимся условиям, чем виды ранних и средних стадий сукцессии (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999; Millet, Bouchard, 2003).

В связи с этими исследованиями зарубежных коллег большой интерес представляет выявление особенностей конструктивной организации аборигенных видов деревьев средней полосы ев-

ропейской части России с позиций концепции С. Édelin и их роли в сукцессионной системе.

Основными задачами настоящего исследования было:

1. Выявить возможные пути возникновения вилки при развитии годичных и двулетних побеговых систем.
2. Изучить строение пяти-шестилетних систем побегов для выяснения дальнейшего развития вилок.
3. Выявить способы формирования ветвей, отходящих от ствола.
4. Установить специфику конструктивной организации деревьев, обусловленных появлением вилки в зависимости от видовой принадлежности дерева и экологических условий.
5. Сопоставить конструктивную организацию изученных видов деревьев с их ролью в сукцессионной системе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были виргинильные и генеративные особи *Acer platanoides* L. (Aceraceae), *Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh. (Betulaceae), *Picea abies* (L.) Karst, *Populus tremula* L., *Salix alba* L., *Salix pentandra* L. (Salicaceae), *Tilia cordata* Mill. (Tiliaceae).

Fraxinus excelsior L. (Oleaceae), *Quercus robur* L. (Fagaceae), *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pall. (Ulmaceae) изучены в основном по литературным источникам и частично нами в природных условиях.

Исследование побеговых систем проводили, опираясь на концепцию модульной организации (Gattsuk, 1974; Shafranov, 1990; Tomlinson, 1982; Notov, 1999). Структурный анализ побеговых систем, в основе которого лежит сравнительно-морфологический метод, осуществляли путем выделения в теле растения иерархически соподчиненных структурных элементов. В качестве структурных элементов использовали годичные побеги, двулетние побеговые системы, скелетные оси I и II видимых порядков, ветвь от ствола.

Выявляли особенности строения двулетних и многолетних систем вегетативных побегов, принимающих участие в формировании ствола (ось I порядка) и мощных осей II порядка, даю-

щих начало ветвям, отходящим от ствола. Учитывали характер нарастания главной и боковых осей двулетних побеговых систем, принимая во внимание временной аспект развития боковых осей по отношению к главной оси (силлепсис, пролепсис в широком смысле).

Изучали особенности организации пяти-шестилетних побеговых систем, возникших в результате формирования двух побегов замещения, дающих начало вилке. Возраст таких систем определяли по годичным кольцам и чередованию мощных и более слабых ветвей.

Выявляли частоту возникновения вилок и скорость их нивелирования у виргинильных и генеративных растений нормальной жизненности.

Исследовали структуру кроны изучаемых видов на открытых пространствах и в насаждениях, а у средневозрастных генеративных растений *Betula pendula* также подсчитывали число раздвоений ствола и мощных ветвей.

Выявляли особенности конструктивной организации деревьев с позиций концепции К. Эделина (Édelin, 1991). Проводили сопоставление конструктивной организации деревьев с их ролью в сукцессионной системе.

Определения терминов, используемых для описания побегов и систем побегов в данной работе

Конструктивная организация дерева — строение и взаимное расположение скелетных осей дерева.

Скелетная ось — ось, живущая более одного года.

Скелетная ось истинного порядка — ось, формирующаяся в результате моноподиального нарастания.

Скелетная ось видимого порядка — ось, хорошо зрительно выделяющаяся в кроне дерева и формирующаяся в результате как моноподиального, так и симподиального нарастания или их сочетания. Данное понятие позволяет сравнивать скелетные оси, образовавшиеся в результате разных способов нарастания.

Основные скелетные оси — наиболее мощные оси дерева — ствол (ось I видимого порядка) и самые мощные оси II и III видимого порядка.

Ветвь — система побегов, образующаяся в результате нарастания и ветвления скелетной оси.

Ветвь, отходящая от ствола (ветвь I порядка), — ветвь, образующаяся в результате нарастания и ветвления оси II видимого порядка.

Двулетняя система побегов — система побегов, формирующаяся в течение двух вегетационных периодов из пазушных и верхушечной почки (если она имеется). В отличие от двулетних побеговых систем в понимании И. С. Антоновой и ее коллег (Antonova, Belova, 2009), предлагаемый нами объем этого понятия позволяет учитывать не только специфику ветвления, но и нарастания системы.

Побег замещения — боковой побег, перерастающий материнский и обеспечивающий дальнейшее нарастание скелетной оси древесного растения.

Вилка — структура, образованная двумя равноценными побегами замещения. Формируется в результате нарастания, называемого ложной дихотомией или ветвлением по типу дихазия (Zhmylev et al., 2002; Serebryakova et al., 2006).

Пролепсис — развитие боковых побегов после периода покоя без указания длительности этого периода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности формирования годичных и двулетних моноподиальных и симподиальных систем побегов, приводящие к формированию структуры вилка. Установлено, что у всех изученных видов, вне зависимости от способа нарастания осей и филлотаксиса, могут формироваться двулетние системы побегов, имеющие как иерархическое, так и полиархическое строение.

При симподиальном нарастании иерархические системы образуются в том случае, когда один из боковых побегов переворачивает материнский, т.е. формируется один побег замещения (рис. 1а). При образовании нескольких побегов замещения, имеющих равную длину и диаметр, возникают полиархические системы. Обычно таких побегов замещения бывает два, и формируется структура “вилка”. Вилка может образоваться как при супротивном, так и при очередном листорасположении (рис. 1б, в). Если один из побегов замещения незначительно превышает по длине другие, то формируется неявнополиархическая система побегов (рис. 1г).

При моноподиальном нарастании иерархические системы формируются, когда побег, образу-

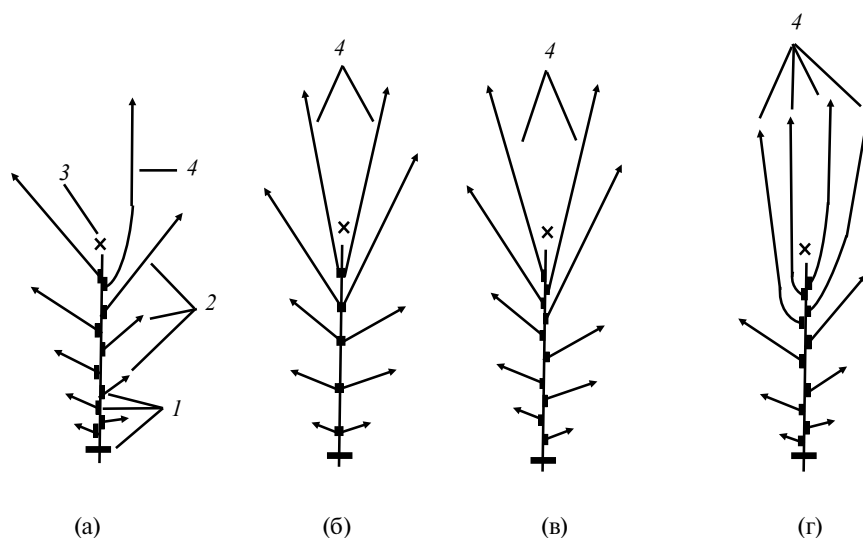


Рис. 1. Системы побегов, формирующиеся в течение двух лет у видов с симподиальным нарастанием: а – иерархическая система побегов; б – полиархическая система с супротивным листорасположением и двумя побегами замещения, образующими “вилку”; в – полиархическая система с очередным листорасположением и двумя побегами замещения, образующими “вилку”; г – неявнополиархическая система побегов.

1 – почечное кольцо; 2 – боковые побеги; 3 – отмершая верхушка побега; 4 – побег замещения.

Fig. 1. Shoot systems formed within two years in the species with sympodial growth: а – hierarchic shoot system; б – polyarchic system with opposite leaf arrangement and two replacement shoots forming a “fork”; в – polyarchic system with alternate leaf arrangement and two replacement shoots forming a “fork”; г – inexplicit polyarchic shoot system.

1 – bud ring; 2 – lateral shoots; 3 – dead shoot top; 4 – replacement shoot.

ющийся из верхушечной почки, длиннее боковых (рис. 2а). Если боковые побеги не на много отличаются по длине от побега из верхушечной почки, то формируется неявнополиархическая система побегов (рис. 2б). Система будет иметь иерархический план организации и в том случае, когда побег, образующийся из верхушечной почки, отстает в росте от боковых побегов, один из которых берет на себя функцию побега замещения (рис. 2в). Наблюдения показали, что такой отстающий в росте побег нарастает не более трех лет, а затем отмирает. При формировании двух или большего числа побегов замещения возникает полиархическая система (рис. 2г). При отклонении верхушки материнского побега в сторону побег замещения возникает в медианной части материнского побега или ближе к дистальному концу. Материнский побег и побег замещения нарастают с одинаковой интенсивностью (рис. 2д), образуя полиархическую систему. Следует отметить, что у изученных нами видов вариант 2д встречается крайне редко.

У виргинильных и молодых генеративных растений *Betula pendula*, а также *Betula alba*, *Salix*

alba, *Salix pentandra* побеги, принимающие участие в построении ствола, нередко силлептически ветвятся, и иерархические и полиархические системы могут сформироваться в течение одного вегетационного периода.

Иерархические системы образуются, если силлептические побеги не перевершинивают растущий материнский побег (рис. 3а). Также иерархическая система формируется, если верхушка растущего материнского побега отмирает, а один из силлептических побегов перевершинивает материнский (рис. 3б). При образовании полиархических систем материнский побег перевершинивают два или более силлептических побегов равной длины и диаметра (рис. 3в).

Чередование в ходе онтогенеза иерархической и полиархической фазы роста ствола. Изучение пяти-шестилетних побеговых систем, принимающих участие в формировании ствола и мощных осей, отходящих от ствола у виргинильных и генеративных растений, позволило выявить ряд закономерностей дальнейшего развития вилки.

Появление вилки, как это уже отмечено выше, обусловлено формированием двух побегов заме-

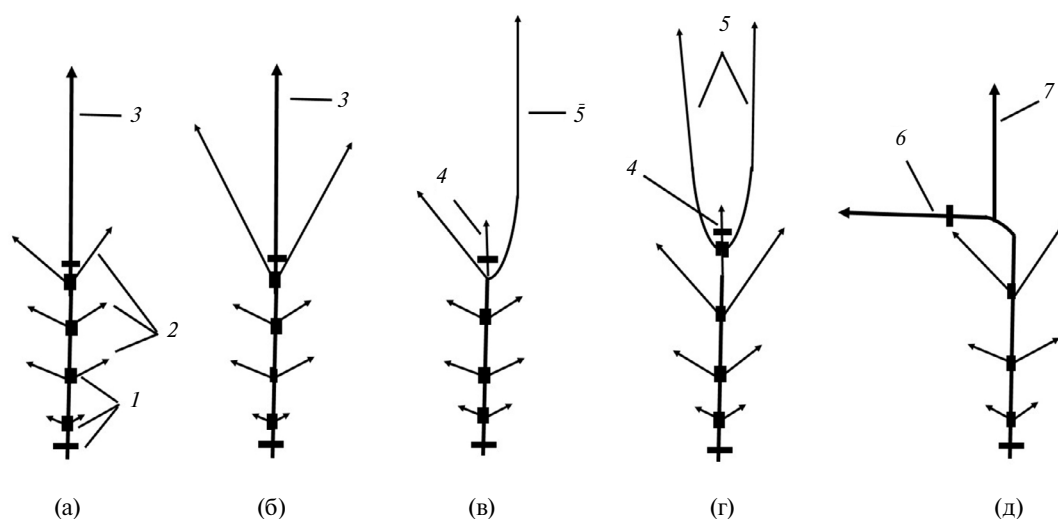


Рис. 2. Системы побегов, формирующихся в течение двух лет у видов с моноподиальным нарастанием: а — иерархическая система побегов, образовавшаяся в результате моноподиального нарастания с явно выраженным преобладанием по длине побега из верхушечной почки над боковыми побегами; б — неявнополиархическая система побегов, сформировавшаяся в результате моноподиального нарастания с не большим преобладанием по длине побега из верхушечной почки над боковыми побегами; в — иерархическая система побегов, образовавшаяся в результате замедления роста побега из верхушечной почки и формирования побега замещения; г — полиархическая система, образовавшаяся в результате замедления роста побега из верхушечной почки и формирования двух побегов замещения; д — полиархическая система, образовавшаяся в результате одинаковых темпов роста побега из верхушечной почки и бокового побега.

1 — почечное кольцо; 2 — боковые побеги; 3 — побег из верхушечной почки, превосходящий по длине и толщине боковые побеги; 4 — побег из верхушечной почки, отстающий в развитии от боковых побегов; 5 — боковые побеги, перерастающие побег из верхушечной почки и образующие вилку; 6 — побег из верхушечной почки, образующий вилку с побегом из боковой почки; 7 — боковой побег, не отстающий в росте от побега из верхушечной почки.

Fig. 2. Shoot systems formed within two years in the species with monopodial growth: а — hierarchic shoot system formed as a result of monopodial growth with a pronounced length predominance of the shoot from the apical bud over lateral shoots; б — inexplicit hierarchic shoot system formed as a result of monopodial growth with slight length predominance of the shoot from the apical bud over lateral shoots; в — hierarchic shoot system formed as a result of slowing growth of the shoot from the apical bud and the formation of a replacement shoot; г — polyarchic system formed as a result of slowing growth of shoot from the apical bud and the formation of two replacement shoots; д — polyarchic system formed as a result of equal growth rates of the shoot from the apical bud and a lateral shoot.

1 — bud ring; 2 — lateral shoots; 3 — a shoot from the apical bud, exceeding lateral shoots in length and thickness; 4 — a shoot from the apical bud, lagging in development from lateral shoots; 5 — lateral shoots outgrowing the shoot from the apical bud and forming a fork; 6 — a shoot from the apical bud forming a fork with a shoot from a lateral bud; 7 — a lateral shoot not lagging in growth from the shoot from the apical bud.

щения. Если они нарастают с одинаковой интенсивностью на протяжении длительного времени, то это может привести к появлению в кроне двух мощных равноценных осей (рис. 4а) и реализации полиархического конструктивного плана организации дерева (рис. 5а).

В том случае, когда одна из сестринских осей отстает в темпах роста от другой, она начинает отклоняться в сторону и берет на себя функцию оси II порядка. Вторая, более быстрорастущая ось принимает ортотропное направление роста и становится лидирующей (рис. 4б, в). Таким образом, в результате дифференциации осей вилки

на лидирующую и подчиненную система из полиархической вновь становится иерархической.

Степень выраженности вилки в кроне определяется тем, как быстро происходит дифференциация осей на лидирующую и подчиненную. Если дифференциация вилки задерживается, то в кроне дерева появляется мощная ось II видимого порядка, на основе которой формируется долгоживущая ветвь (рис. 4б). В этом случае в конструктивной организации дерева прослеживаются элементы полиархической организации (рис. 5б).

Если дифференциация осей вилки начинается на следующий год после ее образования или

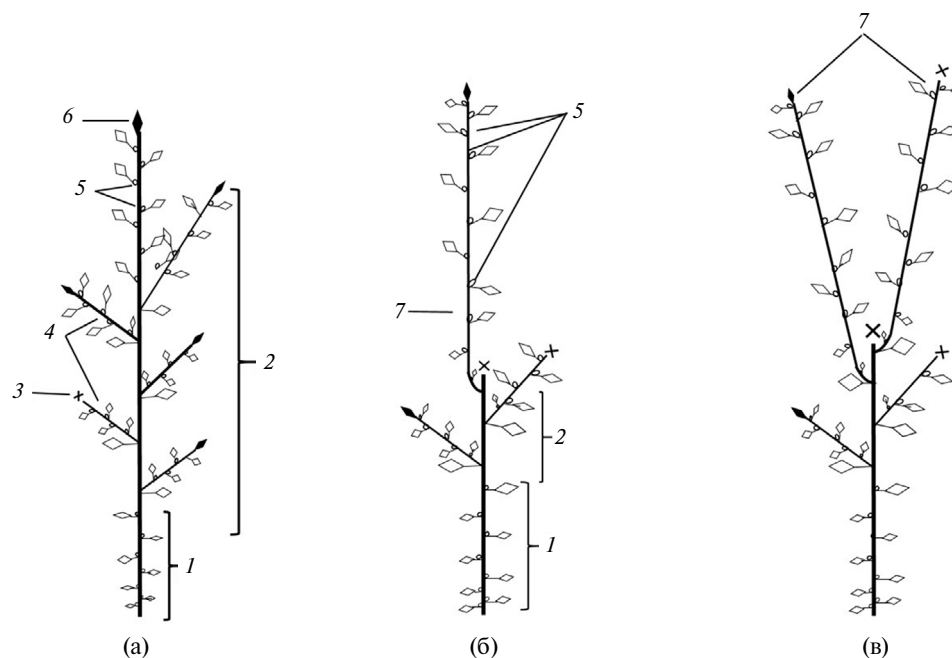


Рис. 3. Иерархические и полиархические системы, образовавшиеся в результате силлептического ветвления: а – иерархическая система, в которой силлептические побеги не перевершинивают материнский; б – иерархическая система, в которой один из силлептических побегов перевершинивает материнский; в – полиархическая система, в которой два силлептических побега перевершинивают материнский и образуют вилку.

1 – зона со спящими почками; 2 – зона силлептических побегов; 3 – завершение роста; 4 – силлептические побеги; 5 – почки регулярного возобновления; 6 – верхушечная почка; 7 – побеги замещения, функцию которых выполняют силлептические побеги.

Fig. 3. Hierarchic and polyarchic systems formed as a result of sylleptic branching: а – hierarchic system with sylleptic shoots not outgrowing the maternal one; б – hierarchic system with one of the sylleptic shoots outgrowing the maternal one; в – polyarchic system with two sylleptic shoots outgrowing the maternal one and forming a fork.

1 – zone with inactive buds; 2 – zone of sylleptic shoots; 3 – completion of growth; 4 – sylleptic shoots; 5 – shoots of regular innovation; 6 – crown bud; 7 – replacement shoots, the function of which is performed by sylleptic shoots.

в ближайшие несколько лет, то система быстро возвращается к иерархической организации, а само появление вилки мало отражается на общем плане строения дерева, так как отклонившаяся в сторону ось вилки будет незначительно отличаться от осей иерархической системы на этом уровне кроны (рис. 4в). Такой план организации дерева соответствует иерархическому (рис. 5в).

Быстрое нивелирование вилки, как и ее долгое сохранение в составе кроны в виде двух стволов можно рассматривать как крайние варианты ее развития.

Исследования зарубежных ученых (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999) показали, что существует еще один способ формирования вилки в кроне теневыносливых деревьев поздних стадий сукцессии, который у наших видов не реализуется. У *Fagus grandifolia* и *Tsuga canadensis* неоднократное появле-

ние таких полиархических элементов обусловлено изменением направления роста материнского побега, принимающего участие в формировании ствола, с ортотропного на плагиотропное. Вилку составляет ортотропно растущий побег замещения, участвующий в формировании ствола, и сохраняющаяся в течение продолжительного времени высокий темп нарастания плагиотропная часть материнского побега.

Способы формирования ветвей, отходящих от ствола. У деревьев помимо задачи освоения стволом пространства в вертикальном направлении стоит задача занятия ветвями пространства в горизонтальном направлении. Исследование побеговых систем, участвующих в образовании ствола, позволило нам выявить у всех изученных видов два способа формирования осей II порядка, на основе которых формируются ветви, отходящие от ствола.

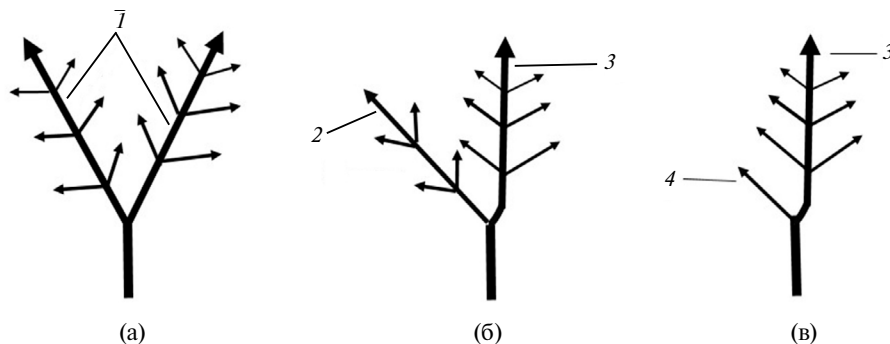


Рис. 4. Основные варианты развития вилки в течении пяти лет: а — образование двух мощных равноценных осей, развивающихся по программе ствола в течение четырех лет; б — образование мощной оси II порядка, образовавшейся в результате дифференции вилки на третий-четвертый год после возникновения; в — образование оси II порядка, практически не отличающейся от других осей, возникших из почек регулярного возобновления.

1 — вилка, формирующаяся в течении пяти лет; 2 — мощная боковая ось II порядка; 3 — ось, выполняющая функцию ствола; 4 — боковая ось II порядка, образовавшаяся в результате дифференции осей вилки на следующий год после возникновения.

Fig. 4. Main variants of fork development within five years: а — formation of two equal powerful axes developing according to the trunk program for four years; б — formation of a powerful axis of II order, formed as a result of a fork partition in the third-fourth year after its appearance; в — formation of an axis of II order hardly differing from other axes appeared from the buds of regular innovation.

1 — fork formed within five years; 2 — powerful side axis of II order; 3 — axis performing the function of trunk; 4 — side axis of II order formed as a result of differentiation of fork axes in the next year after appearance.

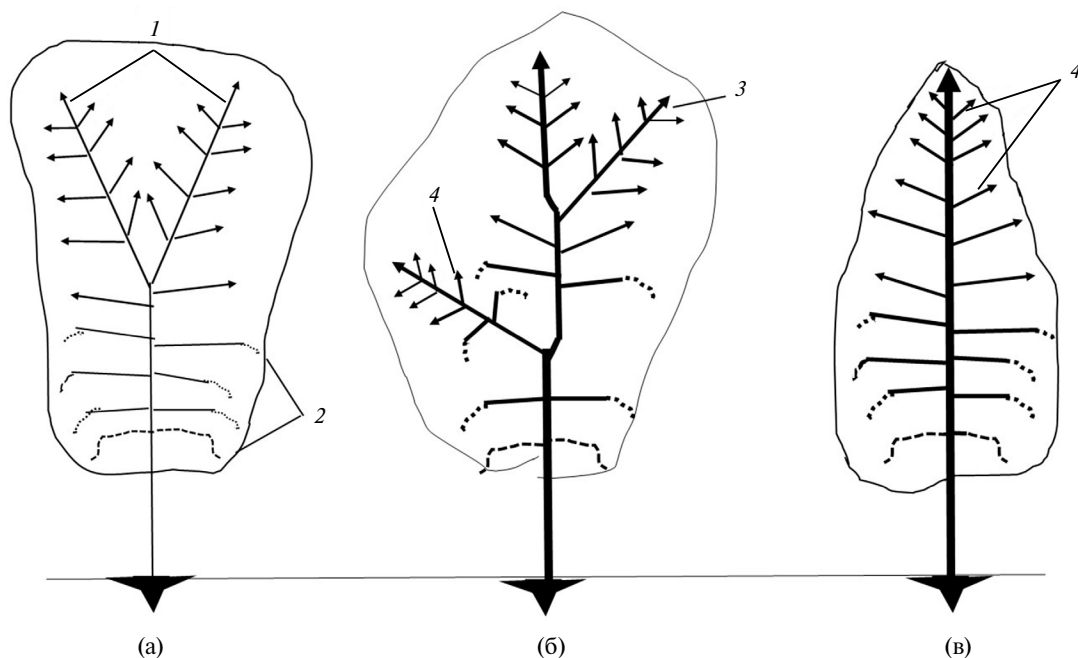


Рис. 5. Иерархическая конструктивная организация деревьев с элементами полиархической (а, б) и иерархической организации кроны (в).

1 — раздвоение ствола; 2 — отмирающие оси; 3 — мощные оси, образовавшиеся в результате дифференции осей вилки; 4 — растущие оси.

Fig. 5. Hierarchic structural organization of trees with elements of polyarchic (а, б) and hierarchic organization of the crown (в). 1 — trunk bifurcation; 2 — dying axes; 3 — powerful axes formed as a result of differentiation of fork axes; 4 — growing axes.



Рис. 6. Зонтиковидная крона *Acer platanoides* под пологом леса (а), появление лидирующей оси при образовании светового окна (б).

1 – вилка, состоящая из плагиотропно ориентированных осей; 2 – ось, изменившая направление роста с плагиотропного на ортотропный; 3 – ось, образовавшаяся из пазушной почки.

Fig. 6. Umbellate crown of *Acer platanoides* under the forest canopy (a), appearance of a leading axis after formation of a light gap (b).

1 – fork consisting of plagiotropically oriented axes; 2 – axis changed the direction of growth from plagiotropic to orthotropic; 3 – axis formed from an axillary bud.

Первый способ. Оси II порядка развиваются в результате силлептического или пролептического ветвления в процессе реализации иерархического конструктивного плана. Они регулярно появляются в кроне и соподчинены главной оси. Наиболее мощные оси II порядка формируются в том случае, когда образуются неявнополиархические системы побегов, т.е. боковые побеги не сильно уступают по длине и толщине побегу, участвующему в формировании оси I порядка (ствола). Самые мощные оси II порядка приурочены к дистальной части материнского побега, но у силлептически ветвящихся видов могут располагаться также и в медианной части (Antonova, Rudneva, 2010; Ermolova et al., 2012; Kostina et al., 2022).

Второй способ. Оси II порядка образуются в результате нарушения принципа иерархического соподчинения и формирования двух равнозначных осей вилки, с последующей их дифференциацией на главную и соподчиненную оси. Данный способ подробно рассмотрен выше. Он позволяет увеличить долговечность и мощность боковых осей и развивающихся на их основе ветвей. Появление таких ветвей менее эндогенно детерминировано, чем ветвей, образующихся первым способом.

Третий способ описан J. Millet, B. Bouchard,

C. Édelin (1998 b) для *Fagus grandifolia* и *Tsuga canadensis*. Верхушка побега, участвующего в формировании ствола, отклоняется в сторону (рис. 2д). Побег замещения развивается в дистальной или медианной части материнского побега. Темпы роста материнского побега в плагиотропном направлении длительное время сопоставимы с темпами роста побега замещения. В результате этих процессов может сформироваться мощная ветвь.

Экологические условия, влияющие на реализацию иерархической или полиархической фазы роста ствола. Изучение подроста *Acer platanoides* под пологом дуба показало, что верхушка ствола у деревьев обычно отмирает или, сохраняя способность к моноподильному нарастанию, образует очень короткие годовые приросты. Расположенные под верхушкой обычно две боковые оси образуют вилку, перерастают главную ось, а затем отклоняются в разные стороны. Крона становится плоской, приобретая зонтиковидный облик, что позволяет дереву в течение ряда лет сохранять жизнеспособность и улавливать скудный свет, проникающий под древесный полог (рис. 6а). При образовании светового окна одна из таких осей может изогнуться к свету и устремиться вверх, взяв на себя функцию ствола, а другая – крупной ветви (рис. 6б). Может также проснуться спящая почка и дать начало мощной ортотропно растущей

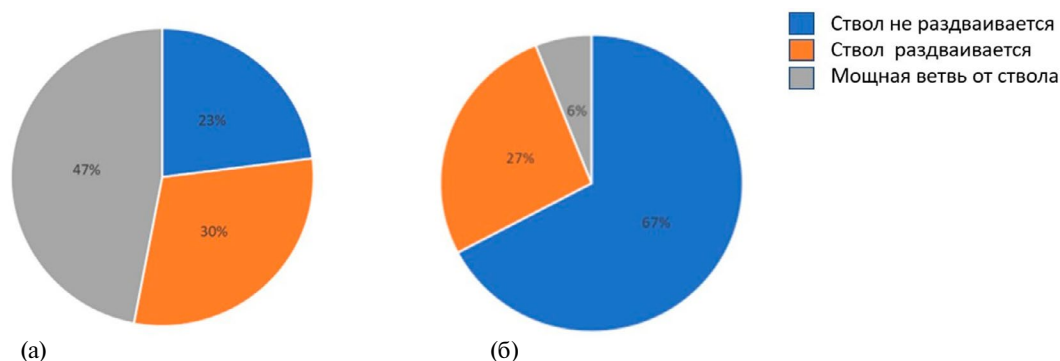


Рис. 7. Процентное соотношение деревьев *Betula pendula*, произрастающих на открытом пространстве (а) и в насаждениях (б) (выборка 30 особей для каждого варианта произрастания): без раздвоения ствола, с раздвоением ствола, с образованием мощной ветви.

Fig. 7. The percentage of *Betula pendula* trees growing in an open space (а) and in plantations (б) (sampling of 30 trees for each variant of growth): without trunk bifurcation, with trunk bifurcation, with formation of a powerful branch. Blue — Trunk not bifurcated, orange — Trunk bifurcated, gray — Heavy branch from the trunk.

оси, выполняющей функцию ствола. При этом происходит смена организации с полиархической на иерархическую и дерево выходит в верхний ярус фитоценоза. В том случае, когда улучшения условий освещенности не происходит, растения погибают.

У подроста *Picea abies* в условиях низкой освещенности зонтиковидная крона образуется в результате замедления в течение 5–6 лет моноподиального нарастания ствола и уменьшения длины годичных приростов до 1 см. Этот процесс завершается отмиранием верхушечной почки. Длина верхушки ствола, состоящей из коротких годичных приростов и боковых побегов, обычно не превышает 15–30 см. Нижележащие под такой верхушкой ветви длиной до 70 см растут плагиотропно и образуют зонтиковидную крону. При улучшении условий освещения одна из самых молодых боковых ветвей изменяет направление роста на ортотропное, что приводит к восстановлению лидерной оси — ствола.

У светолюбивых видов — *Betula pendula* и *Populus tremula* формирование зонтиковидной кроны в условиях затенения мы не наблюдали.

Габитус и конструктивная организация изученных деревьев, произрастающих на открытом пространстве, отличается от растущих в насаждениях. В насаждениях преимущество получают особи, растущие ввысь более быстрыми темпами. Крона таких деревьев отличается небольшой шириной и высоко поднята над землей. Раздвоение

ствола у таких деревьев можно наблюдать обычно на высоте более 10 м. Дифференциация вилки, возникающей в процессе раздвоения главной оси дерева на лидирующую и подчиненные оси, происходит обычно быстрее, чем на открытом пространстве. У свободно растущих деревьев можно чаще наблюдать раздвоение ствола и образование мощных долгоживущих ветвей, отходящих от ствола, как, например, у *Betula pendula* (рис. 7). Эти ветви с развивающимися на них из спящих почек системами побегов составляют крону старых генеративных и сенильных деревьев (Kostina et al., 2015a, b, 2016, 2020a, b). Единственным из изученных нами видов, у которого раздвоение ствола практически никогда не происходит, является *Picea abies* (Kostina et al., 2020a, b).

Сопоставление конструктивной организации изученных видов деревьев с их ролью в сукцессионной системе. В Московской области деревья ранних стадий сукцессий светолюбивы и нередко недолговечны, однако их конструктивная организация различается. *Betula pendula*, *B. alba*, *Populus tremula* обычно имеют иерархическую организацию кроны. Это связано с тем, что у *Populus tremula*, так же как у *Betula pendula* и *B. pubescens*, регулярно возникают двух-трехлетние полиархические или неявно полиархические системы, состоящие из 2–3, реже большего числа практически равноценных потенциальных осей замещения. Однако у этих видов дифференциация на лидирующую ось, которая входит в состав ствола, и подчиненные оси, дающие начало ветвям, происходит обыч-

но уже на второй-третий год (рис. 8а). Быстрая дифференциация регулярно возникающих вилок у осины и берез способствует сохранению в целом иерархической организации кроны. Однако в насаждениях и особенно на открытом пространстве у этих видов можно наблюдать и раздвоение ствола, и мощные ветви, особенно у берез.

У *Salix pentandra*, *S. alba* ярко выражена полиархическая организация кроны. У этих видов, особенно на открытом пространстве, образование вилок нередко приводит к формированию мощных ветвей, отходящих от ствола или к раздвоению ствола (рис. 8б).

В качестве эдификаторов зональных лесных сообществ обычно выступает *Picea abies*, *Quercus robur* и *Tilia cordata*. У *Picea abies* достаточно строго выдерживается иерархическая организация кроны.

Вилки у этого вида образуются редко и быстро нивелируются (рис. 8в).

Крона самого светолюбивого широколиственного вида — *Quercus robur* — формируется в результате чередования иерархической и полиархической стадии развития ствола и осей, отходящих от ствола, так же как и у других более теневыносливых широколиственных видов — *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*.

Например, у *Acer platanoides* побеговые системы, формирующиеся в результате моноподиального нарастания, обычно имеют четко выраженный иерархический план организации. Самые мощные боковые побеги по длине значительно уступают побегу из верхушечной почки, в результате чего ствол по темпам роста значительно обгоняет боковые оси. При переходе от моноподиального на-

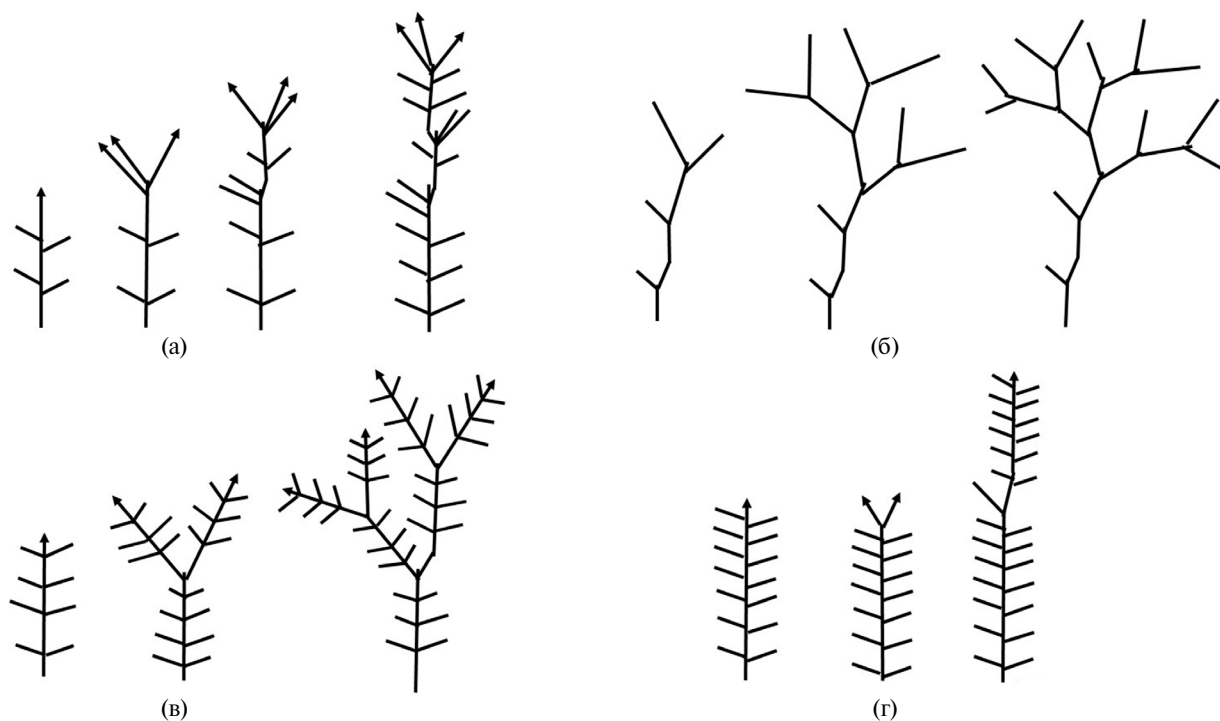


Рис. 8. Конструктивная организация изученных видов с позиции концепции организации кроны К. Эделина: а — иерархическая конструктивная организация *Populus tremula*, *Betula pendula* и *B. alba* с быстрым нивелированием часто возникающих вилок; б — иерархическая конструктивная организация *Salix alba* и *S. pentandra* с высокой долей полиархических элементов; в — иерархическая конструктивная организация *Acer platanoides* с регулярно возникающими полиархическими элементами; г — иерархическая конструктивная организация *Picea abies* с быстрым нивелированием редко возникающих вилок.

Fig. 8. Constructive organization of the studied species from the standpoint of the C. Edelin's concept of crown organization: а — hierarchic constructive organization of *Populus tremula*, *Betula pendula*, and *B. alba* with rapid leveling of frequently appearing forks; б — hierarchic constructive organization of *Salix alba* and *S. pentandra* with a high share of polyarchic elements; в — hierarchic constructive organization of *Acer platanoides* with regularly appearing polyarchic elements; г — hierarchic constructive organization of *Picea abies* with rapid leveling of rarely appearing forks.

растания к симподиальному нередко возникают две мощных оси замещения, которые формируют вилку. Реже оси замещения могут образоваться еще из нижерасположенной пары почек, но обычно они имеют несколько меньшие размеры, чем расположенные выше. Дифференциация осей вилки на лидирующую и подчиненную, как правило, начинается на четвертый-пятый год или позже, что приводит к раздвоению ствола или образованию крупных ветвей, превосходящих по длине и толщине ветви, развивающиеся при моноподиальном нарастании ствола. Конструктивную организацию этого вида можно охарактеризовать как иерархическую с регулярно возникающими полиархическими элементами, в большей степени выраженными у свободно растущих деревьев (рис. 8г).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, у всех рассмотренных нами видов может формироваться структура “вилка”, причем как в результате пролептического, так и силлептического ветвления. Возможность появления вилок не связана со способом нарастания побегов. При симподиальном нарастании вилка возникает за счет формирования двух побегов замещения, при моноподиальном — путем замедления роста побега из верхушечной почки по сравнению с двумя боковыми побегами.

Выявленные закономерности развития вилки, позволяют понять основные принципы формирования конструктивной организации изученных видов деревьев с позиций концепции К. Эделина.

Иерархический план организации дерева реализуется в том случае, когда в течение всего онтогенеза или на протяжении большей его части, в системе сохраняется лидерная ось — ствол. Боковые оси образуются в результате регулярного ветвления из почек возобновления и самые мощные из них приурочены к дистальной части побегов, из которых ствол состоит. В процессе нарастания ствола происходит формирование новых осей, в то время как образовавшиеся ранее отмирают.

Появление элементов полиархического конструктивного плана связано с формированием вилки. Степень выраженности элементов полиархической конструкции определяется тем, как долго оси замещения развиваются по программе ствола. Если они нарастают с одинаковой интенсивностью на

протяжении длительного времени, то это может привести к раздвоению ствола или к появлению мощной долгоживущей оси, отходящей от ствола, отмирание которой задерживается по сравнению с осями, образовавшимися в результате реализации иерархического конструктивного плана. Самые мощные боковые оси, которые практически не отличаются от ствола, образуются в том случае, когда ствол раздвоился, а потом один из сестринских стволов уступил лидерство другому.

Конструктивная организация кроны дерева во многом определяется условиями произрастания и, прежде всего, адаптацией к световому режиму. У подростка теневыносливых видов в условиях низкой освещенности формируется зонтиковидная крона, на что обращали внимание известные лесоводы (Timofeev, Dylis, 1953). У *Acer platanoides* она образуется путем реализации одного из вариантов развития вилки. Сходные адаптации к сильному затенению были описаны для *Quercus robur* (Pyatnitskiy, 1963; Stamenov, 20166), *Tilia platyphyllos* (Sharovkina, Antonova, 2011), *Ulmus glabra* (Seits, Antonova, 2012), *Fagus sylvatica* (Rosenbergar, Diaci, 2014). Образование зонтиковидной кроны характерно и для теневыносливых видов, произрастающих в Канаде (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999, Millet, Bouchard, 2003). Зонтиковидная крона формируется и у *Picea abies*, но не за счет образования вилки, а путем замедления нарастания лидерной оси по сравнению с боковыми плагиотропными ветвями.

У теневыносливых видов формирование мощных долговечных ветвей, образующихся в результате дифференциации осей вилки, происходит чаще, чем у светолюбивых видов. Однако высоко иерархическая конструктивная организация *Picea abies* свидетельствует и о других способах достижения долговечности ветвей у видов поздних стадий сукцессий, например за счет специфики побегов, развивающихся из спящих почек. Образование таких побегов инициируется отмиранием хвои на растущей скелетной оси. В дальнейшем побеги из спящих почек на скелетной ветви образуют многочисленные небольшие реитерационные комплексы, на которых сосредоточена основная масса хвои (Kostina et al., 2020a, b).

Реализация элементов полиархической организации, которую мы наблюдали у *Betula pendula* и других изученных нами видов, за исключением *Picea abies*, имеет свои преимущества и на открытом

пространстве, поскольку позволяет деревьям захватывать воздушное пространство в горизонтальном направлении и увеличивать фотосинтезирующую поверхность, вероятно противостоять порывам ветра. Образование мощных ветвей в результате дифференциации осей вилки при снижении темпов роста дерева в высоту является одной из причин, позволяющих объяснить, почему свободно растущие деревья имеют более раскидистую крону, но ниже по сравнению с деревьями в насаждениях (Morozov, 1930; Eizenreich, 1959).

Проведенное исследование показало, что между конструктивной организацией деревьев разных видов и их ролью в сукцессионной системе в Средней полосе европейской части России нет такой четкой корреляции, которая ранее была выявлена для видов умеренно-широколиственных лесов юго-западного Квебека. Так, среди светолюбивых видов ранних стадий сукцессии есть виды с четко выраженной полиархической организацией, а среди теневыносливых видов — с иерархической.

Раздвоение ствола можно рассматривать как проявление реитерации, под которой понимают морфогенетический процесс, позволяющий организму дублировать свою собственную элементарную архитектуру (Oldeman, 1974). У рассмотренных нами видов, за исключением *Picea abies*, реитерация немедленная автоматическая. Под немедленной реитерацией понимают формирование двух (реже более) равноценных побегов замещения (Barthelemy, Caraglio, 2007), а под автоматической (эндогенной) — включенность процесса повторения в наследственную модель роста вида, происходящего в онтогенезе неоднократно (Édelin, 1984). У *Picea abies* формирование вилки, по всей видимости, в большей степени обусловлено экзогенными факторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У рассмотренных видов деревьев умеренной зоны существует два способа формирования осей II порядка и образующихся на их основе ветвей, отходящих от ствола. При реализации иерархического плана оси II порядка уступают по размерам стволу, и их появление достаточно строго детерминировано. При формировании вилки с последующей дифференциацией осей на лидирующую и соподчиненную, могут сформироваться оси II порядка, которые по длительности существования и размерам превосходят

самые мощные ветви, образовавшиеся первым способом.

У изученных видов переход к нарастанию с образованием вилки обусловлен как экзогенными, так и эндогенными факторами. Степень детерминированности эндогенной составляющей этого процесса и последствия его реализации видоспецифичны.

Образование вилки с последующей ее дифференциацией на лидирующую и подчиненную ось в конструктивном отношении дает возможность деревьям формировать мощные и долгоживущие ветви, а также позволяет адаптироваться к разным условиям произрастания: на открытом пространстве сформировать более широкую крону, чем в насаждениях, а в условиях сильного затенения — зонтиковидную.

В средней полосе европейской части России отсутствует корреляция, которая была выявлена для девяти видов деревьев, произрастающих в лесах юго-западного Квебека (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999; Millet, Bouchard, 2003), между конструктивным планом организации дерева и его ролью в сукцессионной системе. Также отсутствует корреляция между степенью полиархичности и теневыносливостью и долговечностью деревьев, выявленная для лесов юго-западного Квебека.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Belova] Антонова И.С., Белова О.А. 2009. Об особенностях пространственно-временного строения побеговых систем некоторых древесных растений. — Труды 8 международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М. С. 31–35.
- [Antonova, Fat'janova] Антонова И.С., Фат'янова Е.В. 2013. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний. — Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. 32(31): 7–24.
- [Antonova, Rudneva] Антонова И.С., Руднева М.В. 2010. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch. и *Betula pendula* Roth на вир-

- гинильной стадии развития. — В кн.: Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника. Киров. С. 301–307.
- [Antonova et al.] Антонова И.С., Сейц К.С., Белова О.А. 2007. Анализ побеговых систем некоторых представителей семейств Ulmaceae Mirb. и Celtidaceae Link. — В кн.: Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М. С. 153–155.
- [Antonova, Sharovkina] Антонова И.С., Шаровкина М.М. 2012. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата. — Бот. журн. 97(9): 1192–1205.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Ann. Bot. 99: 375–407.
- [Chistyakova] Чистякова А.А. 1979. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. — Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 84(1): 85–98.
- [Chistyakova] Чистякова А.А. 1988. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев). — Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 93(6): 93–105.
- Édelin C. 1984. L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Doctoral thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 258 p.
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'arkitekture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier. P. 154–168.
- [Eizenreikh] Эйзенрейх Х. 1959. Быстрорастущие древесные породы. М. 508 с.
- [Ermolova et al.] Ермолова Л.С., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А. 2012. Морфологические особенности и сезонное развитие березы повислой в молодых древостоях на залежах. — Лесоведение. 6: 30–43.
- [Gattsuk] Гатцук Л.Е. 1974. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 79(1): 100–113.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2010. Ивы Южного Урала: биоморфы, экоморфы, ландшафтные группы. — Вестн. ТюмГУ. 3: 39–45.
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015a. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597.
- [Kostina et al.] Костина М.В. Барабанщикова Н.С., Битюгова Г.В., Ясинская О.И., Дубах А.М. 2015b. Структурные модификации кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth) в зависимости от экологических условий произрастания. — Сибирский экологический журнал. 22(5): 710–724.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2016. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных моделей и реитерации. — Вестник Удмурдского ун-та. Серия: Биология. Науки о Земле. 4: 32–42.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2020a. Роль спящих почек в построении кроны у некоторых хвойных и лиственных видов деревьев умеренной зоны. — Сибирский экологический журнал. 3: 344–357.
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020b. Role of Dormant Buds in Crown Architecture in Coniferous and Deciduous Trees of the Temperate Zone. — Contemporary Problems of Ecology. 13(3): 274–284.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. 2022. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth — Социально-экологические технологии. 12(3): 257–283.
- Millet J., Bouchard B., Édelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Édelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Canadian Journal of Botany. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Édelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Canadian Journal of Botany. 33: 726–739.
- [Morozov] Морозов Г.Ф. 1930. Учение о лесе. М., Л. 440 с.
- [Nedoseko] Недосеко О.И. 1993. Онторморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- [Nedoseko] Недосеко О.И. 2014. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онторморфогенез и жизненные формы. Монография. Нижний Новгород. 426 с.
- [Notov] Нотов А.А. 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. — Журн. общ. биол. 60(1): 60–79.
- Oldeman R.A.A. 1974. Architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Mémoire. № 73, Paris. 204 p.
- [Pyatnitskiy] Пятницкий С.С. 1963. Вегетативный лес. М. 448 с.
- [Romanovsky] Романовский А.М. 2001. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье. — Бот. журн. 86(8): 72–85.
- Rosenberger D., Diaci J. 2014. Architecture of *Fagus sylvatica* regeneration improves over time in mixed old growth and managed. — Forest Ecology and Management. 318: 334–340.
- [Seits, Antonova] Сейц К.С., Антонова И.С. 2012. Структура изменчивости побегов в кроне древесного рас-

- тения *Ulmus laevis* (Ulmaceae). — Бот. журн. 97(5): 593–613.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 378 с.
- [Serebryakova et al.] Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. 2006. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М. 543 с.
- [Shafranova] Шафранова Л.М. 1990. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия “растение”). — Журн. общ. биол. 51(1): 72–89.
- [Sharovkina, Antonova] Шаровкина М.М., Антонова И.С. 2011. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях. — Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 3: 26–36.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2016а. Преобразование кроны *Quercus robur* L. в онтогенезе в сообществах с разным уровнем освещенности. — Известия Уфимского научного центра РАН. 1: 66–71.
- [Stamenov] Стаменов М.Н. 2016б. Структурно-функциональное разнообразие и количественные признаки двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в различных условиях освещения в центре Европейской России. — Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 1: 49–61.
- [Timofeev, Dylis] Тимофеев В.Н., Дылис Н.В. 1953. Лесоводство. М. 552 с.
- Tomlinson P.B. 1982. Chance and design in the construction of plants. — In: Axioms and Principles of Plant Construction. Hague. P. 162–183.
- [Vahrameeva] Вахрамеева М.Г. 1975. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена. — Вестник МГУ. 6: 116–119.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. С. 81–102.
- [Zhmylev et al.] Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С. А. 2002. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М. 240 с.

CONSTRUCTIVE ORGANIZATION OF FOREST-FORMING TREE SPECIES GROWING IN THE MIDDLE ZONE OF EUROPEAN RUSSIA

M. V. Kostina^{1, *}, N. S. Barabanshchikova^{2, **}, O. I. Nedoseko^{3, ***}, M. N. Stamenov⁴

¹Sevastopol State University
Universitetskaya Str., 33, Sevastopol, 299053, Russia

²Moscow Pedagogical State University
Kibalchich Str., 6/3, Moscow, 129164, Russia

³Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod – National Research University, Arzamas Branch
K. Marks Str., 36, Arzamas, 607220, Russia

⁴Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS
Komz'in Str., 10, Togliatti, 445003, Russia

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

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

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

The purpose of this report is to reveal features of structural organization of 12 species of trees of the temperate zone, which constitute the first layer of phytocenoses, from the standpoint of the concept of C. Edelin (1991). The structural organization of the studied species is based on the principle of hierarchic construction of the crown, i.e. the subordination of lateral skeletal axes to the main axis, the trunk. In flowering plants, sympodial growth is widespread, in one of its variants there are prerequisites for the appearance of elements of polyarchic organization in the crown – two equivalent axes forming a fork, which sometimes leads to a bifurcation of the trunk. Subsequent differentiation of the fork axes into the leading and subordinate can lead to the formation of branches that exceed the branches of the hierarchic organization in terms of durability and power. The appearance of elements of a polyarchic organization is less determinate than of the elements of a hierarchic one. Among the studied species, the forks appear less often in *Picea abies*, and more often in *Salix alba* and *S. pentandra*. In shade-tolerant species under low light conditions, the inclusion of elements of a polyarchic organization in a hierarchic structure underlies the formation of an umbellate crown, and in open space in all species, except *Picea abies*, it allows forming more spreading crown. No correlation

was revealed between the structural organization of the studied species and their role in the successional system, as well as between their longevity and shade resistance.

The research was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga Basin” (registration number 1021060107217-0-1.6.19).

Keywords: trees, growth, branching, annual shoots, shoot systems, skeletal axes of visible orders, constructive organization

REFERENCES

- Antonova I.S., Belova O.A. 2009. On the peculiarities of the space-time structure of shoot systems of some woody plants. — Proceedings of the 8th international conference on plant morphology dedicated to the memory of the I.G. and T.I. Serebryakovs. Moscow. P. 31–35 (In Russ.).
- Antonova I.S., Fatyanova E.V. 2013. To the question of the structure of the branches of the temperate zone trees in the context of ontogenetic states. — Vestnik Tver State University. Biology and Ecology series. 32(31): 7–24. (In Russ.).
- Antonova I.S., Rudneva M.V. 2010. The structure of the shoot complexes of the top of the tree of *Betula litwinowii* Doluch and *Betula pendula* Roth at the virgin stage of development. — In: Biological types of Christen Raunkier and modern botany. Kirov. P. 301–307 (In Russ.).
- Antonova I.S., Seitz K.S., Belova O.A. 2007. Analysis of shoot systems of some members of the Ulmaceae Mirb families. Celtidaceae Link. — In: Materials of the conference on plant morphology and taxonomy dedicated to the 300th anniversary of the birth of Karl Linnaeus. Moscow. P. 153–155. (In Russ.).
- Antonova I.S., Sharovkina M.M. 2012. Some features of the structure of shoot systems and the development of the crown of generative trees *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) of three age-related stages in a temperate continental climate. — Bot. Zhurn. 97(9): 1192–1205 (In Russ.).
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Ann. Bot. 99: 375–407.
- Chistyakova A.A. 1979. Large life cycle of *Tilia cordata* Mill. — MOIP Bulletin. Department Biological. 84(1): 85–98 (In Russ.).
- Chistyakova A.A. 1988. Life forms and their spectra as an indicator of the state of the species in the cenosis (on the example of broad-leaved trees). — MOIP Bulletin. Department Biological. 93(6): 93–105 (In Russ.).
- Édelin C. 1984. L'architecture monopodiale. L'exemple de quel-ques arbres d'Asie tropicale. Doctoral thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 258 p.
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'arkitekture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier. P. 154–168.
- Eisenreich H. 1959. Fast-growing tree species. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Ermolova L.S., Gulbe Ya.I., Gulbe T.A. 2012. Morphological features and seasonal development of European birch in young stands of trees on the grassland. — Forest Science. 6: 30–43 (In Russ.).
- Gatzuk L.E. 1974. Gemaxylar plants and the system of subordinate units of their shoot body. — Bul. MOIP. Department Biological. 79(1): 100–113 (In Russ.).
- Hetmanets I.A. 2010. Willows of the Southern Urals: biomorphs, ecomorphs, landscape groups. — Vestnik of Tyumen State University. 3: 39–45 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth) crown in relation to environmental conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597.
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2016. The study of the crown of maple ash-leaved (*Acer negundo* L.) from the standpoint of the concept of architectural models and reiteration. — Bulletin of Udmurt University. Series: Biology. Earth sciences. 4: 32–42 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020a. The role of dormant buds in the crown construction in some coniferous and deciduous tree species of temperate zone. — Siberian Ecological Journal. 3: 344–357 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2020b. Role of dormant buds in crown architecture in coniferous and deciduous trees of the temperate zone. — Contemporary Problems of Ecology. 13(3): 274–284.
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. 2022. Constructive organization of *Betula pendula* Roth — Social and environmental technologies. 12(3): 257–283 (In Russ.).
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Canadian Journal of Botany. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Canadian Journal of Botany. 33: 726–739.

- Morozov G.F. 1930. Forest doctrine. Moscow, Leningrad. 440 p. (In Russ.).
- Nedoseko O.I. 1993. Ontomorphogenesis of *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: Abstract of thesis on competition of a scientific degree of candidate of Biological Sciences. Moscow. 16 p. (In Russ.).
- Nedoseko O.I. 2014. Architectonics of willows using the example of a sharp-leaved willow. — In: Materials of the IX International Conference on Ecological Plant Morphology, dedicated to the memory of I.G. and T.I. Serebryakovs (to the 100th anniversary of the birth of I.G. Serebryakov). Vol. 2. Moscow. P. 326–329 (In Russ.).
- Notov A.A. 1999. On the characteristic aspects of the functional organization and individual development of modular facilities. — General Biology Journal. 60(1): 60–79 (In Russ.).
- Oldeman R.A.A. 1974. Architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Mémoire. № 73. Paris. 204 p.
- Pyatnitsky S.S. 1963. Vegetative forest. Moscow. 448 p. (In Russ.).
- Romanovsky A.M. 2001. Multivariety of the ontogenesis of *Picea abies* (Pinaceae) in Bryansk forest. — Bot. Zhurn. 86(8): 72–85 (In Russ.).
- Rosenberger D., Diaci J. 2014. Architecture of *Fagus sylvatica* regeneration improves over time in mixed old growth and managed. — Forest Ecology and Management. 318: 334–340.
- Seitz K.S., Antonova I.S. 2012. The Structure of variability of shoots in the crown of the woody plant *Ulmus laevis* (Ulmaceae). — Bot. Zhurn. 97(5): 593–613 (In Russ.).
- Shafranova L.M. 1990. Plant as a life form (More on the content of the concept “plant”). — General Biology Journal. 51(1): 72–89 (In Russ.).
- Sharovkina M.M., Antonova I.S. 2011. Some features of the structure of the crown of young generative trees *Tilia platyphyllos* Scop. in different environmental conditions. — Bulletin of St. Petersburg State University. Ser. 3. Biology. 3: 26–36 (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ecological morphology of plants. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. et al. 2006. Botany with the basics of phytocenology: Anatomy and morphology of plants M: ICC “Academic Book”. 543 p. (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2016a. Conversion of *Quercus robur* L. crown in ontogenesis in the communities with different levels of illumination. — Proceedings of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 1: 66–71 (In Russ.).
- Stamenov M.N. 2016b. Structural and functional diversity and quantitative features of two-year-old shoot systems in pre-generative individuals *Quercus robur* L. (Fagaceae) in various lighting conditions in the center of European Russia. — Bulletin of St. Petersburg State University. Ser. 3. Biology. 1: 49–61 (In Russ.).
- Tomlinson P.B. 1982. Chance and design in the construction of plants. — Axioms and Principles of Plant Construction. Hague. P. 162–183.
- Timofeev V.N., Dylis N.V. 1953. Forestry. Moscow. 552 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1968. Age stages in the ontogenesis of European ash (*Fraxinus excelsior* L.). — In: Questions of morphogenesis of flowering plants and the structure of their populations. Moscow. P. 81–102 (In Russ.).
- Zhmylev et al. 2002. Biomorphology of plants: an illustrated dictionary. Moscow. 240 p.

СООБЩЕНИЯ

НОВЫЙ РОД *SCHVEDOVIA* (SCHVEDOVIALES, SCHVEDOVIACEA) ИЗ ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© 2024 г. Г. Н. Садовников¹, *

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

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

Поступила в редакцию 18.06.2023 г.
Получена после доработки 19.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Вид *Yavorskyia radczekovii* Schvedov из пермских вулканитов Средней Сибири, считавшийся цикадофитом, отличается от других видов рода (в том числе – типового *Yavorskyia mungatica*) наклонным (а не почти перпендикулярным рахису) положением катадромных долей листьев и жилками, не параллельными их боковым краям. На таких листьях из местонахождения Кочумдек-2 в бассейне Нижней Тунгуски обнаружены структуры, которые, возможно, являются мегаспорангиями (на анадромных долях) и микроспорангиями (на катадромных долях). Выделен новый род папоротников *Schvedovia*.

Ключевые слова: *Yavorskyia*, новый род *Schvedovia*, цикадофит, спорангии, папоротники

DOI: 10.31857/S0006813624050055, **EDN:** QJTFUR

Вид *Yavorskyia radczekovii* Schvedov из пермских вулканитов Средней Сибири считался цикадофитом, хотя органы размножения его не были известны (Goman'kov, 2006; Goman'kov, Meyen, 1986). В начале формирования вулканогенных отложений (гагарьеостровская свита и ее аналоги, северодвинский век) широко распространен древесный ярус. В нем доминируют *Cordaites*, в травянистом покрове склонов – папоротники *Todites* и *Prynadaeopteris*, в травянистом покрове низин – членистостебельные *Phyllothea*. *Yavorskyia mungatica* Radczenko идентифицирована в гагарьеостровской свите. В самом верху свиты известно захоронение с доминированием *Yavorskyia* sp. Палинокомплексы – палеофитные (Sadovnikov, 1981). Выше (тутончанская свита и ее аналоги, вятский век) древесный ярус редок и представлен хвойными (?) *Voltzia*. В травянистом покрове склонов доминируют папоротники *Acrostichides* (*Lazaripteris*), *Cladophlebis*, *Todites*, *Pecopteris*, *Tungussopteris*, гинкгоопсиды *Madygenia*, а в травянистом покрове низин – членистостебельные (?) *Paracalamites*. Палинокомплексы чаще палеофитные, не отличающиеся существенно от гагарьеостровских. Сохранность “палеофитного” материала часто очень хорошая. Более редки мезофитные палинокомплексы, не

имеющие почти ничего общего с гагарьеостровскими. Смешанные комплексы практически отсутствуют. Видимо, в вятском веке в регионе существовали два типа растительных сообществ. Вновь появившиеся (мезофитные) располагались на вулканическом плато, а существовавшие ранее (палеофитные) – вдали от него (Sadovnikov, 2016). Из стратиграфических аналогов тутончанской свиты описана *Yavorskyia radczekovii*. *Yavorskyia mungatica* Radczenko идентифицирована в гагарьеостровской свите. Показано, что этот вид не может рассматриваться как цикадофит (см. ниже, рубрики Сравнение порядка *Schvedoviales* и рода *Schvedovia*).

Г. П. Радченко установил монотипный род *Yavorskyia* Radczenko в Кузбассе (Radchenko, 1936), затем диагностировал типовой вид рода *Y. mungatica* Radczenko в сборах Л. М. Шорохова и Ф. И. Кузнецова в 1936–1937 гг. (Slavnin, 1974; Sadovnikov, 1974, 2018a, b, c) из верхов пермских угленосных отложений Тунгусского бассейна (Radchenko, Schvedov, 1940), описал *Y. hebetata* из Кузбасса (Gorelova, Radchenko, 1962). Листья *Yavorskyia* перисто-рассеченные с двураздельными сегментами. В каждый сегмент вступает одна жилка, несколько раз дихотомически ветвящаяся. Анадромные части сегментов

короткие, акроскопические, почти параллельные рахису листа, с расходящимися жилками, иногда отсутствуют. Катадромные части сегментов длинные, параллельнокрайние. Жилки в них несколько раз ветвятся лишь вблизи основания сегмента, а далее параллельны его краям и выходят в край только у верхушки. Это придает растению сходство с цикадофитами, к которым их и относили.

Н. А. Шведов (Shvedov, 1963) описал *Yavorskyia radczenkovi* Schvedov и *Y. arctica* Schvedov из сборов Я. И. Полькина в вулканогенно-осадочных отложениях на южном берегу оз. Хантайское в Норильском районе. По общей морфологии листа *Y. arctica* была близка типовому виду *Y. mungatica*, а *Y. radczenkovi* отличалась наклонными катадромными частями сегментов и жилками, не параллельными краям. Н. К. Могучева (Mogucheva, 1973) отметила *Y. radczenkoi* в тутончанской свите (Кольцо). Этот же вид вместе с *Y. arctica* и новым *Y. serrata* Mogutcheva указан ею с северного (р. Хантай-Чопко) и южного (руч. Железный) берегов оз. Хантайское. Фертильные листья ни в Кузбассе, ни в Норильском районе не были известны.

Многочисленная дихотомия и расхождение жилок вблизи оснований анадромных сегментов; редкая дихотомия жилок и слабое расхождение краев средних частей анадромных сегментов; отсутствие фертильных структур, свойственных цикадофитам; присутствие овоидальных вместилищ (спорангиев?) с округлыми спорами (?) в них дают основание отнести растение не к цикадофитам, а к папоротникам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для статьи послужили палеонтологические находки из местонахождения Кочумдек-2, собранные А. А. Боручинкиной (объединение “Аэрогеология”), которые сейчас хранятся в Государственном Дарвиновском музее г. Москвы (ГДМ).

Местонахождение Кочумдек-2 находится на правом берегу р. Кочумдек (большой правый приток р. Нижняя Тунгуска ниже пос. Тутончаны) около 58 км от устья по прямой, в 15 км по прямой (около 24 км по реке) к северо-западу от устья р. Хаимкен (впадает в р. Кочумдек) слева в самой восточной точке долины, где ее направление резко изменяется с юго-восточного на юго-юго-западное.

В местонахождении вскрыты слоистые туфоалевролиты и туфоаргиллиты, содержащие в основании

двустворки *Palaeonodonta biltchanica* Malovetskaya (более 40, идентификация по И. М. Маловецкой (Malovetskaya et al., 1976)). Здесь и ниже в скобках приводится число экземпляров. В 2.5 м выше встречаются *Schvedovia radczenkovi* (Schvedov) Sadovnikov (6), *Acrostichides* (?) sp., *Boweria* (?) sp.

В захоронении в 12.5 м от основания обнажения присутствуют единичные остатки растений *Neokoretrophyllites* cf. *annularioides* Radczenko (2) (обычных для тутончанских отложений), *Equisetites* (?) sp. (1) и свойственные вятскому ярусу конхостраки *Cyclotunguzites* Novojilov (идентифицированные Н. И. Новожиловым) (Orlova, Sadovnikov, 2009). В нескольких захоронениях встречаются *Schvedovia* sp. (11) и *Schvedovia* (vel? *Glossophyllum*) sp. (2–15). Кроме них встречаются единичные цианобионты, бурые водоросли *Kotchumdeckia* sp., членистостебельные *Neokoretrophyllites* (?) cf. *linearis* Prynada. В 13.5–18.5 м от основания встречаются бурые водоросли *Kotchumdeckia* sp. (10), растения: *Paracalamites* sp. (6), *Equisetites* (?) sp. (7), *Cladophlebis* cf. *kaoiana* Sze (1), кодоминируют *Schvedovia* sp. (11) без видовой идентификации; в 18.5 м от основания – бурые водоросли *Kotchumdeckia* sp. (6), растения *Neokoretrophyllites* cf. *annularioides* Radczenko (2).

Выше встречаются растения *Paracalamites* sp. (3), *Radicitis* (?) sp. (1), *Sphenopteris* sp. (1), *Pecopteris* sp. (18), *Cladophlebis* sp. (12), *Filices* sp. indet. (16), *Schvedovia* (vel? *Glossophyllum*) sp. (2); в 19.5 м от основания – бурые водоросли *Kotchumdeckia* sp. (3), растения *Paracalamites* sp. (10), *Radicitis* (?) sp. (121), *Sphenopteris* aff. *trisepta* Shvedov (2), *S.* cf. *tutonczanica* Sadovnik. in litt. (3), *Pecopteris* sp. (14), *Cladophlebis* (?) aff. *crenulata* Kiritch. (19), *Cladophlebis* cf. *zauronica* Pryn. (2), *Schvedovia* (vel? *Glossophyllum*) sp. (15).

В статье использованы фотографии, которые выполнил П. А. Богомазов (фотолаборатория ГДМ). Автором подобран материал для фотографирования, даны рекомендации по особенностям освещения и режима съемки.

ОПИСАНИЕ РАСТЕНИЙ

Порядок *Schvedoviales* Sadovnikov ordo nov.

Название – по названию типового рода *Schvedovia*.

Типовой род – *Schvedovia* Sadovnikov gen. nov.

Description. Leaves large, simply pinnate. Pinnule divided into two segments. Anadromous segments

smaller than catadromous ones, acroscopic or directed at a smaller angle to the rachis, with dichotomous venation and divergent veins. Catadromous segments are larger, oblong, directed at a significant angle to leaf rachis, the vein branches entering the segments dichotomize several times. Bifurcations diverge slightly.

Описание. Листья большие просто-перистые. Перышко рассечено на два сегмента. Анадромные сегменты меньших размеров, акроскопические или направленные под меньшим углом к стержню, с дихотомическим жилкованием и расходящимися жилками. Катадромные сегменты больше, продолговатые, направлены под значительным углом к стержню листа. Ответвления жилки, входящие в сегменты, несколько раз дихотомируют. Разветвления слабо расходятся.

Сравнение. По морфологии листа порядок резко отличается от всех других разноспоровых папоротников. У других порядков разноспоровых папоротников в спорангии одна мегаспора, обычных перистых листьев нет. Листья либо со средней жилкой и специфическим жилкованием, похожим на перистое или сетчатое (*Salviniales*), либо шиловидные, либо состоят из двух или четырех листочков с веерным жилкованием (*Marsiliales*). У видов порядка *Schvedoviales* листья перистые, в спорангии (?) видно от 3 до 6 спор (?), а полное число их больше, поскольку они перекрывают друг друга.

У *Schvedoviales* листья перистые, с перышками, рассеченными на два сегмента. Жилкование сегментов краебежное, но жилки доходят до краев только вблизи основания и выше линии наибольшей ширины. На больших средних частях сегментов они не доходят до краев. Жилки дихотомируют повторно сближенно вблизи основания и затем редко рассеянно в разных частях сегмента, где они почти параллельны боковым краям. В строении органов размножения этого растения и цикадофитов нет никакого сходства.

Родовой состав: *Schvedovia* Sadovnikov gen. nov. и (предположительно) *Yavorskyia* Radczenko, 1936.

Распространение. Верхняя (в том числе терминальная) пермь Средней Сибири, экозоны *Cordaites clercii* ... *Bipemphigus gennisi*, *Quadrocladus pachyphyllus* ... *Bipemphigus gennisi*, которые соответствуют зонам *Clarkina subcarinate*, *Clarkina bachmanni* и, возможно, экозоне *Quadrocladus pachyphyllum* ... *Echinolimnadia mattoxi* (зона *Clarkina nodosa*) вятского яруса верхней

перми (Sadovnikov, 2012, 2013a, b, c, 2014a, b; Kozur, Weems, 2010, 2011).

Семейство *Schvedoviaceae* Sadovnikov fam. nov.

Название — по названию рода *Schvedovia*.

Типовой род — *Schvedovia* Sadovnikov, gen. nov.

Diagnosis. The leaves are large, simply pinnate. The feather is divided into two segments. Anadromous segments are smaller, acroscopic or directed at a smaller angle to the rod, with dichotomous venation and divergent veins. The catadromic segments are larger, oblong, directed at a significant angle to the stem of the leaf, the branches of the vein included in the segments dichotomize several times. The branches diverge slightly.

Диагноз. Листья большие просто-перистые. Перышко рассечено на два сегмента. Анадромные сегменты меньших размеров, акроскопические или направленные под меньшим углом к стержню, с дихотомическим жилкованием и расходящимися жилками. Катадромные сегменты больше, продолговатые, направлены под значительным углом к стержню листа. Ответвления жилки, входящие в сегменты, несколько раз дихотомируют. Разветвления слабо расходятся.

Замечания. Поскольку семейство является единственным в порядке, его диагноз совпадает с диагнозом порядка.

Под *Schvedovia* Sadovnikov, gen. nov.

Название — в честь Николая Александровича Шведова, известного палеоботаника, специалиста по растениям верхнего палеозоя и триаса Сибири, описавшего вид, выбранный типовым видом рода.

Типовой вид — *Yavorskyia radczenkovi* Schvedov, 1963.

Description. Pinnules dissected into two segments. Anadromous segments of considerable size, directed to the rachis at an angle of 35–65°, with slightly diverging veins. Catadromous segments larger than anadromous ones, oblong, directed towards the leaf rachis in its middle part at an angle of 70–80°, at the tip — at a sharper angle. There are megasporangia on the anadromous segments.

Описание. Каждое перышко рассечено на два сегмента. Анадромные сегменты значительного размера, направлены к стержню под углом 35–65°, со слегка расходящимися жилками. Катадромные сегменты крупнее анадромных, продолговатые, направлены к стержню листа в его средней

части под углом 70–80°, у верхушки — под более острым углом. На анадромных сегментах имеются мегаспорангии.

Сравнение. У *Schvedovia* и *Yavorskiya* лист перистый, с перышками, рассеченными на два сегмента. Но у *Schvedovia* сегменты не очень сильно отличаются по размеру, а у *Yavorskiya* анабазальные сегменты намного меньше катабазальных либо отсутствуют. Жилкование сегментов крабежное, но жилки доходят до краев только вблизи основания и выше линии наибольшей ширины. На больших средних частях сегментов они не доходят до краев. У *Yavorskiya* жилки дихотомизируют повторно сближенно вблизи основания и затем редко рассеянно в разных частях сегмента, где они почти параллельны боковым краям (поэтому растение и считают цикадофитом). У *Schvedovia* жилкование вблизи основания сегмента изучить не удалось, а далее жилки редко дихотомизируют, слабо расходятся, как и боковые края сегментов.

На анадромных сегментах типового вида присутствуют овоидальные вместилища, в средней части каждого из которых — по несколько округлых образований. При этом спорангии (?) располагаются на листьях, не отличающихся от стерильных. Это могут быть либо мегаспорангии с мегаспорами, либо (как у *Salvinia*) сорусы с овоидальными индузиями. Автор склонен принять первый вариант.

***Schvedovia radczenkovi* (Schvedov) Sadovnikov,**
comb. nov., emend.

Табл. I, фиг. 3–6

Yavorskiya radczenkovi: Шведов, 1963, табл. II, фиг. 1, 2, 3а, 4; Садовников, 2017, рис. 5.

Yavorskiya radczenkoi: Могучева, 1973, табл. XXXVIII фиг. 12?, не табл. XXXIX, фиг. 5, 6.

Голотип — табл. II, фиг. 1, 2, 3 а, 4 из юрехской свиты в верховьях руч. Железный на южном берегу оз. Хантайское (Shvedov, 1963).

Description. Anadromous segments smaller than catadromous ones, acroscopic, or directed at a smaller angle to the rachis than catadromous ones, with dichotomous venation and divergent veins. Catadromous segments are larger, oblong, directed at a significant angle to leaf rachis, the vein branches entering the segments dichotomize several times. Bifurcations diverge slightly. Microsporangia (?) are located on catadromous

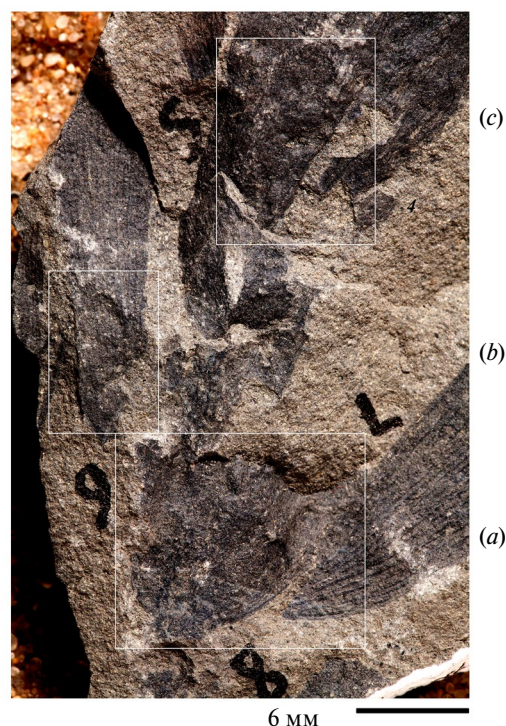


Рис. 1. Фрагмент вайи *Schvedovia radczenkovi*, общий вид: а — основание анабазального сегмента; видны вместилища (спорангии?) с несколькими спорами (?); b, c — средние части анабазальных сегментов; видны овальные вместилища (спорангии?) с несколькими округлыми спорами (?).

Fig. 1. Fragment of *Schvedovia radczenkovi* frond, general view: a — base of an anabasal segment; receptacles (sporangia?) with several spores (?) are visible; b, c — middle parts of anabasal segments; oval receptacles (sporangia?) with several rounded spores (?) are visible.

segments, small, single, spaced. Megasporangia (?) ovoid, located on anadromous segments.

Описание. Анадромные сегменты длиной более 25 мм и шириной около 12 мм, направлены под углом 10–15° к стержню. Катадромные сегменты длиной более 35 мм и шириной около 10 мм, с расходящимися краями, направлены к стержню под углом 35–65°. В катадромном сегменте жилки у основания расходящиеся, затем слабо расходящиеся. На анадромных сегментах имеется по несколько овоидальных вместилищ размером 1.5–4 мм; в средней части каждого из них — по несколько округлых образований диаметром 0.4–0.8 мм. Это могут быть либо спорангии со спорами, либо (как у *Salvinia*) сорусы с овоидальными индузиями. Автору кажется предпочтительным первый вариант. На катадромных сегментах в разных их частях встречаются немногочисленные овальные или округлые

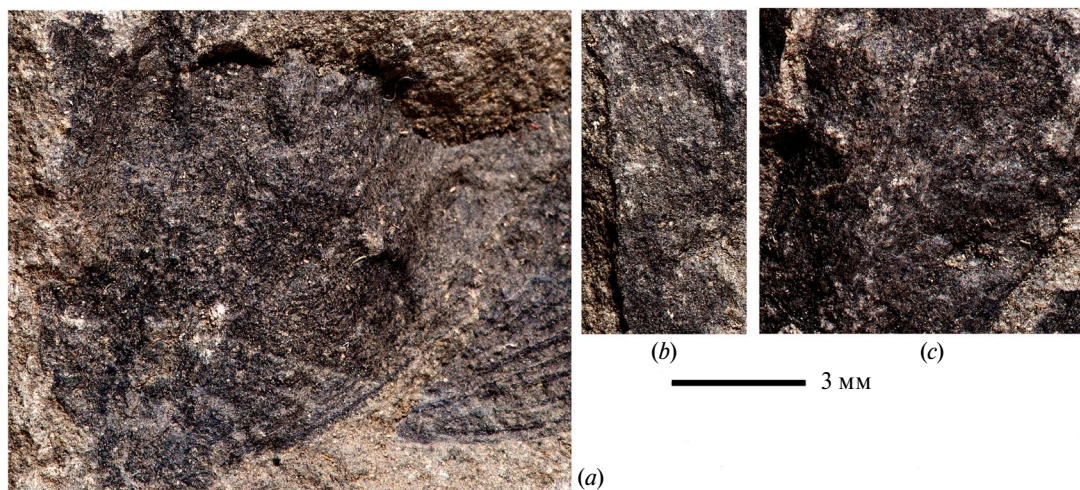


Рис. 2. Фрагменты фертильных (?) анабазальных сегментов вайи *Schvedovia radzenkovii*: *a* — фрагмент основания фертильного (?) анабазального сегмента; *b*, *c* — средние части анабазальных сегментов; видны овальные вместилища (спорангии?) с несколькими округлыми спорами (?).

Fig. 2. Fragments of fertile (?) anabasal segments of *Schvedovia radzenkovii* frond: *a* — fragment of the base of a fertile (?) anabasal segment; *b*, *c* — middle parts of anabasal segments; oval receptacles (sporangia?) with several rounded spores (?) are visible.

бугорки диаметром около 0.5 мм. Возможно, это микроспорангии. Имеется чехол из цианобионтов.

Замечания. Могучева (Mogucheva, 1973) исправила видовой эпитет на *radzenkoi*, вероятно, полагая, что допущена ошибка. Это написание принято в (Mezozoyskiye..., 1980). Автор, не считая это вполне корректным, принимает первоначальную редакцию Шведова.

Распространение. Верхняя (в том числе терминальная) пермь Средней Сибири, экозоны *Cordaites clercii* ... *Bipemphigus gennisi*, *Quadrocladus pachyphyllus* ... *Bipemphigus gennisi*, которые соответствуют зонам *Clarkina subcarinate*, *Clarkina bachmanni* вятского яруса верхней перми (Sadovnikov, 2012, 2013a, b, c, 2014a, b; Kozur, Weems, 2010, 2011). Указание вида из более молодых отложений (соответствующих экозоне *Quadrocladus pachyphyllum* ... *Echinolimnadia mattoxi* и зоне *Clarkina nodosa* вятского яруса) некорректны.

Материал. Хантайское (северный и южный берега), Хантай-Чопко, Железный (р. Могады), Юрях (около 50), Амнундакта (басс. р. Северная), Гагарий, Кольцо (по: Shvedov, 1963; Mogucheva, 1973), Кочумдек-2 (18).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Yavorskyia radzenkovii Schvedov из пермских вулканитов Средней Сибири, считавшаяся цикадофитом, отличается от других видов рода (в том

числе типового *Yavorskyia mungatica*) наклонным (а не почти перпендикулярным рахису) положением катадромных долей листьев и дихотомически ветвящимися жилками. На таких листьях из местонахождения Кочумдек-2 в бассейне Нижней Тунгуски обнаружены структуры, которые, вероятно, являются спорангиями. Выделен новый род *Schvedovia*, отнесенный к новому порядку папоротников Schvedoviales.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Goman'kov] Гоманьков А.В. 2006. О распространении кордаитов в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы. — Топорковские чтения (международная научная конференция). Рудный. 7(1): 389–401.
- [Goman'kov, Meyen] Гоманьков А.В., Мейен С.В. 1986. Татаринская флора. — Труды Геолог. Ин-та АН СССР. 401: 174.
- [Gorelova, Radchenko] Горелова С.Г., Радченко Г.П. 1962. Важнейшие позднепермские растения Алтай-Саянской горной области. — Труды ВСЕГЕИ. 79: 252.
- Kozur H.W., Weems R.E. 2010. The biostratigraphic importance of conchostracans in the continental Triassic of the northern hemisphere. — In: Triassic Timescale. Geol. Soc. L. Spec. Publ. 334: 315–417.
- Kozur H.W., Weems R.E. 2011. Detailed correlation and age of continental late Changhsingian and earliest Triassic beds: Implications for the role of the Siberian Trap in the Permian–Triassic biotic crisis. — Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 308: 22–40.

- [Malovetskaya et al.] Маловецкая И.М., Новожилов Н.И., Садовников Г.Н. 1976. Этапы развития флоры и пресноводной фауны Тунгусского бассейна в поздней перми и раннем триасе. — Труды XIII и XIV сессий Всесоюз. Палеонтолог. Общества. Л. С. 296–300.
- [Mogucheva] Могучева Н.К. 1973. Раннетриасовая флора Тунгусского бассейна. — Труды СНИИГГИМС. 154. М. 160 с.
- [Mezozoyskiye...] Мезозойские голосеменные растения СССР. 1980. М. 232 с.
- [Orlova, Sadovnikov] Орлова Э.Ф., Садовников Г.Н. 2009. Микроскульптура [Limnadiida, Falsiscida, Glyptasmussiida (Conchostraca)] терминальной перми Сибири. Мезозойские голосеменные растения СССР. — Палеонтологический журнал. 6: 27–33.
- [Radchenko] Радченко Г.П. 1936. Некоторые растительные остатки из района Осташкиных Гор в Кузнецком бассейне. — Материалы по геологии Западно-Сибирского края. 35: 1–24.
- [Radchenko, Shvedov] Радченко Г.П., Шведов Н.А. 1940. Верхнепалеозойская флора угленосных отложений западной части бассейна р. Нижней Тунгуски. — Труды Арктического НИИ. 157: 140.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 1974. К истории изучения стратиграфии тунгусского комплекса. — Труды Томского гос. ун-та. 232: 49–61.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 1981. Корреляция и возраст вулканогенных образований Тунгусского бассейна, Северного Прианбарья и Таймыра. — Сер. Геология. 9: 49–63.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2012. Возраст сибирских вулканитов по их соотношению с типом границы перми и триаса для неморских отложений. — Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Матер. VIII научных чтений памяти проф. Михаила Владимировича Муратова. М. С. 79–81.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2013а. Неморские экозоны палеозоя и мезозоя севера и центра Евразии. — XI междунар. конф. “Новые идеи в науке о Земле”. Докл 1. М. С. 87–89.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2013б. Экозоны неморских отложений вишкиского — индского ярусов Средней Сибири. — Палеобот. ежегодник. *Lethaea rossica*. Российский палеобот. журн. 1: 70–73.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2013с. Неморские экозоны карбона, перми, триаса и юры севера и центра Евразии. — Изв. высших учебных заведений. Сер. геол. иссл. 6: 91–94.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2014а. Возраст сибирских вулканитов по их соотношению с типом границы перми и триаса для неморских отложений. — Изв. высших учебных заведений. Сер. геол. иссл. 2: 75–78.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2014б. Экозона *Quadrocladus pachyphyllum* ... *Prilukiella tomiensis* вятского яруса верхней перми. — Изв. высших учебных заведений. Сер. геол. иссл. 6: 6–13.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2016. Эволюция биоматраппового плато Средней Сибири. — Палеонт. журнал. 5: 87–99.
<https://doi.org/10.7868/S0031031X16050123>
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2017. Экозоны и корреляция пограничных отложений перми и триаса Восточно-Европейской платформы и Сибири. — IV Всероссийская конф. “Верхний палеозой России”, Казань, 19–23 сентября 2017 г. Сб. тезисов. Казань. С. 165–166.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2018а. Роль экостратонов в построении стратиграфических шкал. — Изв. высших учебных заведений. Сер. геол. иссл. 1: 5–11.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2018б. Экостратоны палеозоя и мезозоя севера и центра Азии. — Палеобот. ежегодник. Приложение к журналу. “*Lethaea rossica*”. 1: 50–56.
- [Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2018с. Роль Л.М. Шорохова в изучении геологии и палеоботаники Сибири. — *Lethaea rossica*. Российский палеобот. журн. 17: 122–130.
- [Slavnin] Славнин Д.П. 1974. Научное наследие Л.М. Шорохова. — Труды Томского гос. ун-та. 232: 9–19.
- [Shvedov] Шведов Н.А. 1963. Новые раннетриасовые растения из Норильского райола. — Сб. статей по палеонтологии и стратиграфии. 32. Л. С. 59–67.

NEW GENUS *SCHVEDOVIA* (SCHVEDOVIALES, SCHVEDOVIACEAE) FROM THE LATE PERMIAN OF CENTRAL SIBERIA

G. N. Sadovnikov¹, *

¹Russian State Geological Exploration University
Miklukho-Maklaya Str., 23, Moscow, 117997, Russia

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

Yavorskyia radczenkovi Schvedov from the Permian volcanites of Central Siberia was previously considered a cicadophyte, but differs from other species of the genus (including the type species *Yavorskyia mungatica*) by inclined (vs. almost perpendicular to the rachis) position of catadromous leaf segments, and veins

non-parallel to their lateral edges. The structures which are probably megasporangia (on anadromous segments) and microsporangia (on catadromous segments) have been found on such leaves from the Kochumdek-5 locality in the Lower Tunguska basin. A new genus *Schvedovia* has been distinguished, conditionally assigned to the heterosporous ferns.

Keywords: *Yavorskyia*, new genus *Schvedovia*, cycadophyte, sporangia, ferns

REFERENCES

- Goman'kov A.V. 2006. O rasprostraneni kordaitov v verkhnepermiskikh otlozheniyakh Vostochno-Yevropeyskoy platformy [About a distribution of Cordaitales in the Upper Permian deposits of the East-European platform]. — Toporkov's proceedings. Rudny. 7(1): 389–401 (In Russ.).
- Goman'kov A.V., Meyen S.V. 1986. Tatarinovaya flora [Tatarina's flora]. — Trudy Geolog. Institut AS SSSR. 401: 174 (In Russ.).
- Gorelova S.G., Radchenko G.P. 1962. Vazhneyshiye pozdnepermiskiye rasteniya Altaye-Sayanskoy gornoy oblasi [The most important Late Permian plants of the Altai-Sayan mountain region]. — Trudy VSEGEI. 79: 252 (In Russ.).
- Kozur H.W., Weems R.E. 2010. The biostratigraphic importance of conchostracans in the continental Triassic of the northern hemisphere. — In: Triassic Timescale. Geol. Soc. L. Spec. Publ. 334: 315–417.
- Kozur H.W., Weems R.E. 2011. Detailed correlation and age of continental late Changhsingian and earliest Triassic beds: Implications for the role of the Siberian Trap in the Permian–Triassic biotic crisis. — Palaeogeogr. Palaeoclimatol. 308: 22–40.
- Malovetskaya I.M., Novojilov N.I., Sadovnikov G.N. 1976. Etapy razvitiya flory i presnovodnoy fauny Tungusskogo basseyna v pozdney permi i rannem triase [Stages of development of flora and freshwater fauna of the Tunguska basin in the Late Permian and Early Triassic]. — Trudy XIII i XIV sessiy Vsesoyuzn. Paleontol. Obshch. Leningrad. P. 296–300 (In Russ.).
- Mogucheva N.K. 1973. Rannetriasovaya flora Tungusskogo basseyna [Early Triassic flora of the Tunguska basin]. — Trudy SNIIGiMS. 154. Moscow. 160 p. (In Russ.).
- Mezozoyiskiye golosemennyye rasteniya SSSR [Mesozoic gymnospermous plants of USSR]. 1980. Moscow. 232 p. (In Russ.).
- Orlova E.F., Sadovnikov G.N. 2009. Mikroskulptura [Limnadiida, Falsiscida, Glyptasmussiida (Conchostraca)] terminalnoy permi Sibiri [Mesozoic gymnospermous plants of USSR]. — Paleontol. Journ. 6: 27–33 (In Russ.).
- Radchenko G.P. 1936. Nekotoryye rastitelnyye ostatki iz rayona Ostashkinykh Gor v Kuznetskom basseyne [Some plant remains from the Ostashkin Mountains area in the Kuznetsk Basin]. — Mater. po geol. Zapadno-Sibirskogo kraya. 35: 1–24 (In Russ.).
- Radchenko G.P., Shvedov N.A. 1940. Verkhnepermiozovskaya flora uglestoykh otlozheniy zapadnoy chasti basseyna r. Nizhney Tunguski [Upper Paleozoic flora of coal-bearing deposits of the western part of the basin of the Lower Tunguska]. — Trudy Arktich. Nauchno-issled. Inst. 157: 140 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 1974. K istorii izucheniya stratigrafii tungusskogo kompleksa [On the history of studying the stratigraphy of the Tunguska complex]. — Trudy Tomsk. gos. univers. 232: 49–61 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 1981. Korrelatsiya i vozrast vulkanogennykh obrazovaniy Tungusskogo basseyna, Severnogo Priamurb'ya i Taymyra [Correlation and age of volcanogenic formations of the Tunguska basin, the Northern Anabar region and the Taimyr]. — Ser. geol. 9: 49–63 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2012. Vozrast sibirskikh vulkanitov po ikh sootnosheniyu s tipom granitsy permi i triasa dlya nemorskikh otlozheniy [The age of Siberian volcanites according to their relationship with the type of Permian and Triassic boundary for non-marine deposits]. — Problemy regionalnoy geologii Severnoy Evrazii. Mater. VIII nauchn. chteniy in memory of Prof. M.V. Muratov. Moscow. P. 79–81 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2013a. Nemorskiye ekozony Paleozoya i Mezozoya severa i tsentra Evrazii [Non-marine Paleozoic and Mesozoic ecozones of the north and center of Eurasia]. — XI Intern. Konf. "New ideas in Earth sciences". Dokl. 1. Moscow. P. 87–89 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2013b. Ekozony nemorskikh otlozheniy Vishkil — Induan yarusov Sredney Sibiri [Ecozones of non-marine deposits of the Vishkil — Induan stages of Middle Siberia]. — Paleobot. Vremennik. Addition to journ. "Lethaea rossica". 1: 70–73 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2013c. Nemorskiye ekozony karbona, permi, triasa i yury severa i tsentra Evrazii [Non-marine ecozones of Carboniferous, Permian, Triassic and Jurassic of the North and center of Eurasia]. — Izv. Vyssh. Ucheb. Zaved. Ser. Geol. Explor. 6: 91–94 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2014a. Vozrast sibirskikh vulkanitov po ikh sootnosheniyu s tipom granitsy permi i triasa dlya nemorskikh otlozheniy [The age of Siberian volcanites in their relation to the type of Permian and Triassic boundary for non-marine deposits]. — Izv. Vyssh. Ucheb. Zaved. Ser. Geol. Explor. 2: 75–78 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2014b. Ekozona *Quadrocladus pachyphyllum*... *Prilukiella tomiensis* vyatskogo yarusa verkhney permi [Ecozone *Quadrocladus pachyphyllum* ... *Prilukiella tomiensis* of the Vyatka Stage of Upper Perm]. — Izv. Vyssh. Ucheb. Zaved. Ser. Geol. Explor. 6: 6–13 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2016. Evolyutsia bioma trappovogo plato Sredney Sibiri [Evolution of the biome of the trap plateau

- of Middle Siberia]. — Paleontol. Journ. 5: 87–99 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0031031X16050123>
- Sadovnikov G.N. 2017. Ekozony i korrelyatsia pogranichnykh otlozheniy permi i triasa Vostochno-Evropeyskoy platformy i Sibiri [Ecozones and correlation of Permian and Triassic boundary sediments of the East European Platform and Siberia]. — IV Vseross. Konf. “Verkhniy paleozoy Rossii”, Kazan’, 19–23 September, 2017. Sbornik tezisov. Kazan’. P. 165–166 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2018a. Rol’ ekostratonov v postroyenii stratigraficheskikh shkal [The role of extratons in the construction of stratigraphic scales]. — Izv. Vyssh. Ucheb. Zaved. Ser. Geol. Explor. 1: 5–11 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2018b. Ekostratony paleozoya i mezozoya severa i tsentra Azii [Paleozoic and Mesozoic ecostratons of the North and Central Asia]. — Paleobot. Vremennik. Addition to journ. “Lethaea rossica”. 1: 50–56 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2018c. Rol’ L.M. Shorokhova v izuchenii geologii i paleobotaniki Sibiri [The role of L.M. Shorokhov in the study of geology and paleobotany of Siberia]. — Lethaea rossica. Rossiysk. Paleobotanich. Zhurn. 17: 122–130 (In Russ.).
- Slavnin D.P. 1974. Nauchnoye nasledie L.M. Shorokhova [Scientific heritage of L.M. Shorokhov]. — Trudy Tomsk. gos. univers. 232: 9–19 (In Russ.).
- Shvedov N.A. 1963. Novyye rannetriasovyye rasteniya iz Noril’skogo rayona [New Early Triassic plants from the Norilsk region]. — Collected articles of paleont. 32. Leningrad. P. 59–67 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

К ФЛОРЕ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (CHRY SOPHYCEAE: CHROMULINALES, PARAPHYSOMONADALES) ВОДОЕМОВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ (ОРЕНБУРГСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2024 г. М. Е. Игнатенко^{1, *}, Т. Н. Яценко-Степанова^{1, **},
Ю. В. Миндолина^{1, ***}, М. А. Насырова^{1, ****}

¹Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН
Оренбургский федеральный исследовательский центр
ул. Пионерская, 11, Оренбург, 460000, Россия

*e-mail: ignatenko_me@mail.ru

**e-mail: yacenkostn@gmail.com

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

****e-mail: marina_lavrenova_95@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.2023 г.
Получена после доработки 28.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

В разнотипных водоемах степной зоны Южного Урала зарегистрировано 19 таксонов чешуйчатых Chrysophyceae, принадлежащих порядкам Chromulinales и Paraphysomonadales. Среди них 16 таксонов рангом ниже рода впервые отмечены для указанной территории, а два вида (*Lepidochromonas cancellata*, *Polylepidomonas vacuolata*) являются новыми для флоры России. Установлены новые местонахождения четырех редких для флоры России видов: *L. poteriphora*, *L. stelligera*, *L. subrotacea*, *Paraphysomonas caelifrica*. Для каждого обнаруженного таксона приводятся данные по морфологии, местонахождению, распространению. Все находки проиллюстрированы микрофотографиями, выполненными с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Ключевые слова: разнообразие, сканирующая электронная микроскопия, *Chrysosphaerella*, *Lepidochromonas*, *Paraphysomonas*, *Polylepidomonas*, *Spiniferomonas*

DOI: 10.31857/S0006813624050069, EDN: QJSCOT

Золотистые водоросли (Chrysophyceae) – обширная группа одноклеточных или колониальных, автотрофных, гетеротрофных организмов, относящаяся к филуму Heterokontophyta и объединяющая свыше 1200 видов (Kristiansen, Škaloud, 2017). Chrysophyceae – значимый компонент водных экосистем (Škaloud et al., 2013). Их роль многогранна. Фотосинтезирующие представители золотистых водорослей, выполняя функцию продуцентов органического вещества, являются первичным звеном трофической цепи (Kristiansen, Škaloud, 2017; Pusztai et al., 2023). Кроме того, они обогащают воду кислородом и участвуют в самоочищении водоемов (Ostroumov, 2004). Гетеротрофные виды Chrysophyceae, в качестве консументов первого порядка, осуществляют перенос незаменимых соединений (жирные кислоты, стерин) и углерода от первичных продуцентов

к следующему трофическому уровню (Lengyel et al., 2023). Хризифиты чувствительны к изменениям окружающей среды, что определяет их использование как биоиндикаторов для мониторинга экологического состояния водоемов (Škaloud et al., 2013; Kristiansen, Škaloud, 2017). Золотистые водоросли, клетки которых покрыты кремнеземными чешуйками, щетинками или шипами, способными длительно сохраняться в донных отложениях, широко используются в палеоэкологической реконструкции (Smol, 1995; Škaloud et al., 2013; Kristiansen, Škaloud, 2017). Кроме того, чешуйчатые Chrysophyceae участвуют в глобальном круговороте кремния и в осадконакоплении (Duff et al., 1995; Škaloud et al., 2013; Lengyel et al., 2023).

Чешуйчатые хризифиты имеют широкое распространение и встречаются от полярных до тропических

широт (Kristiansen, 2000; Kristiansen, Škaloud, 2017; Bessudova et al., 2021). На их долю приходится около 500 видов и разновидностей, однако, это число постоянно меняется по мере описания новых таксонов (Guiry, Guiry, 2023; Lengyel et al., 2023).

Исследования, направленные на изучение разнообразия чешуйчатых золотистых водорослей в водоемах Южного Урала с применением электронной микроскопии, были начаты в 2016 г. (Snitko et al., 2016). На сегодняшний день в разнотипных водоемах региона зарегистрированы 51 видовых и внутривидовых таксонов чешуйчатых Chrysophyceae, принадлежащих к порядкам Synurales R. A. Andersen, Chromulinales Pascher и Paraphysomonadales Cavalier-Smith et al. (Snitko et al., 2019–2022; Ignatenko et al., 2021–2023; Kapustin et al., 2023). Подавляющее большинство видов являются представителями пор. Synurales из родов *Mallomonas* Perty (31 таксон рангом ниже рода) и *Synura* Ehrenberg (14 таксонов рангом ниже рода) (Snitko et al., 2020–2022; Ignatenko et al., 2021, 2023). В значительно меньшей степени представлены Chromulinales и Paraphysomonadales (4 и 2 таксона рангом ниже рода, соответственно) (Snitko et al., 2019; Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al., 2023).

Следует отметить, что на территории России на сегодняшний день зарегистрированы 53 видовых и внутривидовых таксонов Paraphysomonadales и чешуйчатых Chromulinales (Vorobyova et al., 1992; Kristiansen et al., 1997; Voloshko, Gavrilova, 2001; Voloshko, 2010; Safronova, 2014; Safronova et al., 2017; Bessudova et al., 2016, 2018a, b, c; Snitko et al., 2019; Prokina, 2019; Kulizin et al., 2021; Bessudova et al., 2021–2023a, b; Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al., 2023). Южный Урал занимает достаточно обширную территорию (35.5 млн га). Большая протяженность региона с запада на восток (более 800 км) и с севера на юг (около 700 км) определяет значительное климатическое, географическое и биотопическое разнообразие (Voropaev, Novozhenin, 2013). Исходя из этого, можно заключить, что столь низкое разнообразие Chromulinales (имеющих кремнеземный покров) и Paraphysomonadales, выявленное ранее в водоемах Южного Урала, может быть лишь признаком недостаточной изученности.

Ввиду вышесказанного, **целью** настоящего исследования явилось изучение разнообразия чешуйчатых золотистых водорослей из порядков Chromulinales и Paraphysomonadales в разнотипных водоемах степной зоны Южного Урала (в пределах

Оренбургской области) с помощью сканирующей электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили интегральные образцы воды (планктон, эпипелон и эпилитон), отобранные из 11 разнотипных водоемов Оренбургской области в 2022–2023 гг. (табл. 1, рис. 1). Исследуемые водоемы различались:

- по происхождению: природные (озера Беленовское, Журманколь, Лиман (официальное географическое название отсутствует), Незаметное (официальное географическое название отсутствует), Таволгасай, Ащисай; реки Казанче, Урал, Восьмая бригада (официальное географическое название отсутствует) и искусственные (пруд Прикордонный, Ушкотинское водохранилище);
- лимническому типу: лотические (реки Казанче, Урал, Восьмая бригада) и лентические (озера Беленовское, Журманколь, Лиман, Незаметное, Таволгасай, Ащисай; Прикордонный; Ушкотинское водохранилище);
- гидрологическому режиму: постоянные (оз. Беленовское, Ащисай; пруд Прикордонный; Ушкотинское водохранилище; реки Казанче, Урал, Восьмая бригада) и эфемерные (озера Журманколь, Лиман, Незаметное, Таволгасай);
- минерализации: особо пресные (озера Лиман, Незаметное), среднепресные (озеро Беленовское, реки Казанче, Восьмая бригада), умереннопресные (озеро Таволгасай, Ушкотинское водохранилище, река Урал), среднепресные-умереннопресные (пруд Прикордонный), умереннопресные-пресноватые (озеро Журманколь) и слабосоленоватые (озеро Ащисай). Классификация вод по уровню минерализации приведена согласно С. П. Китаеву (Kitaev, 2007).

Часть исследуемых водоемов располагаются на особо охраняемых природных территориях. В их числе оз. Таволгасай (Буртинская степь, государственный природный заповедник “Оренбургский”), озера Журманколь, Незаметное, Ащисай, пруд Прикордонный (Ащисайская степь, государственный природный заповедник “Оренбургский”), р. Казанче, Восьмая бригада, оз. Лиман (биологический заказник областного значения “Светлинский”).

В процессе отбора образцов с помощью портативного анализатора pH/°C HI98127 (Hanna Instruments, Inc., USA) измеряли температуру воды

Таблица 1. Характеристика точек отбора проб

Table 1. Characteristics of sampling sites

№	Точка исследования Sampling site	Координаты Coordinates	Дата Date	T, °C	pH	NaCl, мг/л NaCl, mg/L
1	Озеро Беленовское Belenovskoye Lake	51°44'20.7"N 55°40'22.9"E	04.V. 2023	14.7	7.53	159.8
2	Озеро Журманколь Zhurmankol Lake	50°58'31.0"N 61°09'20.1"E	30.IV.2022 03.V.2023	— 14.5	6.21 6.79	810.0 353.0
3	Озеро Лиман Liman Lake	51°02'19"N 60°47'09"E	31.V.2022	20.6	6.91	63.1
4	Озеро Незаметное Nezametnoye Lake	51°01'20.7"N 61°13'29.9"E	29.IV.2022	—	6.48	74.1
5	Озеро Таволгасай Tavolgasai Lake	51°12'46.53"N 56°41'46.24"E	21.VII.2022	15.4	8.03	295.3
6	Озеро Ащисай Aschisai Lake	51°02'35.2"N 61°11'33.17"E	29.IV.2022	—	6.85	1588.0
7	Пруд Прикордонный Prikordonnyi Pond	50°57'43.5"N 61°12'56.5"E	30.IV.2022 30.V.2022 09.IX.2022	— 14.6 —	6.81 8.07 7.55	270.8 102.5 160.9
8	Ушкотинское водохранилище Ushkotinskoye Reservoir	50°43'45.9"N, 59°35'25.5"E	09.XI.2022 03.V.2023	1.3 14.0	7.52 8.19	269.0 211.0
9	Река Казанче Kazanche River	50°59'47.1"N, 60°50'23.9"E	03.V.2023	14.7	7.38	124.5
10	Река Урал Ural River	51°45'13.1"N, 55°06'26.2"E	28.IV.2022	—	—	365.0
11	Река Восьмая бригада "Vosmaya Brigada" River	51°01'23.8"N, 60°56'05.1"E	03.V.2023 25.IX.2023	14.7 20.5	7.69 8.52	144.4 —

Примечание: “—” — данные отсутствуют.

Note: “—” — no data available.

и ее кислотность (pH), соленость воды определяли анализатором лабораторным серии АНИОН 4100 (Россия).

Изучение ультраструктуры кремнеземных покровов обнаруженных видов проводили с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на микроскопе Tescan Mira3 (Tescan Brno, Czech Republic) в Центре выявления и поддержки одаренных детей “Гагарин” (Оренбургская область). Для СЭМ аликвоту свежей нефиксированной пробы наносили на алюминиевые столики, высушивали при комнатной температуре и напыляли золотом с использованием ионно-плазменной напылительной установки Quorum Q150R S plus (Quorum Technologies Ltd., Великобритания).

Таксономия обнаруженных видов приведена согласно литературным данным (Scoble, Cavalier-Smith,

2014; Kristiansen, Škaloud, 2017; Pusztai et al., 2023). Необходимо также отметить, что представители порядка Paraphysomonadales (*Paraphysomonas* De Saedeleer, *Lepidochromonas* Kristiansen (= *Clathromonas* Scoble et Cavalier-Smith, 2014)) относятся к так называемым амбигегнальным протистам, их положение регулируется как Международным кодексом номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, ICN), так и Международным кодексом зоологической номенклатуры (International Code of Zoological Nomenclature, ICZN).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований, а также с учетом ранее опубликованных данных (Snitko et al., 2019; Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al.,



Рис. 1. Схематическая карта исследуемой территории и точек отбора проб: 1 – оз. Беленовское; 2 – оз. Журманколь; 3 – оз. Лиман; 4 – оз. Незаметное; 5 – оз. Таволгасай; 6 – оз. Ащисай; 7 – пруд Прикордонный; 8 – Ушкотинское водохранилище; 9 – р. Казанче; 10 – р. Урал; 11 – р. “Восьмая бригада”.

Fig. 1. Schematic map of the study area and sampling sites: 1 – Belenovskoye Lake; 2 – Zhurmankol Lake; 3 – Liman Lake; 4 – Nezametnoye Lake; 5 – Tavolgasai Lake; 6 – Aschisai Lake; 7 – Prikordonnyi Pond; 8 – Reservoir Ushkotinskoye; 9 – Kazanche River; 10 – Ural River; 11 – Vosmaya Brigada River.

2023), в водоемах степной зоны Южного Урала на сегодняшний день выявлено четыре таксона рангом ниже рода из пор. Chromulinales и 15 таксонов рангом ниже рода из пор. Paraphysomonadales.

Ниже приведен список обнаруженных водорослей, где для каждого вида указываются данные по морфологии и распространению. Сведения о местонахождениях каждого вида приведены в табл. 2. Все обнаруженные таксоны проиллюстрированы микрофотографиями, выполненными с помощью СЭМ. Также мы посчитали необходимым привести описание и выявленных нами ранее *Paraphysomonas bandaiensis* и *P. caelifrica*, поскольку предыдущие наши исследования были сконцентрированы, главным образом, на изучении покоящейся стадии этих микроорганизмов (Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al., 2023).

Heterokontophyta Moestrup
Chrysophyceae Pascher
Chromulinales Pascher
Chrysosphaerellaceae Kapustin

Chrysosphaerella brevispina Korshikov (рис. 2, 1, 2).

Поверхность клетки покрыта овальными чешуйками двух типов: крупные $2.6\text{--}3.1\text{ мкм} \times 1.4\text{--}2.1\text{ мкм}$ и мелкие $1.7\text{--}1.9\text{ мкм} \times 0.9\text{--}1.1\text{ мкм}$. Шипы прямые, раздвоенные на вершине. Длина шипов ($n = 8$) варьировала от 11.1 до 15.7 мкм, расстояние между базальными пластинками шипа составляло 0.7–1.2 мкм.

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). На территории России вид зарегистрирован в водоемах Республик Карелия (Voloshko, 2016), Коми (Siver et al., 2005), Бурятия (Bessudova et al., 2018b), Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2021, 2022), Ленинградской (Voloshko, Gavrilova, 2001), Волгоградской (Voloshko, 2016), Нижегородской (Kulizin et al., 2021), Челябинской (Snitko et al., 2019), Иркутской (Bessudova et al., 2023a) областей, Ненецкого автономного округа (Siver et al., 2005), Красноярского края (Таймырский Долгано-Ненецкий район) (Bessudova et al., 2014, 2018c).

Таблица 2. Разнообразие чешуйчатых Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) в водоемах степной зоны Южного Урала (Оренбургская область)

Table 2. Diversity of silica-scaled Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) in reservoirs of the steppe zone of the South Urals (Orenburg Region)

Таксоны Taxa	Водоемы / Waterbodies										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Chrysosphaerella brevispina</i> Korshikov		+					+	+	+	+	
<i>C. coronacircumspina</i> Wujek et Kristiansen								+			
<i>C. rotundata</i> Skaloudová et Skaloud								+			
<i>Spiniferomonas trioralis</i> E. Takahashi	+				+		+	+	+	+	+
<i>Lepidochromonas butcheri</i> (Pennick et K.J. Clarke) Kapustin et Guiry			+	+	+	+		+	+		
<i>L. cancellata</i> (Preisig et D.J. Hibberd) Kapustin et Guiry								+		+	
<i>L. eiffelii</i> (H.A. Thomsen) Kapustin et Guiry		+	+						+	+	+
<i>L. poteriphora</i> (Moestrup et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry										+	
<i>L. stelligera</i> (Preisig et D.J. Hibberd) Kapustin et Guiry										+	
<i>L. subquadrangularis</i> (Preisig et D.J. Hibberd) Kapustin et Guiry								+			+
<i>L. subrotacea</i> (H.A. Thomsen) Kapustin et Guiry					+		+	+			+
<i>L. takahashii</i> (Cronberg et Kristiansen) Kapustin et Guiry	+							+			
<i>Paraphysomonas</i> cf. <i>acuminata acuminata</i> Scoble et Cavalier-Smith							+			+	
<i>P. bandaiensis</i> Takahashi	+	+					+			+	+
<i>P. caelifrica</i> Preisig et D.J. Hibberd					+						
<i>P. punctata</i> B. Zimmermann								+			+
<i>Paraphysomonas</i> sp. 1				+	+						
<i>Paraphysomonas</i> sp. 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polylepidomonas vacuolata</i> (H.A. Thomsen) Preisig et D.J. Hibberd (= <i>Paraphysomonas vacuolata</i> H.A. Thomsen)											+

Примечание. Обозначения 1–11 соответствуют таковым, указанным на рис. 1.

Note. The numbers 1–11 correspond to those represented in Fig. 1.

***Chrysosphaerella coronacircumspina* Wujek et Kristiansen** ($\equiv$ ***Spiniferomonas coronacircumspina* (Wujek et Kristiansen) K. H. Nicholls**) (рис. 2, 3).

Клетка покрыта пластинчатыми чешуйками овальной формы, 2.0–3.2 мкм $\times$ 1.4–1.9 мкм ($n = 10$). По краю чешуйки проходит широкая бесструктурная кромка, вокруг центральной области заметны перфорации. Шипы прямые, раздвоенные на вершине, 10.7–17.7 мкм длиной ($n = 9$), базальный диск шипа выпуклый, 4.2–4.7 мкм в диаметре.

Распространение: широко распространенный вид (Kristiansen, 2000). На территории России вид зарегистрирован в водоемах Ленинградской (Voloshko, Gavrilova, 2001; Voloshko, 2016), Вологодской (Voloshko, 2016), Челябинской (Snitko et al., 2019), Иркутской (Bessudova et al., 2023a) областей, Республик Карелия (Voloshko, 2016) и Бурятия (Bessudova et al., 2018a), Красноярского края (Таймырский Долгано-Ненецкий район) (Kristiansen et al., 1997; Bessudova et al., 2018c), Ямало-Ненецкого автономного округа (Bessudova et al., 2023b).

В нашем исследовании нам не удалось зарегистрировать выявленный ранее в альгофлоре Ушкотинского водохранилища вид *Chrysosphaerella rotundata* Skaloudová et Skaloud (Snitko et al., 2019).

Однако, основываясь на литературных данных, мы учитываем его в общем числе видов Chromulinales, обнаруженных в водоемах степной зоны Южного Урала.

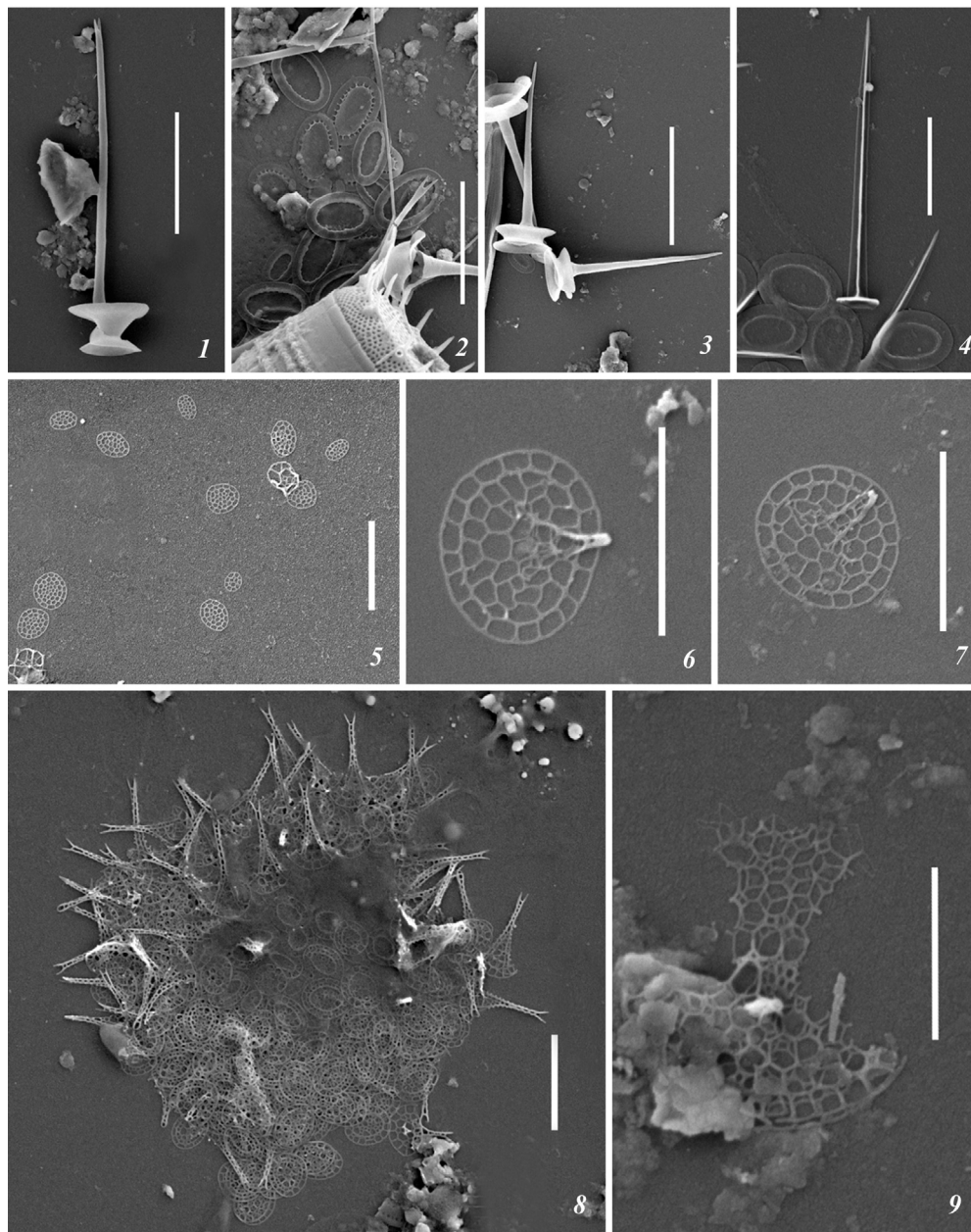


Рис. 2. Чешуйчатые Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) в водоемах Оренбургской области (Южный Урал, Россия).

Fig. 2. Silica-scaled Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) from the waterbodies of the Orenburg Region (South Urals, Russia).

1, 2 – *Chrysosphaerella brevispina*; 3 – *C. coronacircumspina*; 4 – *Spiniferomonas trioralis*; 5 – *Lepidochromonas butcheri*; 6, 7 – *L. cancellata*; 8 – *L. eiffelii*; 9 – *L. poteriophora*.

Масштабная линейка: 1, 2 – 5 мкм; 3 – 10 мкм; 4–8 – 2 мкм; 9 – 1 мкм.
Scale bar: 1, 2 – 5 μm ; 3 – 10 μm ; 4–8 – 2 μm ; 9 – 1 μm .

***Spiniferomonas trioralis* E. Takahashi** (рис. 2, 4).

Клетка покрыта однотипными эллиптически-ми чешуйками с одной лакуной. Размер чешуек 1.3–1.9 мкм × 0.9–1.3 мкм ($n = 12$). Шипы трехгранные, длина обнаруженных шипов варьировала от 4.9 до 9.7 мкм ($n = 15$).

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). Вид широко распространен на территории России (Voloshko, Gavrilo, 2001; Siver et al., 2005; Voloshko, 2010; Gusev, 2016; Safronova, 2014; Medvedeva, Nikulina, 2014; Firsova et al., 2015; Bessudova, Likhoshway, 2017; Bessudova et al., 2017, 2018a, b, c, 2021, 2023a, b; Gusev et al., 2018; Bessudova et al., 2022, 2023a, b).

Paraphysomonadales Cavalier-Smith et al.

Lepidochromonadaceae Kapustin et Guiry

***Lepidochromonas butcheri* (Pennick et K. J. Clarke) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas butcheri* Pennick et K. J. Clarke; *Clathromonas butcheri* (Pennick et Clarke) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 5).

Клетка покрыта чешуйками двух типов: пластинчатыми и корончатыми. Пластинчатые чешуйки эллиптические, редко округлые, 0.4–0.8 мкм × 0.3–0.7 мкм ($n = 20$), с ячеистой структурой. У пластинчатых чешуек четко различимы центральная область с хаотично расположенными отверстиями неправильной формы и два окружающих ее кольца перфораций: внутреннее, образованное 7–13 отверстиями, и внешнее – 11–15. Корончатые чешуйки состоят из базального (диаметр – 0.61 мкм, $n = 3$) и апикального колец, соединенных между собой пятью стержнями 0.2 мкм длиной.

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). На территории России вид зарегистрирован в водоемах Ленинградской области (Safronova, 2014; Voloshko, 2017) Республик Карелия (Mindolina et al., 2023), Крым (Prokina et al., 2017), Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2021, 2022), Бурятия (Bessudova et al., 2018b).

***Lepidochromonas cancellata* (Preisig et D. J. Hibberd) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas cancellata* Preisig et D. J. Hibberd; *Clathromonas cancellata* (Preisig et D. J. Hibberd) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 6, 7).

Чешуйки округло-эллиптические, перфорированные, 1.76–1.98 мкм × 1.53–1.83 мкм ($n = 3$). Основание чешуйки состоит из 48–50 перфораций, расположенных в несколько колец. Внешнее кольцо, образованное 18 перфорациями прямоугольной формы, отчетливо очерчено. Внутренние

кольца нечеткие. В центре чешуйки имеется выступ конической (рис. 2, 6) или цилиндрической (рис. 2, 7) формы, высотой 0.86–0.92 мкм. Выступ, как и основание чешуйки, перфорирован.

Распространение: сведения крайне малочисленны. Впервые чешуйки, морфологически близкие чешуйкам *L. cancellata*, были зарегистрированы в 1981 г. в Дании (Thomsen et al., 1981). Однако эти авторы отметили лишь сходство обнаруженных ими чешуек с *L. poteriophora* (Moestrup et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry ($\equiv$ *Paraphysomonas poteriophora* Moestrup et J. Kristiansen) и *L. quadrispina* (H. A. Thomsen et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry ($\equiv$ *Paraphysomonas quadrispina* H. A. Thomsen et J. Kristiansen), оставив найденные чешуйки без официального описания. Годом позже H. R. Preisig и D. J. Hibberd (Preisig, Hibberd, 1982b) выявили и описали этот вид из небольшого временного водоема в районе Кембриджа (Англия), отметив, что найденные ранее в Дании (Thomsen et al., 1981) чешуйки принадлежат к тому же виду. Третья находка *L. cancellata* также была зарегистрирована в Англии (Finlay, Clarke, 1999). Здесь мы сообщаем о четвертой находке этого вида в мире. Вид впервые зарегистрирован на территории России.

Следует отметить, что обнаруженные нами чешуйки отличаются от протолога (Preisig, Hibberd, 1982b) меньшим числом перфораций в основании (48–50 против 55–105; 18 во внешнем кольце против 20–35). Однако крайне недостаточный на сегодняшний день объем информации об этом виде не позволяет нам сделать заключение о том, являются ли эти отличия морфологической вариацией внутри вида или нами обнаружен другой, морфологически близкий таксон. Необходимы наблюдения в культуре и проведение молекулярно-генетических исследований.

***Lepidochromonas eiffelii* (H. A. Thomsen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas eiffelii* H. A. Thomsen; *Clathromonas eiffelii* (H. A. Thomsen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 8).

Клетка покрыта чешуйками двух типов: пластинчатыми и башневидными. Пластинчатые чешуйки овальной формы, 0.8–1.0 мкм × 0.6–0.8 мкм ($n = 11$). По краю этих чешуек проходит кольцо из 14–16 крупных перфораций, за которым следует кольцо из 17–23 мелких перфораций. В центральной части чешуйки перфорации расположены хаотично. Башневидные чешуйки 1.8–2.2 мкм длиной

($n = 5$) и состоят из крупноячеистого основания 0.8–1.0 мкм в диаметре и роста, раздвоенного на конце.

Распространение: широко распространенный вид (Kristiansen, 2000). Сведения о распространении

L. eiffelii на территории России немногочисленны. Впервые вид (указан как *Paraphysomonas eiffelii*) был зарегистрирован в канале Лугового парка Петергофа, г. Санкт-Петербург (Gogorev et al., 2018), две другие находки известны из Воронежской

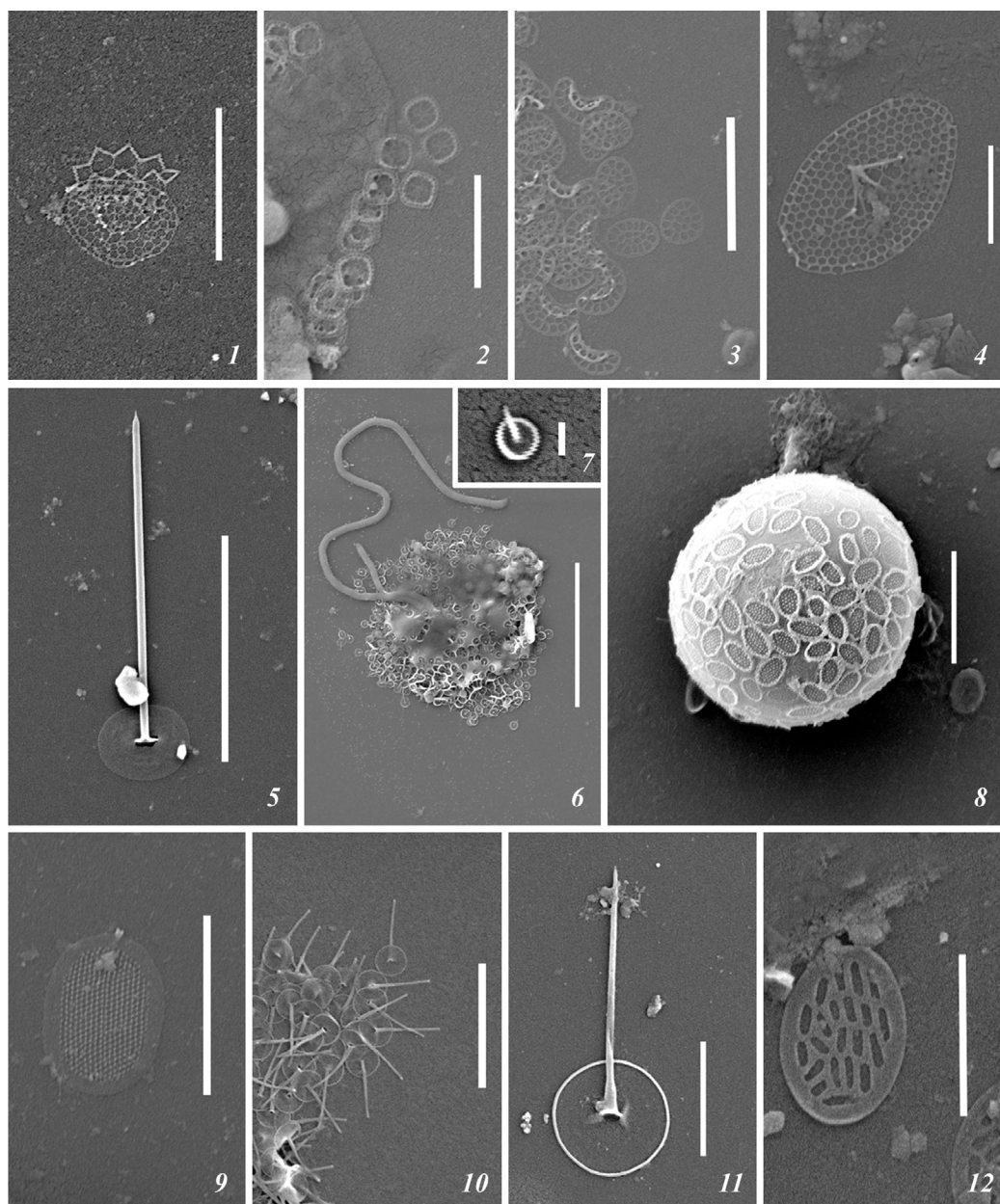


Рис. 3. Чешуйчатые Chrysophyceae (Paraphysomonadales) в водоемах Оренбургской области (Южный Урал, Россия).

Fig. 3. Silica-scaled Chrysophyceae (Paraphysomonadales) from the waterbodies of the Orenburg Region (South Urals, Russia).

1 – *Lepidochromonas stelligera*; 2 – *L. subquadrangularis*; 3 – *L. subrotacea*; 4 – *L. takahashii*; 5 – *Paraphysomonas acuminata* acuminata; 6, 7 – *P. bandaiensis*; 8 – *P. caelifrica*; 9 – *P. punctata*, 10 – *Paraphysomonas* sp. 1; 11 – *Paraphysomonas* sp. 2; 12 – *Polylepidomonas vacuolata*.

Масштабная линейка: 1, 3, 8–11 – 2 мкм; 2, 4, 12 – 1 мкм; 5, 6 – 5 мкм; 7 – 0.2 мкм.
Scale bar: 1, 3, 8–11 – 2 μm ; 2, 4, 12 – 1 μm ; 5, 6 – 5 μm ; 7 – 0.2 μm .

области (Prokina, 2019) и Республики Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2022).

***Lepidochromonas poteriophora* (Moestrup et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas poteriophora* Moestrup et J. Kristiansen; *Clathromonas poteriophora* (Moestrup et J. Kristiansen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 9).

Чешуйка сетчатая с округлым основанием 1.7 мкм в диаметре ($n = 1$) и центральным выступом высотой 1.1 мкм, расширяющимся на конце.

Распространение: Англия (Preisig, Hibberd, 1982b; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Škaloud et al., 2013). Редкий для флоры России вид: впервые был зарегистрирован в р. Селенга, Республика Бурятия (Bessudova et al., 2018b), позднее отмечен в р. Керженец, Нижегородская область (Kulizin et al., 2021).

***Lepidochromonas stelligera* (Preisig et D. J. Hibberd) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas stelligera* Preisig et D. J. Hibberd; *Clathromonas stelligera* (Preisig et D. J. Hibberd) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 1).

Чешуйка (1.5 мкм $\times$ 1.16 мкм, $n = 1$) имеет сетчатое округлое основание и приподнятую корончатую надстройку, с выраженным окаймлением на вершине. Основание чешуйки состоит из 95 перфораций, которые расположены в 6 колец. Внешнее кольцо включает 35 перфораций меньшего размера и ограничено от остальных слегка утолщенным внутренним краем.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Англия (Preisig, Hibberd 1982b), Европа (Thomsen et al., 1981; Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, Thomsen, 1996; Barreto, 2005). Редкий для флоры России вид: зарегистрирован в Невской губе (Voloshko, 2017).

***Lepidochromonas subquadrangularis* (Preisig et D. J. Hibberd) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas subquadrangularis* Preisig et D. J. Hibberd; *Clathromonas subquadrangularis* (Preisig et D. J. Hibberd) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 2).

Клетка покрыта многочисленными мелкими сетчатыми чешуйками одного типа. Чешуйки пластинчатые, четырехугольные, 0.30–0.37 мкм ($n = 20$), с мелкими перфорациями по краям и крупными — в центральной части.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Англия (Preisig, Hibberd, 1982b; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, 1994; Barreto, 2005). Редкий для флоры России вид: впервые

был зарегистрирован в небольшом пруду Ненецкого автономного округа (указан как *Paraphysomonas subquadrangularis*) (Siver et al., 2005), позднее отмечен в Невской губе (Voloshko, 2017) и водоемах Петергофа (Safronova et al., 2017).

***Lepidochromonas subrotacea* (H. A. Thomsen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas subrotacea* H. A. Thomsen, *Clathromonas subrotacea* (H. A. Thomsen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 3).

Клетка покрыта чешуйками одного типа. Чешуйки плоские, от овальных до почти круглых, 0.7–0.9 мкм $\times$ 0.5–0.7 мкм ($n = 9$), с крупными перфорациями, формирующими периферийное кольцо (содержит 10–15 перфораций) и центральную область (2–7 перфораций).

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Европа (Thomsen et al., 1981; Ikävalko, 1994; Barreto, 2005), Южная Корея (Kim, Kim, 2011). Редкий для флоры России вид: зарегистрирован в водоемах г. Санкт-Петербурга (Safronova, 2014) и Республики Бурятия (Bessudova et al., 2018b).

***Lepidochromonas takahashii* (Cronberg et Kristiansen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas takahashii* Cronberg et Kristiansen; *Clathromonas takahashii* (Cronberg et J. Kristiansen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 4).

Чешуйки сетчатые, эллиптической формы, 2.3–2.5 мкм длиной, 1.4–1.7 мкм шириной ($n = 3$), с равномерно расположенными в несколько колец перфорациями, в центре чешуйки трехгранный вырост высотой 0.4–1.2 мкм. Общее число перфораций от 100 до 140.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Англия (Preisig, Hibberd, 1982a; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Thomsen et al., 1981; Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, Thomsen, 1996; Barreto, 2005), Австралия (LeRoi, Hallegraeff, 2006). На территории России зарегистрирован в Ленинградской (Voloshko, Gavrilova, 2001), Иркутской (Bessudova et al., 2017) областях, Ненецком автономном округе (Siver et al., 2005), Красноярском крае (Bessudova, Likhoshway, 2017), Республике Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2022).

По размеру обнаруженные нами чешуйки отличаются от протолога (Cronberg, Kristiansen, 1980), но соответствуют размерам, которые приводят H. A. Thomsen et al. (Thomsen et al., 1981) при описании *L. takahashii* (указан как *Paraphysomonas takahashii*) из водоемов Дании.

***Paraphysomonadaceae* Preisig et D. J. Hibberd**

***Paraphysomonas* cf. *acuminata* subsp. *acuminata* Scoble et Cavalier-Smith** (рис. 3, 5).

Основание чешуйки овальной формы (1.8–2.1 мкм × 1.3–1.7 мкм, $n = 3$) без плотного ободка по краю и со слабо выраженным кольцом в центре. Из центра основания выходит шип 7.1–7.4 мкм длиной, заканчивающийся коротким заостренным кончиком. Ширина основания шипа – 0.21–0.24 мкм, ширина кончика шипа – 0.12–0.14 мкм.

Распространение: Украина (Kapustin et al., 2020). На территории России вид зарегистрирован в Республиках Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2022) и Бурятия (Bessudova et al., 2018a, b).

P. acuminata acuminata был описан J. M. Scoble и T. Cavalier-Smith (Scoble, Cavalier-Smith, 2014) на основе анализа данных секвенирования гена 18S рибосомальной РНК и трансмиссионной электронной микроскопии 59 клональных культур *Paraphysomonas*. Ранее виды, обладающие непорфированными чешуйками, без утолщенного края по периферии основания и выходящим из центра основания шипом, оканчивающимся резко заостренным кончиком, относили к *Paraphysomonas imperforata* I.A.N. Lucas (Scoble, Cavalier-Smith, 2014). Последний был описан в 1967 г. (Lucas, 1967). Согласно протологу чешуйки *P. imperforata* имеют округлое основание 0.77 мкм (0.7–0.85 мкм) в диаметре и центральный шип высотой 1.0 мкм (0.875–1.125 мкм). В работе H. R. Preisig и D. J. Hibberd (Preisig, Hibberd, 1982a) диагноз вида был расширен (диаметр основания – 0.8–2.8 (0.4–3.3) мкм, высота шипа – 1.0–25.0 (0.8–13.0) мкм). J. M. Scoble и T. Cavalier-Smith (Scoble, Cavalier-Smith, 2014) указали на ошибочность подобных объединений. Они выявили высокое генетическое разнообразие, а также значительное соответствие между вариациями в морфологии чешуек и последовательностях гена 18S рРНК, показав, таким образом, что “вид” *P. imperforata* представляет собой совокупность нескольких видов.

В виду вышесказанного, несмотря на то, что длина шипа обнаруженных нами чешуек превышала размеры, указанные в протологе (7.1–7.4 мкм против 4.2–6.7 мкм), мы сочли правильным идентифицировать их как принадлежащих *P. cf. acuminata acuminata*, чем относить к сборному виду *P. imperforata*.

***Paraphysomonas bandaiensis* Takahashi** (рис. 3, 6, 7).

Клетка покрыта многочисленными мелкими однотипными чешуйками. Основание чешуйки имеет утолщенный край, диаметр основания – 0.25–0.26 мкм ($n = 10$). Длина шипа равна или чуть больше диаметра основания, 0.25–0.3 мкм.

Распространение: Англия (Hibberd, 1979, Preisig, Hibberd, 1982a; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Barreto, 2005), Япония (Takahashi, 1976), Австралия (LeRoi, Hallegraeff, 2006). О находках *P. bandaiensis* на территории России сообщалось рядом авторов (Siver et al., 2005; Safronova, 2018; Bessudova et al., 2018b; Prokina, 2019). Однако, как было отмечено нами ранее (Ignatenko et al., 2022), чешуйки, проиллюстрированные в вышеупомянутых работах, выражены отличаются от протолога (Takahashi, 1976) и, вероятно, могут принадлежать другому, еще не описанному таксону. Чешуйки, соответствующие протологу, зарегистрированы в Иркутской области (Bessudova et al., 2023a).

***Paraphysomonas caelifrica* Preisig et D. J. Hibberd** (рис. 3, 8).

Нами обнаружен один из двух типов чешуек, характерных для данного вида. Найденные чешуйки пластинчатые, эллиптической формы, 0.63–0.83 мкм × 0.37–0.56 мкм ($n = 20$). По периферии чешуйки проходит возвышающийся валик с неровным краем. Центральная область чешуйки покрыта 21–42 выступами.

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). Редкий для флоры России вид: зарегистрирован в водоемах г. Санкт-Петербурга (Safronova, 2014) и р. Баргузин, Республика Бурятия (Bessudova et al., 2018b).

***Paraphysomonas punctata* B. Zimmermann** (рис. 3, 9).

Чешуйки пластинчатые, эллиптической формы, 1.7–1.8 мкм × 1.2–1.3 мкм ($n = 2$). По периферии чешуйки проходит бесструктурная кромка шириной 0.15–0.21 мкм, центральная область покрыта многочисленными мелкими выступами, расположенными прямыми рядами.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1984), Англия (Preisig, Hibberd 1982b; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Thomsen et al., 1981; Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, 1994; Ikävalko, Thomsen, 1996; Olsen et al., 1999; Barreto, 2005). На территории России вид отмечен в водоемах Ленинградской области (Voloshko, Gavrilova, 2001; Voloshko, 2017), Республик Бурятия (Bessudova et al., 2018b) и Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2021, 2022).

***Paraphysomonas* sp. 1** (рис. 3, 10).

Основание чешуйки округлое, 0.46–0.62 мкм в диаметре ($n = 33$), с плотным ободком по краю. Шип 0.88–1.07 мкм длиной заканчивается закругленным кончиком.

Мы не смогли идентифицировать найденные чешуйки до уровня вида. Высокая степень сходства обнаруженных нами чешуек прослеживается с *Paraphysomonas hebetispina hebetispina* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith. Однако от последнего они отличаются отсутствием кольцевого пространства вокруг основания шипа и более выраженным плотным ободком по краю основания чешуйки. Кроме того, *P. hebetispina hebetispina* описан как морской вид (Scoble, Cavalier-Smith, 2014), а найденные нами чешуйки выявлены в пресных водоемах. От близкого по размерам *P. lucasii* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith обнаруженные чешуйки отличаются наличием плотного ободка по краю основания чешуйки и слегка суживающимся к вершине шипом, тогда как шип *P. lucasii* имеет утолщенную проксимальную часть и более тонкую дистальную, а основание чешуйки лишено утолщения по периферии. *P. lucasii* также является морским видом (Scoble, Cavalier-Smith, 2014). От других мелкочешуйчатых *Paraphysomonas* с закругленными на концах шипами обнаруженные нами чешуйки отличаются большими размерами (в отличие от *P. bandaiensis*), формой основания (*P. ovalis* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith), длиной и формой шипа (*P. segmenta* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith).

***Paraphysomonas* sp. 2** (рис. 3, 11).

Основание чешуйки округлое, 1.51–2.23 мкм ($n = 14$) в диаметре, с плотным ободком по краю. Шип 1.9–3.9 мкм длиной, сужающийся к заостренной вершине.

Эти чешуйки мы также не смогли идентифицировать до уровня вида. Согласно ранним исследованиям чешуйки подобной морфологии (округлое основание 1.0–3.2 мкм в диаметре, с утолщенным ободком по периферии и с выходящим из центра основания шипом до 12.5 мкм длиной) относили к *P. vestita* (A. C. Stokes) De Saedeleer (Manton, Leedale, 1961; Takahashi, 1976; Preisig, Hibberd, 1982a). Однако позднее на основе критического анализа морфологии и молекулярно-генетических данных было установлено, что *P. vestita* является сборным видом (Scoble, Cavalier-Smith, 2014). Наибольшее сходство обнаруженных нами чешуек прослеживается

с *P. vulgaris* subsp. *brevispina* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith. Однако отсутствие у наших чешуек вздутия у основания шипа, характерного для *P. vulgaris* subsp. *brevispina*, не позволяет нам достоверно отнести их к указанному виду.

***Polylepidomonas vacuolata* (H. A. Thomsen) Preisig et D. J. Hibberd** ($\equiv$ *Paraphysomonas vacuolata* H. A. Thomsen) (рис. 3, 12).

Чешуйки ($n = 3$) пластинчатые, овальной формы, 1.1–1.15 мкм длиной, 0.8–0.82 мкм шириной. По краю чешуйки проходит узкий бесструктурный ободок (0.1–0.12 мкм шириной), в центральной области располагаются 21–23 закругленных прямоугольных перфорации.

Распространение: Англия (Preisig, Hibberd, 1983), Европа (Thomsen et al., 1981; Ikävalko, 1994; Hällfors, 2004; Guiry, Guiry, 2023). Вид впервые зарегистрирован на территории России.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате предыдущих и настоящего исследований в водоемах степной зоны Южного Урала зарегистрировано 19 видов чешуйчатых Chrysophyceae, принадлежащих порядкам Chromulinales и Paraphysomonadales. Среди них 16 таксонов рангом ниже рода впервые отмечены для указанной территории, два вида (*Lepidochromonas cancellata*, *Polylepidomonas vacuolata*) являются новыми для флоры России. Установлены новые местонахождения четырех редких видов: *L. poteriophora*, *L. stelligera*, *L. subrotacea*, *Paraphysomonas caelifrifica*. Два таксона мы не смогли идентифицировать до видового уровня, и, вероятно, они могут быть новыми видами для науки. Среди обнаруженных таксонов были как часто встречающиеся, такие как *Paraphysomonas* sp. 2, *L. butcheri*, *Spiniferomonas trioralis* (выявлены более чем в половине или в каждом из исследуемых водоемов), так и виды, зарегистрированные только в одном локалитете: *Chrysosphaerella coronacircumspina*, *L. poteriophora*, *L. stelligera*, *Paraphysomonas caelifrifica*, *Polylepidomonas vacuolata*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. старшему научному сотруднику отдела ландшафтной экологии Института степи Оренбургского федерального

исследовательского центра Ольге Геннадьевне Калмыковой, сотрудникам биологического заказника областного значения “Светлинский”, а также директору ГКУ Оренбургской области “Дирекция ООПТ” Александру Андреевичу Семенову за оказанную помощь в проведении полевых сборов.

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-24-10056, <https://rscf.ru/project/23-24-10056/>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barreto S. 2005. The silica-scaled chrysophyte flora of Hungary. — *Nova Hedwig. Beih.* 128: 11–41.
- Bessudova A.Y., Bukin Y.S., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Tomberg V. 2018a. Silica-scaled Chrysophytes in Small Lakes of the Lower Yenisei Basin, the Arctic. — *Nova Hedwigia. Beih.* 107: 315–336. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0473
- Bessudova A.Yu., Domyshva V.M., Firsova A.D., Likhoshway Y.V. 2017. Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal. *Acta Biol. Sibirica.* 3(3): 47–56. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i3.3615>
- Bessudova A., Gabyshev V., Bukin Yu., Gabysheva O., Likhoshway Ye.V. 2022. Species richness of scaled Chrysophytes in arctic waters in the Tiksi Region (Yakutia, Russia). *Acta Biol. Sibirica.* 8: 431–459. <https://doi.org/10.14258/abs.v8.e26>
- Bessudova A., Gabyshev V., Firsova A., Gabysheva O., Bukin Y., Likhoshway Y. 2021. Diversity Variation of Silica-Scaled Chrysophytes Related to Differences in Physicochemical Variables in Estuaries of Rivers in an Arctic Watershed. — *Sustainability.* 13: 13768. <https://doi.org/10.3390/su132413768>
- Bessudova A., Galachyants Y., Firsova A., Hilkhanova D., Nalimova M., Marchenkov A., Mikhailov I., Sakirko M., Likhoshway Y. 2023a. Changes in Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes during Lake–River–Reservoir Transition (Baikal–Angara–Irkutsk Reservoir). — *Life.* 13(10): 2052. <https://doi.org/10.3390/life13102052>
- [Bessudova, Likhoshway] Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Чешуйчатые хризодитовые (Chrysophyceae) Богучанского водохранилища. — *Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: естественные и технические науки.* 11: 4–11.
- Bessudova A., Likhoshway Y., Firsova A., Mitrofanova E., Koveshnikov M., Soromotin A., Khoroshavin V., Kirillov V. 2023b. Small Organisms in a Large River: What Provides the High Diversity of Scaled Chrysophytes in the Ob River? — *Water.* 15: 3054. <https://doi.org/10.3390/w15173054>
- [Bessudova et al.] Бессудова А.Ю., Фирсова А.Д., Сороковикова Л.М., Томберг И.В. 2016. Чешуйчатые золотистые водоросли бассейнов Нижнего Енисея и заливов Карского моря с элементами аутоэкологии. *Иркутск.* 110 с.
- Bessudova A.Y., Firsova A.D., Tomberg I.V., Sorokovikova L.M., Likhoshway Ye.V. 2018c. Biodiversity of silica-scaled chrysophytes in tributaries of northern limit of Lake Baikal. — *Acta Biol. Sibirica.* 4(3): 75–84. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v4i3.4411>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Kuz'mina A. Ye., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2014. Changes in phytoplankton community composition along a salinity gradient from the lower Yenisei River to the Kara Sea, Russia. — *Botanica Marina.* 57(3): 225–239. <https://doi.org/10.1515/bot-2013-0102>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2018b. Silica-Scaled Chrysophytes in Large Tributaries of Lake Baikal, Cryptogam. — *Algol.* 39(2): 145–165. <https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss2.2018.145>
- Cronberg G., Kristiansen J. 1980. Synuraceae and other Chrysophyceae from central Smaland, Sweden. — *Bot. Notiser.* 133: 595–618.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophyte Cysts.* Dordrecht, Netherlands. 189 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Finlay B.J., Clarke K.J. 1999. Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas*. — *Protist.* 150: 419–430.
- Firsova A.D., Bessudova A.Y., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2015. The diversity of Chrysophyte algae in an Arctic Zone of river and sea water mixing, Russia. — *Am. J. Plant Sci.* 6: 2439–2452. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.615246>
- [Gogorev et al.] Гогорев Р.М., Шадрин С.Н., Сафронова Т.В. 2018. Новые находки водорослей. 1. — *Новости систематики низших растений.* 52(2): 355–358. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.355>
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway.* Available online: <https://www.algaebase.org> (accessed on 30 November 2023).
- [Gusev] Гусев Е.С. 2016. К флоре чешуйчатых золотистых водорослей озера Фролиха (Северное Забайкалье). — *Труды ИБВВ РАН.* 76(79): 25–30.
- Gusev E.S., Guseva E.E., Gabyshev V.A. 2018. Taxonomic composition of silica-scaled chrysophytes in rivers and lakes of Yakutia and Magadanskaya oblast (Russia). — *Nova Hedwig. Beih.* 147: 105–117.
- Hällfors G. 2004. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups). — *Balt. Sea Environ. Proc.* 95: 1–208.
- Hällfors G., Hällfors S. 1988. Records of chrysophytes with siliceous scales (Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae) from Finnish inland waters. — *Hydrobiologia.* 161: 1–29.
- Hibberd D.J. 1979. Notes on the ultrastructure of the genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) with special reference to *P. bandaiensis* Takahashi. — *Arch. Protistenk.* 121: 146–154. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(79\)80012-3](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(79)80012-3)
- Ignatenko M., Gusev E., Yatsenko-Stepanova T. 2023. Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes in the Steppe

- Zone of the Southern Urals with a Description of a New Species from the Genus *Mallomonas*. — *Life*. 13: 2214. <https://doi.org/10.3390/life13112214>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N., Kapustin D. 2022. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of three new morphotypes. — *Phytotaxa*. 561(1): 014–026. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- [Ignatenko et al.] Игнатенко М.Е., Яценко-Степанова Т.Н., Уржумов А.А. 2021. Новые находки видов рода *Mallomonas* (Chrysophyceae, Synurales) для Оренбургской области (Южный Урал, Россия). — *Новости систематики низших растений*. 55(2): 315–323. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.2.315>
- Ikävalko J. 1994. Observations on silica-scaled flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) in the brackish water of Pojo Bay, SW coast of Finland. — *Ann. Bot. Fennici*. 31: 1–27.
- Ikävalko J., Thomsen H. 1996. Scale-covered and loricate flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) from Baltic Sea ice. — *Nova Hedwigia. Beih.* 114: 147–160.
- Kapustin D., Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T. 2023. On stomatocysts of *Paraphysomonas caelifrica* (Stramenopiles, Paraphysomonadida). — *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 70: e12979. <https://doi.org/10.1111/jeu.12979>
- Kapustin D.A., Gusev E.S., Lilitskaya G.G., Kulikovskiy M.S. 2020. Silica-scaled chrysophytes from the Ukrainian Polissia. — *Cryptogamie, Algologie*. 41(12): 121–135. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a12>
- Kim J.H., Kim H.S. 2011. Seasonal occurrence of silica-scaled chrysophytes in a small eutrophic swamp, South Korea. — *Nova Hedwigia. Beih.* 93: 411–436. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0093-0411>
- [Kitaev] Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск. 395 с.
- Kristiansen J. 2000. Cosmopolitan Chrysophytes. — *Syst. Geog. Plants*. 70: 291–300. <http://dx.doi.org/10.2307/3668648>
- Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. 1997. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia. — *Nova Hedwigia. Beih.* 65: 337–351. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/65/1997/337>
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. — In: *Handbook of the Protists*. Switzerland: Springer International Publishing. P. 331–366.
- [Kulizin et al.] Кулизин В.П., Гусев Е.С., Воденеева Е.Л., Охупкин А.Г. 2021. Состав и морфология чешуйчатых золотистых водорослей левобережных волжских притоков. — *Биология внутренних вод*. 4: 332–342. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030098>
- Lengyel E., Barreto S., Padisák J., Stenger-Kovács C., Lázár D., Buczkó K. 2023. Contribution of silica-scaled chrysophytes to ecosystems services: a review. — *Hydrobiologia*. 850: 2735–2756. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05075-5>
- LeRoi J.M., Hallegraeff G.M. 2006. Scale-bearing nanoflagellates from southern Tasmanian coastal waters, Australia. II. Species of Chrysophyceae (Chrysophyta), Prymnesiophyceae (Haptophyta, excluding *Chrysochromulina*) and Prasinophyceae (Chlorophyta). — *Bot. Mar.* 49: 216–235. <https://doi.org/10.1515/BOT.2006.027>
- Lucas I.A.N. 1967. Two new marine species of *Paraphysomonas*. — *J. mar. biol. Ass. U.K.* 47: 329–334.
- Manton I., Leedale G.F. 1961. Observations on the Fine Structure of *Paraphysomonas vestita*, with special reference to the Golgi Apparatus and the Origin of Scales. — *Phycologia*. 1(1): 37–57. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-1-1-37.1>
- [Medvedeva, Nikulina] Медведева Л.А., Никулина Т.В. 2014. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России. Владивосток. 271 с.
- Mindolina Y.V., Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Krasnova E.D., Voronov D.A., Plotnikov A.O. 2023. Taxonomic composition of protist communities in the coastal stratified lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea). Revealed by microscopy. — *Diversity*. 15: 44. <https://doi.org/10.3390/d15010044>
- Nicholls K.H. 1984. Eight Chrysophyceae new to North America. — *Phycologia*. 23(2): 213–221.
- Nicholls K.H. 1985. Five *Paraphysomonas* species (Chrysophyceae) new to North America, with notes on three other rarely reported species. — *Can. J. Bot.* 63: 1208–1212.
- Olsen N.E., Poulsen L.K., Reuss N., Steinarsdottir S.S. 1999. A new subspecies of *Paraphysomonas punctata* (Paraphysomonadaceae, Chrysophyceae). — *Nord. J. Bot.* 19: 635–640.
- [Ostroumov] Остроумов С.А. 2004. Биологический механизм самоочищения в природных водоемах и водотоках: теория и приложения. Успехи современной биологии. 124(5): 429–442.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982a. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 1. — *Nord. J. Bot.* 2: 397–420.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982b. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 2. — *Nord. J. Bot.* 2: 601–638.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1983. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 3. — *Nord. J. Bot.* 3: 695–723.
- Prokina K.I. 2019. Heterotrophic flagellates from sphagnum bogs and terrace-forest and floodplain water bodies of the Central Russian forest-steppe. — *Inland Water Biology*. 12(3): 276–289. <https://doi.org/10.1134/S199508291903012X>
- Prokina K.I., Mylnikov A.A., Mylnikov A.P. 2017. Heterotrophic flagellates and centrohelid heliozoa from littoral and supralittoral zones of the Black Sea (the Southern part of the Crimea). — *Protistology*. 11(3): 143–169. <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2017-11-3-2>
- Pusztai M., Jadrná I., Škaloud P. 2023. Elucidating the phylogeny and taxonomic position of the genus *Spiniferomonas*

- Takahashi (Chrysophyceae). — Fottea, Olomouc, 23(2): 217–222.
<https://doi.org/10.5507/fot.2023.006>
- [Safronova] Сафронова Т.В. 2014. Сезонные изменения состава золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в прудах ботанического сада БИН РАН (Санкт-Петербург). — Бот. журн. 99(4): 443–458.
- [Safronova] Сафронова Т.В. 2018. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области и г. Санкт-Петербурга: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 204 с.
- [Safronova et al.] Сафронова Т.В., Шадрина С.Н., Волошко Л.Н. 2017. Разнообразие золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в водоемах Петергофа. Материалы ежегодной молодежной экологической Школы-конференции в усадьбе “Сергиевка”. СПб. 57–62.
- Scoble J.M., Cavalier-Smith T. 2014. Scale evolution in Paraphysomonadida (Chrysophyceae): Sequence phylogeny and revised taxonomy of *Paraphysomonas*, new genus *Clathromonas*, and 25 new species. — Eur. J. Protistol. 50(5): 551–592.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ejop.2014.08.001>
- Siver P.A., Voloshko L.N., Gavrilova O.V., Getsen M.V. 2005. The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra. — Nova Hedwigia. Beih. 128: 125–150.
- Škaloud P., Škaloudová M., Pichrtová M., Němcová Y., Kreidlová J., Pusztai M. 2013. www.chrysophytes.eu — a Database on Distribution and Ecology of Silica-Scaled Chrysophytes in Europe. — Nova Hedwig. Beih. 142: 141–146.
- Smol J.P. 1995. Application of chrysophytes to problems in paleoecology. — In: Chrysophyte algae: Ecology, phylogeny and development. Cambridge: Cambridge University Press. P. 303–329.
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в водоемах Восточных предгорий Южного и Среднего Урала. — Бот. журн. 101(12): 1361–1378.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2019. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. I. Род *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — Бот. журн. 104(4): 587–601.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Сафронова Т.В. 2020. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. II. Род *Mallomonas* (Synurophyceae, Mallomonadaceae). — Бот. журн. 105(4): 368–383.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620040080>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Сафронова Т.В., Блинов И.А., Снитко В.П. 2021. Новые виды рода *Synura* секции *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) в водоемах Южного Урала. — Бот. журн. 106(11): 1101–1112.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Сафронова Т.В., Снитко В.П. 2022. Золотистые водоросли (Chrysophyceae) водоемов Южного Урала и Зауральского плато. Род *Synura* (Synuraceae) секция *Petersenianae*. — Бот. журн. 107(4): 333–349.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Takahashi E. 1976. Studies on genera *Mallomonas* and *Synura*, and other plankton in freshwater with the electron microscope X. The genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) in Japan. — Eur. J. Phycol. 11(1): 39–48.
<https://doi.org/10.1080/00071617600650071>
- Thomsen H.A., Zimmermann B., Moestrup O., Kristiansen J. 1981. Some new freshwater species of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae). — Nord. J. Bot. 1: 559–581.
- Voloshko L.N. 2010. The Chrysophyte algae from Glacial Lakes of Polar Ural (Russia). — Nova Hedwig. Beih. 136: 191–212.
<https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0191>
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли водоемов севера России. Род *Chrysosphaerella*. — Бот. журн. 101(7): 753–776.
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли водоемов Севера России. СПб. 380 с.
- Voloshko L.N., Gavrilova O.V. 2001. A checklist of silica-scaled Chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga. — Nova Hedwig. Beih. 122: 147–167.
- [Vorobyova et al.] Воробьева С.С., Бондаренко Н.А., Карпов С.А., Помазкина Г.В., Ганичев А.И. 1992. К изучению видового состава Chrysophyta озера Байкал. — Альгология. 2(3): 68–72.
- [Voropaev, Novozhenin] Воропаев С.Б., Новоженин И.А. 2013. Природные условия и особенности факторов почвообразования Южного Урала. — Вестник ОГУ. 10(159): 241–243.

CONTRIBUTION TO THE FLORA OF CHRYSOPHYTES (CHRYSOPHYCEAE: CHROMULINALES, PARAPHYSOMONADALES) OF THE WATERBODIES OF THE STEPPE ZONE (ORENBURG REGION)

M. E. Ignatenko^{1, *}, T. N. Yatsenko-Stepanova^{1, **}, Yu. V. Mindolina^{1, ***}, M. A. Nasyrova^{1, ****}

¹*Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis RAS*

Orenburg Federal Research Center

Pionerskaya Str., Orenburg, 460000, Russia

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

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

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

*****e-mail: marina_lavrenova_95@mail.ru*

In the waterbodies of different types of the steppe zone of the Southern Urals, 19 taxa of silica-scaled Chrysophyceae belonging to the orders Chromulinales and Paraphysomonadales have been recorded. Among them, 16 taxa of the infrageneric rank were recorded for the first time for the studied territory; two species (*Lepidochromonas cancellata* and *Polylepidomonas vacuolata*) are new to the flora of Russia. New localities have been revealed of four species rare in the flora of Russia: *L. poteriphora*, *L. stelligera*, *L. subrotacea*, and *Paraphysomonas caelifrica*. For each discovered taxon, data on its morphology, locality, and distribution are provided. All findings are illustrated with microphotographs taken using scanning electron microscopy.

Keywords: diversity, scanning electron microscopy, Chromulinales, *Chrysosphaerella*, *Lepidochromonas*, *Paraphysomonas*, Paraphysomonadales, *Polylepidomonas*, *Spiniferomonas*

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Olga G. Kalmykova, the Senior Researcher of the Institute of Steppe of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, to employees of the biological reserve of regional significance “Svetlinsky”, as well as to A.A. Semenov, the Director of the “Directorate of Specially Protected Natural Territories of the Orenburg Region”, for their help with sampling.

This study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (project No. 23-24-10056).

REFERENCES

- Barreto S. 2005. The silica-scaled chrysophyte flora of Hungary. — *Nova Hedwig. Beih.* 128: 11–41.
- Bessudova A.Y., Bukin Y.S., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Tomberg V. 2018a. Silica-scaled Chrysophytes in Small Lakes of the Lower Yenisei Basin, the Arctic. — *Nova Hedwigia. Beih.* 107: 315–336.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0473
- Bessudova A.Yu., Domysheva V.M., Firsova A.D., Likhoshway Y.V. 2017. Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal. — *Acta Biol. Sibirica.* 3(3): 47–56.
<http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i3.3615>
- Bessudova A., Gabyshev V., Bukin Yu., Gabysheva O., Likhoshway Ye.V. 2022. Species richness of scaled Chrysophytes in arctic waters in the Tiksi Region (Yakutia, Russia). — *Acta Biol. Sibirica* 8: 431–459.
<https://doi.org/10.14258/abs.v8.e26>
- Bessudova A., Gabyshev V., Firsova A., Gabysheva O., Bukin Y., Likhoshway Y. 2021. Diversity Variation of Silica-Scaled Chrysophytes Related to Differences in Physicochemical Variables in Estuaries of Rivers in an Arctic Watershed. — *Sustainability.* 13: 13768.
<https://doi.org/10.3390/su132413768>
- Bessudova A., Galachyants Y., Firsova A., Hilkhanova D., Nalimova M., Marchenkov A., Mikhailov I., Sakirko M., Likhoshway Y. 2023a. Changes in Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes during Lake–River–Reservoir Transition (Baikal–Angara–Irkutsk Reservoir). — *Life.* 13(10): 2052.
<https://doi.org/10.3390/life13102052>
- Bessudova A., Likhoshway Ye. 2017. Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae) of the Boguchany reservoir. — *Modern science: current problems of theory and practice. Series: natural and technical sciences.* 11: 4–11 (In Russ.).
- Bessudova A., Likhoshway Y., Firsova A., Mitrofanova E., Koveshnikov M., Soromotin A., Khoroshavin V., Kirillov V. 2023b. Small Organisms in a Large River: What Provides the High Diversity of Scaled Chrysophytes in the Ob River? — *Water.* 15: 3054.
<https://doi.org/10.3390/w15173054>
- Bessudova A.Yu., Firsova A.D., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V. 2016. Silica-scaled chrysophytes of the Lower Yenisei basin and the Kara Sea bays with elements of autoecology. *Irkutsk.* 110 p. (In Russ.).
- Bessudova A.Y., Firsova A.D., Tomberg I.V., Sorokovikova L.M., Likhoshway Ye.V. 2018c. Biodiversity of silica-scaled chrysophytes in tributaries of northern limit of

- Lake Baikal. — Acta Biol. Sibirica. 4(3): 75–84.
<http://dx.doi.org/10.14258/abs.v4i3.4411>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Kuz'mina A. Ye., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2014. Changes in phytoplankton community composition along a salinity gradient from the lower Yenisei River to the Kara Sea, Russia. — Botanica Marina. 57(3): 225–239.
<https://doi.org/10.1515/bot-2013-0102>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2018b. Silica-Scaled Chrysophytes in Large Tributaries of Lake Baikal. — Cryptogam. Algal. 39(2): 145–165.
<https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss2.2018.145>
- Cronberg G., Kristiansen J. 1980. Synuraceae and other Chrysophyceae from central Smaland, Sweden. — Bot. Notiser. 133: 595–618.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Atlas of Chrysophycean Cysts. Dordrecht, Netherlands. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Finlay B.J., Clarke K.J. 1999. Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas*. — Protist. 150: 419–430.
- Firsova A.D., Bessudova A.Y., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2015. The diversity of Chrysophycean algae in an Arctic Zone of river and sea water mixing, Russia. — Am. J. Plant Sci. 6: 2439–2452.
<http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.615246>
- Gogorev R.M., Shadrina S.N., Safronova T.V. 2018. New records of algae. 1. — Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 52(2): 355–358 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.355>
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. Available online:
<https://www.algaebase.org> (accessed on 30 November 2023).
- Gusev E.S. 2016. Contribution to the flora of silica-scaled Chrysophytes of Frolikha lake (North Transbaikalia area). — Proceedings IBIW, RAS. 76(79): 25–30 (In Russ.).
- Gusev E.S., Guseva E.E., Gabyshev V.A. 2018. Taxonomic composition of silica-scaled chrysophytes in rivers and lakes of Yakutia and Magadanskaya oblast (Russia). — Nova Hedwigia. Beih. 147: 105–117.
- Hällfors G. 2004. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups). — Balt. Sea Environ. Proc. 95: 1–208.
- Hällfors G., Hällfors S. 1988. Records of chrysophytes with siliceous scales (Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae) from Finnish inland waters. — Hydrobiologia. 161: 1–29.
- Hibberd D.J. 1979. Notes on the ultrastructure of the genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) with special reference to *P. bandaiensis* Takahashi. — Arch. Protistenk. 121: 146–154.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(79\)80012-3](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(79)80012-3)
- Ignatenko M., Gusev E., Yatsenko-Stepanova T. 2023. Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes in the Steppe Zone of the Southern Urals with a Description of a New Species from the Genus *Mallomonas*. — Life. 13: 2214.
<https://doi.org/10.3390/life13112214>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N., Kapustin D. 2022. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of three new morphotypes. — Phytotaxa. 561(1): 014–026.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- Ignatenko M.E., Yatsenko-Stepanova T.N., Urzhumov A.A. 2021. New records of *Mallomonas* Species (Chrysophyceae, Synurales) for the Orenburg Region (South Urals, Russia). — Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 55(2): 315–323 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.2.315>
- Ikävalko J. 1994. Observations on silica-scaled flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) in the brackish water of Pojo Bay, SW coast of Finland. — Ann. Bot. Fennici. 31: 1–27.
- Ikävalko J., Thomsen H. 1996. Scale-covered and loricate flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) from Baltic Sea ice. — Nova Hedwigia. Beih. 114: 147–160.
- Kapustin D., Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T. 2023. On stomatocysts of *Paraphysomonas caelifrica* (Stramenopiles, Paraphysomonadida). — Journal of Eukaryotic Microbiology. 70, e12979.
<https://doi.org/10.1111/jeu.12979>
- Kapustin D.A., Gusev E.S., Lilitskaya G.G., Kulikovskiy M.S. 2020. Silica-scaled chrysophytes from the Ukrainian Polissia. — Cryptogamie, Algologie. 41(12): 121–135.
<https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a12>
- Kim J.H., Kim H.S. 2011. Seasonal occurrence of silica-scaled chrysophytes in a small eutrophic swamp, South Korea. — Nova Hedwigia. Beih. 93: 411–436.
<https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0093-0411>
- Kitaev S.P. 2007. Basic general limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk. 395 p. (In Russ.).
- Kristiansen J. 2000. Cosmopolitan Chrysophytes. — Syst. Geog. Plants. 70: 291–300.
<http://dx.doi.org/10.2307/3668648>
- Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. 1997. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia. — Nova Hedwigia. Beih. 65: 337–351.
<https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/65/1997/337>
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. — In: Handbook of the Protists. Switzerland: Springer International Publishing. P. 331–366.
- Kulizin V.P., Gusev E.S., Vodeneva E.L., Okhapkin A.G. 2021. Composition and morphology of scaly golden algae from the left bank of the Volga tributaries. — Inland Water Biology. 4: 332–342 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030098>
- Lengyel E., Barreto S., Padisák J., Stenger-Kovács C., Lázár D., Buczkó K. 2023. Contribution of silica-scaled chrysophytes to ecosystems services: a review. — Hydrobiologia. 850: 2735–2756.
<https://doi.org/10.1007/s10750-022-05075-5>
- LeRoi J.M., Hallegraeff G.M. 2006. Scale-bearing nanoflagellates from southern Tasmanian coastal waters, Australia.

- II. Species of Chrysophyceae (Chrysophyta), Prymnesiophyceae (Haptophyta, excluding *Chrysochromulina*) and Prasinophyceae (Chlorophyta). — Bot. Mar. 49: 216–235. <https://doi.org/10.1515/BOT.2006.027>
- Lucas I.A.N. 1967. Two new marine species of *Paraphysomonas*. — J. mar. boil. Ass. U.K. 47: 329–334.
- Manton I., Leedale G.F. 1961. Observations on the Fine Structure of *Paraphysomonas vestita*, with special reference to the Golgi Apparatus and the Origin of Scales. — Phycologia. 1(1): 37–57. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-1-1-37.1>
- Medvedeva L.A., Nikulina T.V. 2014. Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East. Vladivostok. 271 p. (In Russ.).
- Mindolina Y.V., Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Krasnova E.D., Voronov D.A., Plotnikov A.O. 2023. Taxonomic composition of protist communities in the coastal stratified lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea). Revealed by microscopy. — Diversity. 15: 44. <https://doi.org/10.3390/d15010044>
- Nicholls K.H. 1984. Eight Chrysophyceae new to North America. — Phycologia. 23(2): 213–221.
- Nicholls K.H. 1985. Five *Paraphysomonas* species (Chrysophyceae) new to North America, with notes on three other rarely reported species. — Can. J. Bot. 63: 1208–1212.
- Olsen N.E., Poulsen L.K., Reuss N., Steinarsdottir S.S. 1999. A new subspecies of *Paraphysomonas punctata* (Paraphysomonadaceae, Chrysophyceae). — Nord. J. Bot. 19: 635–640.
- Ostroumov S.A. 2004. A biological mechanism of self-purification in natural water bodies and streams: theory and applications. The successes of modern biology. 124(5): 429–442 (In Russ.).
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982a. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 1. — Nord. J. Bot. 2: 397–420.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982b. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 2. — Nord. J. Bot. 2: 601–638.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1983. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 3. — Nord. J. Bot. 3: 695–723.
- Prokina K.I. 2019. Heterotrophic flagellates from sphagnum bogs and terrace-forest and floodplain water bodies of the Central Russian forest-steppe. — Inland Water Biology. 12(3): 276–289. <https://doi.org/10.1134/S199508291903012X>
- Prokina K.I., Mylnikov A.A., Mylnikov A.P. 2017. Heterotrophic flagellates and centrohelid heliozoa from littoral and supralittoral zones of the Black Sea (the Southern part of the Crimea). — Protistology. 11(3): 143–169. <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2017-11-3-2>
- Pusztai M., Jadrná I., Škaloud P. 2023. Elucidating the phylogeny and taxonomic position of the genus *Spiniferomonas* Takahashi (Chrysophyceae). — Fottea, Olomouc. 23(2): 217–222. <https://doi.org/10.5507/fot.2023.006>
- Safronova T.V. 2014. Seasonal changes of taxonomic composition of Chrysophyceae algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the ponds of the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg). — Bot. Zhurn. 99(4): 443–458 (In Russ.).
- Safronova T.V. 2018. Golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) of specially protected natural territories of the Leningrad region and St. Petersburg: Diss. ... Kand. Sci. St. Petersburg. 204 p. (In Russ.).
- Safronova T.V., Shadrina S.N., Voloshko L.N. 2017. Diversity of Golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the waterbodies of Peterhof. — The proceedings of the annual youth environmental conference in the manor “Sergeevka”. St. Petersburg. P. 57–62 (In Russ.).
- Scoble J.M., Cavalier-Smith T. 2014. Scale evolution in Paraphysomonadida (Chrysophyceae): Sequence phylogeny and revised taxonomy of *Paraphysomonas*, new genus *Clathromonas*, and 25 new species. — Eur. J. Protistol. 50(5): 551–592. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ejop.2014.08.001>
- Siver P.A., Voloshko L.N., Gavrilova O.V., Getsen M.V. 2005. The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra. — Nova Hedwig. Beih. 128: 125–150.
- Škaloud P., Škaloudová M., Pichrtová M., Němcová Y., Kreidlová J., Pusztai M. 2013. www.chrysophytes.eu — a Database on Distribution and Ecology of Silica-Scaled Chrysophytes in Europe. — Nova Hedwig. Beih. 142: 141–146.
- Smol J.P. 1995. Application of chrysophytes to problems in paleoecology. — In: Chrysophyte algae: Ecology, phylogeny and development. Cambridge: Cambridge University Press. P. 303–329.
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2016. Chrysophyceae algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in waterbodies of the eastern foothills of the South and Middle Urals — Bot. Zhurn. 101(12): 1361–1378 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2019. Chrysophyceae algae in waterbodies of the South Urals. Genus *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — Bot. Zhurn. 104(4): 587–601 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Safronova T.V. 2020. Chrysophyceae algae in waterbodies of the South Urals. II. Genus *Mallomonas* (Synurophyceae, Mallomonadaceae). — Bot. Zhurn. 105(4): 368–383 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620040080>
- Snitko L.V., Safronova T.V., Blinov I.A., Snitko V.P. 2021. New Species of *Synura* Section *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) in waterbodies of the South Urals. — Bot. Zhurn. 106(11): 1101–1112 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- Snitko L.V., Safronova T.V., Snitko V.P. 2022. Chrysophyceae algae (Chrysophyceae) in waterbodies of the South Urals and Transural Plateau. Genus *Synura* (Synuraceae)

- section Petersenianae. — Bot. Zhurn. 107(4): 333–349 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Takahashi E. 1976. Studies on genera *Mallomonas* and *Synura*, and other plankton in freshwater with the electron microscope X. The genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) in Japan. — Eur. J. Phycol. 11(1): 39–48.
<https://doi.org/10.1080/00071617600650071>
- Thomsen H.A., Zimmermann B., Moestrup O., Kristiansen J. 1981. Some new freshwater species of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae). — Nord. J. Bot. 1: 559–581.
- Voloshko L.N. 2010. The Chrysophycean algae from Glacial Lakes of Polar Ural (Russia). — Nova Hedwig. Beih. 136: 191–212.
<https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0191>
- Voloshko L.N. 2016. Golden algae of reservoirs of the north of Russia. Genus *Chrysosphaerella*. — Bot. Zhurn. 101(7): 753–776 (In Russ.).
- Voloshko L.N. 2017. Chrysophycean Algae in Water Bodies of the Northern Russia. St. Petersburg. 380 p. (In Russ.).
- Voloshko L.N., Gavrilova O.V. 2001. A checklist of silica-scaled Chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga. — Nova Hedwig. Beih. 122: 147–167.
- Vorobyova S.S., Bondarenko N.A., Karpov S.A., Pomazkina G.V., Tanichev A.I. 1992. Shell ultrastructure of some species of the department Chrysophyta from the Lake Baikal. — Algologia. 2(3): 68–72 (In Russ.).
- Voropaev S.B., Novozhenin I.A. 2013. Natural conditions and features of soil formation factors in the Southern Urals. — Bulletin of OSU. 10(159): 241–243 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ НАХОДКИ И МОРФОЛОГИЯ *CHRYSOCOCCUS FURCATUS*
(CHRYSOPHYCEAE, CHROMULINALES) В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2024 г. Л. В. Снитко¹, *, В. П. Снитко¹

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

*e-mail: lvs223@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.03.2023 г.
Получена после доработки 23.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Представлены данные о находках вегетативных клеток и стоматоцист *Chrysococcus furcatus*, полученные с применением сканирующей электронной микроскопии. Вид впервые указывается для Урала. Изучены экологические условия вегетации клеток и массового формирования стоматоцист в природных водоемах, показано увеличение содержания кремния в зрелых стоматоцистах методом энергодисперсионной рентгеновской спектроскопии. В южноуральской популяции отмечены морфотипы стоматоцист с высоким обратноконическим воротничком, орнаментацией коническими выростами, бифуркатным или одним игольчатым шипом. Обнаружена новая форма со множественными иглообразными шипами, расположенными на заднем полюсе стоматоцисты. Описания иллюстрированы микрофотографиями. Полученные результаты дополняют сведения о флоре водорослей России и могут быть использованы в экологическом мониторинге водоемов и палеореконструкциях.

Ключевые слова: золотистые водоросли, стоматоцисты, *Chrysococcus furcatus*, морфология, экология, национальный парк “Таганай”, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0006813624050078, EDN: QJPCAI

Хризифитовые — одноклеточные или колониальные водоросли, характеризующиеся способностью формировать эндогенные кремнистые стоматоцисты (статоспоры) в определенные стадии своего развития или под воздействием изменений окружающей среды (Duff et al., 1995). Морфология стоматоцист видоспецифична, но большинство из них не соотнесено с конкретными видами. Определить видовую принадлежность стоматоцист возможно в случае наблюдения их формирования в природных водоемах или при культивировании (Škaloud et al., 2012; Škaloud et al., 2013). В настоящее время описано более 1000 морфотипов стоматоцист, указанных под соответствующими номерами в атласах-определителях (Duff et al., 1995; Wilkinson et al., 2001; Pla, 2001; Kapustin, Kapustina, 2018) и в отдельных публикациях (Vorobyova et al., 1996; Firsova, Likhoshway, 2006; Bazhenova et al., 2012; Bazhenova, 2021; Safronova, Voloshko, 2013; Voloshko, 2016; Firsova et al., 2017, 2018; Safronova, 2015; Kapustin et al., 2016; Snit'ko, Voloshko, 2017, 2018).

Некоторые хризифиты производят стоматоцисты с очень специфичным внешним видом, например, *Chrysococcus furcatus* (Dolgoﬀ) Nicholls, 1981 (Duff et al., 1995; Kapustin, Kapustina, 2018), благодаря чему становится возможной правильная идентификация вида на основе морфологии. Стоматоциста *C. furcatus* первоначально была описана в группе эвгленовых водорослей как *Trachelomonas furcata* Dolgoﬀ (Dolgoﬀ, 1922), а впоследствии перенесена в состав золотистых водорослей в род *Chrysastrella* Chodat под названием *Chrysastrella furcata* (Dolgoﬀ) Deflandre, 1934 (Deflandre, 1934; Cronberg, Kristiansen, 1980; Duff et al., 1995). Вегетативная стадия *Chrysococcus furcatus* описана в 1981 г. (Nicholls, 1981), но впоследствии такая же окремнелая клетка описывалась из донных отложений в Арктике как “стоматоциста 17” Duff, Smol (Duff, Smol, 1988). Стоматоцисты *C. furcatus* отмечались в Северной Америке, Гренландии, Европе, а вегетативные клетки зарегистрированы в Канаде (Nicholls, 1981; Duff et al., 1995). В России стоматоцисты обнаружены в Центре, на

Севере и Северо-Западе (Dolgoft, 1922; Usatshev, 1928; Woronichin, 1933; Kapustin, Kapustina, 2018), в Сибири в Байкальском регионе в р. Верхняя Ангара (Firsova et al., 2018).

В ходе многолетних исследований золотистых водорослей в планктоне водоемов Южного Урала и Зауралья нами обнаружены вегетативные клетки и стоматоцисты *Chrysococcus furcatus*, что является первой для Урала находкой вида.

Цель данной работы — документально зафиксировать новые находки редкого вида *C. furcatus* в России и проанализировать морфологическую изменчивость стоматоцист.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Пробы отбирали круглогодично планктонной сетью с ячейей 14 мкм в диаметре в 2015–2022 гг. в небольших озерах, водохранилищах и реках Южного Урала, наибольшее внимание уделяли холодноводным периодам. Всего обследовано свыше 40 водоемов. Стоматоцисты *Chrysococcus furcatus* обнаружены только в трех горно-лесных водоемах: Тесьминское водохранилище с мая по июнь 2020 г. (в большом количестве), дериваты оз. Тургойак (оз. Инышко и пруд городского пляжа) — в мае 2022 г. Вегетативные клетки вида *C. furcatus* обнаружены единично в Тесьминском водохранилище в мае 2020 г. Эти водоемы расположены в горной местности

близ границ водоразделов крупнейших речных бассейнов Обского и Волго-Камского, водосборы частично или полностью находятся на территории национального парка “Таганай”. Географические характеристики водоемов приведены в табл. 1, основные гидрохимические показатели — в табл. 2. В периоды формирования стоматоцист *C. furcatus* отбор проб проводили еженедельно одновременно с измерением температуры воды, описанием сообществ фитопланктона и видового состава золотистых водорослей (табл. 3).

Исследование вегетативных клеток и стоматоцист *C. furcatus* проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Tescan Vega 3Sbu при увеличении в $(2–20) \times 10^3$ раз. Для изучения объектов в СЭМ аликвоту сгущенного планктона наносили на токопроводящий скотч на алюминиевом диске и высушивали, напыление золотом производили с помощью ионно-плазменного напылителя Quorum Q150R ES. Энергодисперсионные спектрограммы (ЭДС) для анализа элементного состава оболочки клеток и стоматоцист выполняли с помощью рентгеноспектрального микроанализатора Oxford Instruments X-act.

Измерение гидрохимических характеристик, СЭМ и ЭДС выполнены на базе Южно-Уральского центра коллективного пользования по исследованию минерального сырья (аттестат аккредитации № РОСС RU.001.514536).

Таблица 1. Значения некоторых физико-географических показателей водоемов — местообитаний *Chrysococcus furcatus* на Южном Урале

Table 1. Values of some physiographical parameters in the waterbodies — habitats of *Chrysococcus furcatus* in Southern Ural

Озера, водохранилища, пруды Lakes, reservoirs, ponds		Площадь, км ² Area, km ²	Глубина, м Depth mid./max, m	Высота над уровнем моря, м Altitude, m a. s. l.	Координаты Coordinates	
					N	E
Водоемы горно-лесной зоны Волго-Камского бассейна Waterbodies of mountain-forest zone of the Volga-Kama basin						
Тесьминское вдхр. Tesminskoye Reservoir		0.48	Уровень воды упал на 4 м 2021 г. Water level fell down 4 m in 2021 2/10	469	55°12'56.3"	59°45'53.4"
Водоемы горно-лесной зоны Обского речного бассейна Waterbodies of mountain-forest zone of the Ob River basin						
Дериваты оз. Тургойак Derivatives of Turgoyak Lake	Пруд городского пляжа Pond of city beach	0.01	1/1.2	320	55°09'12.5"	60°06'58.2"
	Озеро Инышка Inyshka Lake	0.32	2/4.0	331	55°11'21.5"	60°05'30.0"

Таблица 2. Гидрохимические показатели водоемов местообитаний *Chrysococcus furcatus* на Южном Урале
Table 2. Hydrochemical parameters of the waterbodies – habitats of *Chrysococcus furcatus* in Southern Ural

Гидрохимические параметры / Водоемы Hydrochemical parameters / Waterbodies	Дериваты оз. Тургойак Derivatives of Turgoyak Lake		Тесьминское вдхр. Tesminskoye Reservoir
	Пруд городского пляжа Pond of city beach	Озеро Инышко Inyshko Lake	
Гидрокарбонаты Bicarbonates, mg/dm ⁻³	111.02	89.7 ± 10.8	37.8 ± 4.8
Сульфаты Sulfates, mg/dm ⁻³	16.30	7.7 ± 1.0	8.23 ± 2.5
Кальций Calcium, mg/dm ⁻³	25.05	19.6 ± 2.2	12.0 ± 1.3
Магний Magnesium, mg/dm ⁻³	12.80	8.84 ± 1.33	2.43 ± 0.36
Натрий+калий Sodium+Potassium, mg/dm ⁻³	9.15	9.70 ± 0.68	2.67 ± 0.3
Азот нитратный Nitrate nitrogen, mg/dm ⁻³	0.30	0.0053 ± 0.0026	0.006 ± 0.003
Азот нитритный Nitrite nitrogen, mg/dm ⁻³	<0.003	0.27 ± 0.05	0.69 ± 0.14
Азот аммонийный Ammonium nitrogen, mg/dm ⁻³	0.16	<0.1	0.14 ± 0.04
Хлориды Chlorides, mg/dm ⁻³	10.06	4.43 ± 0.45	1.83 ± 0.29
Сумма ионов, Σ, mg/dm ⁻³	194.84	140.24 ± 17.15	65.79 ± 9.73
Фосфор общий Total phosphorus, mg/dm ⁻³	0.134	0.084 ± 0.042	0.010 ± 0.04
pH	7.2 ± 0.2	7.5 ± 0.2	7.5 ± 0.2
УЭП Conductivity, μS/cm ⁻¹	255.1	121	21.0–55.0
Цветность воды, градус шкалы Pt–Co Water color, degree of Pt–Co scale	27.4	24.6 ± 4.9	—

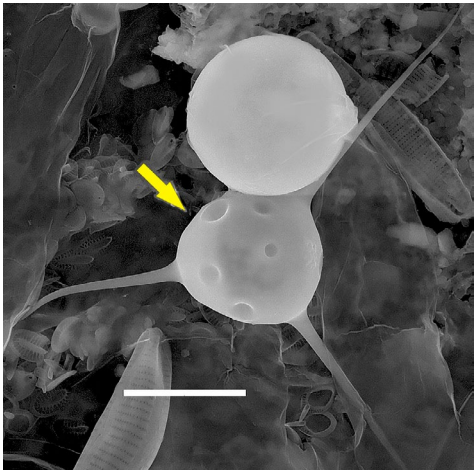


Рис. 1. Вегетативная клетка *Chrysococcus furcatus* (СЭМ) из Тесьминского водохранилища 18.05.2020. Вегетативная клетка указана стрелкой. Масштабная линейка – 10 мкм.
Fig. 1. Vegetative cell (arrow) of *Chrysococcus furcatus* (SEM) from the Tesminskoye Reservoir 18.05.2020. Scale bar – 10 μm.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружены две окремнелые вегетативные клетки *Chrysococcus furcatus* пирамидальной формы. Размеры округло-треугольного основания клетки 11.2–11.4 мкм, с правильной вдавленной порой, воротничок отсутствует, поверхность орнаментирована округлыми углублениями диаметром 1.8–2.5 мкм. В углах клетки расположены игольчатые шипы, диаметр у основания до 4.5 мкм, длина до 21 мкм (рис. 1).

Вегетация вида *C. furcatus* отмечена при температуре воды 10°С в олиготрофных условиях одновременно с многочисленными стоматоцистами, осаждающимися на дно.

Ниже приводится описание стоматоцист *C. furcatus*, обнаруженных нами в водоемах замедленного стока на Южном Урале (рис. 2, 3).

Таблица 3. Изменение состава видов золотистых водорослей при изменении температуры воды в исследованных дериватах озера Тургойк и Тесьминском водохранилище**Table 3.** Changes in the composition of chrysophyte species with increase in water temperature in the studied derivatives of Turgoyak Lake and Tesminskoye Reservoir

Водоем / Дата Reservoir / Date	Дериваты озера Тургойк, 2022 г. Derivatives of Turgoyak Lake, 2022					Тесьминское вдхр., 2020 г. Tesminskoye Reservoir, 2020		
	пруд городского пляжа Pond of city beach				озеро Инышко Inyshko Lake			
	28.04	04.05	14.05	27.05				
Температура / Temperature (°C)	лед / ice, 2°	9°	12°	18°	12°	9°	11°	16°
Стоматоцисты <i>Ch. furcatus</i> со скрученным / нескрученными шипами 3, орнаментация нерегулярными выростами Stomatocysts of <i>Ch. furcatus</i> with spine twisted appearance/not twisted 3, ornamented with ir- regularly arranged scabrae	—	+	++	—	—	+++	+	—
Стоматоцисты <i>Ch. furcatus</i> бифуркатный шип Stomatocysts of <i>Ch. furcatus</i> , bifurcate spine	—	+	+	—	+	—	++	+
<i>Chrysosphaerella brevispina</i> Korshikov	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Dinobryon</i> spp.	++	+	+	+++	+	+	+	+
<i>Synura americana</i> Kynčlová et Škaloud	+	++	+++	+	—	++	++	+
<i>Synura mammilosa</i> Takahashi 1972	—	—	—	—	—	+++	++	+
<i>Synura petersenii</i> Korshikov 1929 emend. Škaloud et Kynčlová	—	—	—	—	—	+	+	+++
<i>Synura spinosa</i> Korschikov 1929 f. <i>spinosa</i>	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Synura uvella</i> Ehrenberg emend. Korschikov 1929	—	+	++	+	—	—	—	—
<i>Mallomonas acaroides</i> Perty emend. Ivanoff 1899 var. <i>acaroides</i>	—	—	—	+	—	—	+	+
<i>Mallomonas alpina</i> Pascher et Rutter emend. Asmund et Kristiansen 1986	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Mallomonas caudata</i> Ivanov emend. Krieger 1930	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Mallomonas crassissquama</i> (Asmund) Fott 1962 var. <i>crassissquama</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Mallomonas cratis</i> Harris et Bradley	—	+	++	+	—	—	—	—

Примечание: — отсутствие вида; + присутствие вида, ++ доминирование в сообществе, +++ массовое развитие вида.

Note: — species missing; + species present, ++ species dominates in community, +++ species occurs in abundance.

Стоматоциста сферическая, 9.7–10.5 мкм в диаметре. При измерении десятков экземпляров значительных колебаний в диаметре стоматоцист южноуральской популяции не обнаружено. Лишь один экземпляр в деривате оз. Тургойк с бифуркатным шипом имел диаметр 11.6 мкм (рис. 2e).

Воротничок. Цисты имели высокий (2.0–5.0 мкм) обратноконический воротничок. Форма воротничка преимущественно широко коническая: в основании диаметр 2.0–2.5 мкм, у вершины воротничка диаметр 3.9–4.1 мкм, внутреннее отверстие

1 мкм (рис. 3d). Пора не наблюдалась. В деривате оз. Тургойк (оз. Инышко) единично отмечены также экземпляры (рис. 2f), где базальный край воротничка орнаментирован вертикальными полосами (Duff et al., 1995).

Орнаментация поверхности стоматоцист: неравномерно расположенные тупые конические выросты, а также острые конические выступы близ воротничковой зоны. Экземпляры со сглаженными коническими выростами по всей поверхности стоматоцисты обнаружены в деривате

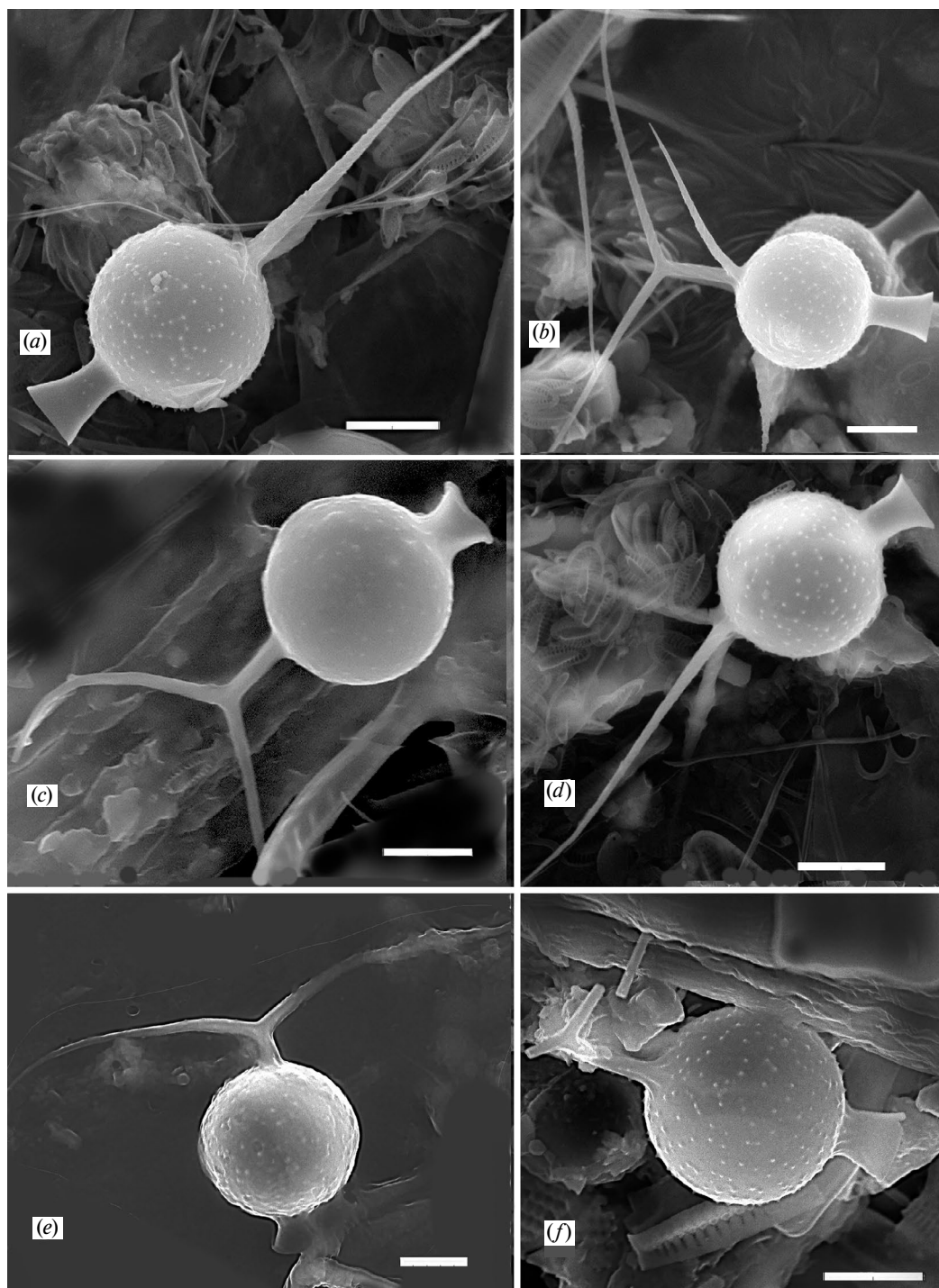


Рис. 2. Стоматоцисты *Chrysococcus furcatus* (СЭМ): *a* – стоматоциста со скрученным шипом; *b* – стоматоциста с бифуркатным шипом и с одним нескрученным шипом на заднем полюсе; *c, e, f* – стоматоцисты с раздвоенным бифуркатным шипом на заднем полюсе; *f* – стоматоциста с базальным краем воротничка, украшенным вертикальными полосами; *d* – стоматоциста с 3 игольчатыми шипами на заднем полюсе стоматоцисты. Масштабная линейка – 5 мкм.

Fig. 2. Stomatocysts of *Chrysococcus furcatus* (SEM): *a* – stomatocyst with a twisted spine; *b* – stomatocyst with a bifurcate spine and a non-twisted spine located on the posterior pole; *c, e, f* – stomatocysts with a bifurcate spine located on the posterior pole; *f* – stomatocyst with a basal collar edge decorated with vertical stripes; *d* – stomatocyst with 3 needle-like spines on the posterior pole. Scale bar – 5 μ m.

оз. Тургояк в мезоэвтрофных условиях в конце периода образования (рис. 2с, е).

Орнаментация стоматоцисты может изменяться в процессе развития. Например, в Центральной России (Dolgoft, 1922; Usatshev, 1928) обнаруживали гладкие образцы. Воронихин (Woronichin, 1933) наблюдал как гладкие, так и шероховатые, и шиповатые стоматоцисты *C. furcatus* на Северо-Западе России в реках Нева и Большая Невка. В исследовании Д. А. Капустина и Н. В. Капустиной (Kapustin, Kapustina, 2018) стоматоцисты из искусственного пруда в п. Борок (Ярославская область) были орнаментированы острыми короткими шипиками, имели высокий цилиндрический

воротничок и, как правило, скрученный игольчатый шип, а экземпляры из реки в Мурманской области были гладкими с коротким цилиндрическим воротничком.

Шипы. Обнаружена морфологическая изменчивость шипов, выходящих из заднего полюса стоматоцисты: отмечены простые, бифуркатные, и множественные шипы — от двух до четырех, чаще три. Часть найденных образцов имела единственный игольчатый отросток, раздваивающийся при созревании, как описывается в литературе (Duff, Smol, 1988, 1989, 1994; Duff et al., 1992; Zeeb, Smol, 1993; Duff et al., 1995). Шип имел длину 18.5 мкм (рис. 2а).

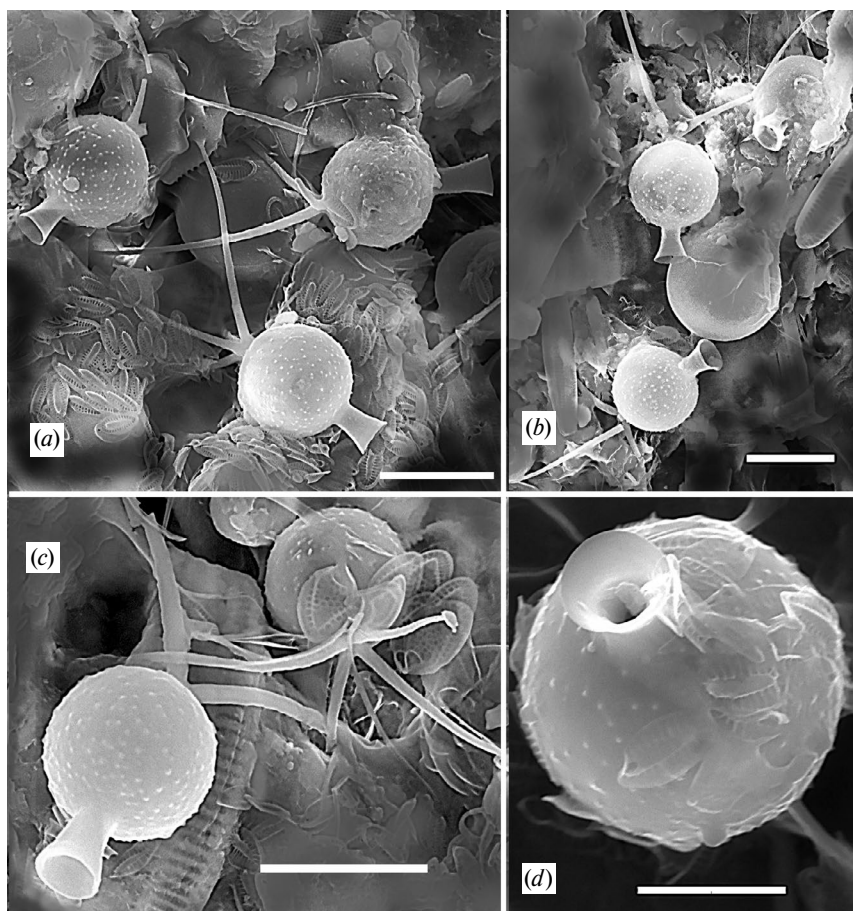


Рис. 3. Популяция стоматоцист *Chrysococcus furcatus* (СЭМ) в Тесьминском водохранилище 13.05.2020: а, б — стоматоцисты с 3 шипами на заднем полюсе, орнаментированные нерегулярно распределенными коническими выростами; с — стоматоциста с 4 шипами на заднем полюсе; d — стоматоциста, диаметр отверстия внутри воротничка 1 мкм. Масштабная линейка: а, б, с — 10 мкм; d — 5 мкм.

Fig. 3. Population of *Chrysococcus furcatus* stomatocysts (SEM) in the Tesminskoye Reservoir 13.05.2020: а, б — stomatocysts with 3 needle-like spines located on the posterior pole, ornamented with irregularly arranged scabrae; с — stomatocyst with 4 needle-like spines located on the posterior pole; d — stomatocyst, diameter of the hole inside the collar is 1 μm. Scale bar: а, б, с — 10 μm; d — 5 μm.

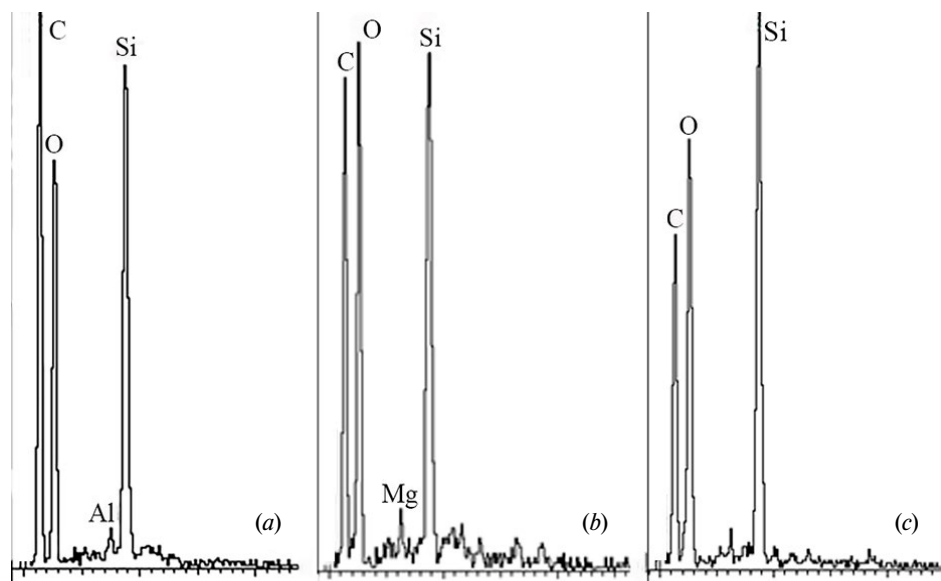


Рис. 4. Энергодисперсионный спектр (ЭДС) стоматоцист *Chrysococcus furcatus*: *a, b* — ЭДС спектр незрелых стоматоцист; *c* — ЭДС спектр зрелых стоматоцист с бифуркатным шипом.

Fig. 4. Energy-dispersive X-ray spectroscopy (EDX, EDS) of *Chrysococcus furcatus* stomatocysts: *a, b* — energy-dispersive X-ray spectrum of immature stomatocysts; *c* — energy-dispersive X-ray spectrum of mature stomatocysts with a bifurcate spine.

Исследователи Северной Америки отмечают: “обычно шип имеет скрученный или похожий на веревку вид и, по-видимому, полый” (Duff et al., 1995: 102). По находкам в России также описывается шип данной стоматоцисты, как имеющий “обычно скрученный вид” (Kapustin, Kapustina, 2018: 384). В нашем исследовании простой шип в виде “скрученной веревки” обнаружен на нескольких образцах.

Множественные игольчатые шипы отмечены у большинства экземпляров в южноуральских популяциях (рис. 2*d*, рис. 3*a, b, c*). На рис. 3*c* видно четыре игольчатых шипа, выходящих из заднего полюса стоматоцисты. Обнаруженные морфотипы свидетельствуют о морфологической изменчивости стоматоцисты *C. furcatus*, не отмеченной ранее в литературе. Стоматоцисты с множественными шипами удалось обнаружить в двух природных водоемах и проследить за их формированием: в Тесьминском водохранилище весной 2020 г. при прогревании воды с 9 до 16°C (наибольшее скопление); а также в деривате оз. Тургояк весной 2022 г. при прогреве воды с 9 до 12°C (см. табл. 3).

Стоматоцисты только с бифуркатным шипом отмечены единично в середине июня при прогреве воды до 16°C. Шип становится бифуркатным на

более поздних стадиях созревания стоматоцисты (Duff et al., 1995). Длина шипа до бифуркации 2.2–5.2 мкм, после бифуркации 18.0–21.5 мкм; у основания диаметр шипа 1.1–1.2 мкм (рис. 2*b, c, e, f*). Выявленные в южноуральской популяции значения длины шипа входят в диапазоны, описанные в литературе (Duff et al., 1995; Kapustin, Kapustina, 2018).

Таким образом, обнаружена морфологическая изменчивость и новая форма стоматоцист *C. furcatus* со множественными игольчатыми шипами: одновременно присутствовали цисты с простым шипом, бифуркатным шипом, большая часть цист была с тремя шипами (рис. 2*a–f*; табл. 3). Стоматоцисты со множественными шипами абсолютно преобладали 13.05.2020 в Тесьминском водохранилище при температуре воды 9°C (рис. 3*a, c*). Отмечена стоматоциста с присутствием как бифуркатного, так и простого шипов на заднем полюсе стоматоцисты (рис. 2*b*).

Энергодисперсионные спектры (ЭДС). На рис. 4 представлены фрагменты спектров с максимумами преобладающих химических элементов в составе стоматоцисты. Спектры показывают доминирование в химическом составе кремния (Si), но выраженность максимумов разная. При изучении спектрограмм *C. furcatus* из

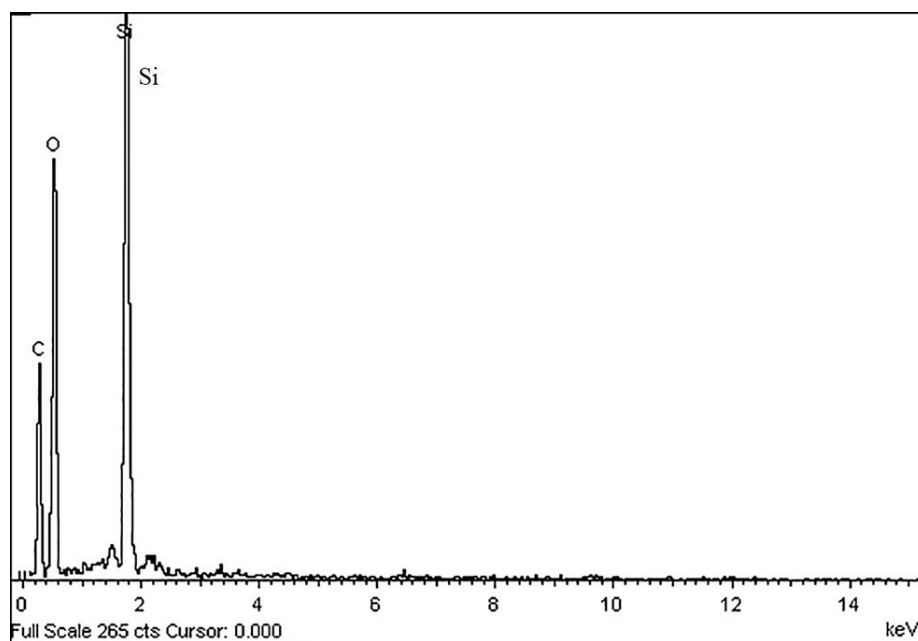


Рис. 5. Энергодисперсионный спектр (ЭДС) вегетативных клеток стоматоцист *Chrysococcus furcatus*.

Fig. 5. Energy-dispersive X-ray spectroscopy (EDX, EDS) of vegetative cells of *Chrysococcus furcatus* stomatocysts.

южноуральских популяций отмечено, что у более зрелых образцов стоматоцист с бифуркатным шипом выражено преобладание в составе оболочки кремния по сравнению с органической (C, O) составляющей (рис. 4с).

Фрагменты спектрограмм незрелых стоматоцист новой формы с тремя игольчатыми шипами, интерпретируемой как менее зрелая, чем циста с бифуркатным шипом, показали заметное содержания алюминия, магния (Al, Mg) в оболочке (рис. 4а, б).

Энергодисперсионный спектр вегетативной клетки *C. furcatus* показан в полном виде на рис. 5: выявлено преобладание кремния по сравнению с органикой, характеризующейся заметно меньшими пиками углерода (C) и кислорода (O), как и в зрелых стоматоцистах с бифуркатным шипом.

Таким образом, на основании анализа представленных ЭДС можно сделать вывод о том, что в формирующихся стоматоцистах содержание органических соединений выше концентрации кремния. Оболочка стоматоцист при формировании более пластична, присутствует слизь: значимые пики магния, алюминия на спектрограмме могут свидетельствовать об усиленной адсорбции металлов на поверхности оболочки (рис. 4а, б). У зрелых стоматоцист с бифуркатным

шипом накопление металлов было меньше границы обнаружения.

Экологические особенности. Вид *C. furcatus* описан в литературе как криофильный, предпочитающий холодные воды, часто встречается в арктических водоемах, наиболее распространен в олиготрофных участках водоемов при низких температурах воды (Cronberg, Kristiansen, 1980; Duff, Smol, 1988, 1989; Duff et al., 1992). Стоматоцисты вида отмечены в отложениях послеледниковых озер умеренной климатической зоны (Duff, Smol, 1988; Duff et al., 1995) и в подледный период в водоемах России (Kapustin, Kapustina, 2018). На Южном Урале вегетативные клетки вида *C. furcatus* обнаружены в олиготрофном горно-лесном водоеме при низкой температуре воды. Формирование и созревание стоматоцист *C. furcatus* в южноуральских популяциях отмечены весной после схода льда в горно-лесных водоемах в холодной воде: при олиготрофных условиях (фосфор общий $0.010 \text{ мг} \times \text{дм}^{-3}$) наблюдали большое скопление стоматоцист; в мезо-эвтрофных условиях, характеризующихся содержанием фосфора от 0.084 до $0.134 \text{ мг} \times \text{дм}^{-3}$, стоматоцисты вида встречали единично (см. табл. 3). В мезо-эвтрофных условиях наблюдали морфотипы с бифуркатным шипом. На Южном Урале местообитания *C. furcatus* имеют нейтральную реакцию среды pH 7.5.

Температурный режим для вегетативных клеток *C. furcatus* составлял 10°C, одновременно присутствовали многочисленные стоматоцисты. Стоматоцисты с тремя игольчатыми шипами обнаружены весной при температуре воды с 9 до 12°C, наибольшее скопление при 9°C. Количество цист резко снижается при 14°C и они полностью оседают на дно и не обнаруживаются в водоемах при температуре 16°C.

Состав золотистых водорослей в водоемах при массовом формировании стоматоцист *C. furcatus*, которые могут быть связаны аллелопатическими связями, представлен в табл. 3. Наиболее заметный вклад в планктонные сообщества вносили несколько видов *Synura*: *S. americana*, *S. mammilosa*, *S. petersenii* (Snit'ko et al., 2021, 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе обширного многолетнего отбора проб из пресных водоемов Урала описаны новые местообитания золотистой водоросли *Chrysococcus furcatus*. Установлено, что этот вид является редким для Южного Урала.

Впервые обнаружена морфологическая изменчивость стоматоцист *C. furcatus*: в частности, с множественными шипами, выходящими из заднего полюса.

Впервые в условиях природных водоемов при прогреве воды проведено наблюдение за массовым образованием стоматоцист и охарактеризованы экологические условия их формирования. Установлено, что вид развивается в олиготрофных условиях весной подо льдом, а массовое формирование стоматоцист происходит сразу после схода льда. Методом энергодисперсионной спектроскопии впервые получены данные об увеличении содержания кремния в оболочках стоматоцист *C. furcatus* при их созревании.

В целом, экологические условия выявленных местообитаний *C. furcatus* характеризуются нейтральными показателями pH, низкой минерализацией и электропроводностью воды, уровнем продуктивности от олиготрофии до эвтрофии. Расширены представления об экологическом диапазоне: вид *C. furcatus* вегетирует не только в олиготрофных условиях, но и мезоэвтрофных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме ЮУФНЦ Минералогии и Геоэкологии УрО РАН № 122040800079-3. Авторы благодарят сотрудника лаборатории электронной микроскопии ЮУФНЦ МиГ УрО РАН Блинова И. А. за помощь в работе на СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bazhenova] Баженова О.Р. 2021. Атлас стоматоцист золотистых водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья. Омск. 122 с.
- Bazhenova O.P., Mitrofanova E.Y., Shakhovai E.V. 2012. Stomatocysts of Chrysophyte algae from bodies of water in territory near Irtysh River in Omsk region and Lake Teletskoe in Gorny Altai, Russia. — *Contemp. Problem. Ecol.* 5(4): 423–429.
<https://doi.org/10.1134/S1995425512040026>
- Cronberg G., Kristiansen J. 1980. Synuraceae and other Chrysophyceae from Central Småland, Sweden. — *Bot. Notiser.* 133: 595–618.
- Deflandre G. 1934. Sur l'abus de l'emploi en paléontologie du nom de genre *Trachelomonas*. — *Ann. Protistol.* 4: 151–165.
- [Dolgov] Долгов Г.И. 1922. К систематике *Trachelomonas* Ehrb. — *Русс. гидробиол. журнал.* 1(9–10): 289–291.
- Duff K.E., Douglas M.S.V., Smol J.P. 1992. Chrysophyte cysts in 36 Canadian high arctic ponds. — *Nord. J. Bot.* 12(4): 471–499.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01331.x>
- Duff K.E., Smol J.P. 1988. Chrysophycean stomatocysts from the postglacial sediments of a High Arctic Lake. — *Can. J. Bot.* 66: 1117–1128.
<https://doi.org/10.1139/b88-160>
- Duff K.E., Smol J.P. 1989. Chrysophycean stomatocysts from the postglacial sediments of Tasikutaq Lake, Baffin Island, N.W.T. — *Can. J. Bot.* 67: 1649–1656.
<https://doi.org/10.1139/b89-208>
- Duff K.E., Smol J.P. 1994. Chrysophycean cyst flora from British Columbia (Canada) lakes. — *Nova Hedwigia.* 58(3–4): 353–389.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Atlas of Chrysophycean Cysts. Dordrecht. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshvay Ye.V. 2017. New data of Chrysophycean stomatocysts from Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica.* 3(4): 113–122.
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2018. Стоматоцисты хризифитовых в притоках северной оконечности озера Байкал. — *Acta Biologica Sibirica.* 4(4): 25–44.
<https://doi.org/10.14258/abs.444872>

- [Firsova, Likhoshway] Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. 2006. Атлас цист хризифитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск. 148 с.
- Kapustin D.A., Kapustina N.V. 2018. New Records of *Chrysococcus furcatus* (Chrysophyceae) in Russia. — *Inland Water Biology*. 11(4): 384–386.
<https://doi.org/10.1134/S1995082918040090>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new Chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia. — *Phytotaxa*. 288: 285–290.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Nicholls K.H. 1981. *Chrysococcus furcatus* (Dolg.) comb. nov.: a new name for *Chrysastrella furcata* (Dolg.) Defl. based on the discovery of the vegetative stage. — *Phycologia*. 20(1): 16–21.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-20-1-16.1>
- Pla S. 2001. Chrysophycean cysts from Pirenees. Berlin. 237 p.
- Safronova T.V. 2015. A new morphotype of chrysophycean stomatocyst from the pond of Peter the Great Botanical Garden (Saint Petersburg). — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 49: 848–858.
<https://doi.org/10.3111/nsnr/2015.49.47>
- Safronova T.V., Voloshko L.N. 2013. Silica-scaled chrysophytes in the waterbodies of protected areas of the North-West of Russia. — *Nova Hedwigia*. 142: 97–115.
- Škaloud P., Kristiansen J., Škaloudova M. 2013. Developments in the taxonomy of silica-scaled chrysophytes — from morphological and ultrastructural to molecular approaches. — *Nord. J. Bot.* 31: 385–402.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00119.x>
- Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudova M. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species. — *Phycologia*. 51: 303–329.
<https://doi.org/10.2216/11-20.1>
- [Snit'ko, Voloshko] Снит'ко Л.В., Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в подледном планктоне озер восточных предгорий Южного Урала. — В сб.: Материалы III Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем”. СПб. С. 301–304.
- [Snit'ko, Voloshko] Снит'ко Л.В., Волошко Л.Н. 2018. О находках стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) на Южном Урале. — В сб.: Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге. Материалы докладов IV Всеросс. науч. конф. с междунар. участием. СПб. С. 422–426.
- [Snit'ko et al.] Снит'ко Л.В., Сафронова Т.В., Блинов И.А., Снит'ко В.П. 2021. Новые виды рода *Synura* секции *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) в водоемах Южного Урала. — *Бот. журн.* 106(4): 1101–1112.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- [Snit'ko et al.] Снит'ко Л.В., Сафронова Т.В., Снит'ко В.П. 2022. Золотистые водоросли (Chrysophyceae) водоемов Южного Урала и Зауральского плато. Род *Synura* (Synuraceae) секция Petersenianae. — *Бот. журн.* 107(4): 333–349.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Usatshev P.I. 1928. Materialien zur Algenflora des Jenissei-Flusses. — *Rep. Sib. Sci. St. Fish.* 3(2): 1–86.
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов Северо-Запада России. Разнообразие стоматоцист. — *Бот. журн.* 101(11): 1257–1281.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkin G.V., Baranova E.Yu., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cysts (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — *J. of Paleolimnol.* 15: 271–277.
<https://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of Chrysophycean Cysts. Vol. II. Dordrecht. 169 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Woronichin N.N. 1933. Notiz über Chrysomonadencysten in Plankton der Flüsse Nawa und Bolschaja Newka. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. USSR. Ser. II.* 1: 7–10.
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>

NEW RECORDS AND MORPHOLOGY OF *CHRYSOCOCCUS FURCATUS* (CHRYSOPHYCEAE, CHROMULINALES) IN THE WATERBODIES OF THE SOUTHERN URAL

L. V. Snit'ko¹*, V. P. Snit'ko¹

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

*e-mail: lvs223@yandex.ru

The data on new records of *Chrysococcus furcatus* vegetative cells and stomatocysts obtained using scanning electron microscopy (SEM) are presented. The species has been recorded for the first time in the Urals; three habitats were discovered during extensive multiyear sampling. The originality of the research lies in the study of the environmental conditions of cell growth and mass formation of stomatocysts in

natural waterbodies, as well as in obtaining information on the increase in silicon content in mature stomatocysts using energy-dispersive X-ray spectroscopy. In the Southern Ural population, the morphotypes of stomatocysts with an obconical long collar of varying length are found. Some specimens had a single needle-like spine bifurcating when mature, located on or very close to the posterior pole. A new form with multiple needle-like spines located on the posterior pole of stomatocyst has been discovered. The rest of the cyst body was ornamented with conical scabrae. Descriptions are illustrated with electron micrographs. The obtained results supplement the information on the algal flora of Russia and can be used in environmental monitoring of waterbodies and paleoreconstructions.

Keywords: chrysophytes, stomatocysts, *Chrysococcus furcatus*, morphology, ecology, Taganay National Park, Southern Ural

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, project No. 122040800079-3. The authors thank I.A. Blinov, an employee of the Laboratory of Electron Microscopy of the SUSC MEG UB RAS, for his help in working on the SEM.

REFERENCES

- Bazhenova O.P. 2021. Atlas stomatocist zolotistyh vodoroslej iz planktona vodnyh ob'ektov Omskogo Priirtysh'ya [Atlas of golden algae stomatocysts from plankton of water bodies of the Omsk region]. Omsk. 122 p. (In Russ.).
- Bazhenova O.P., Mitrofanova E.Y., Shakhovai E.V. 2012. Stomatocysts of Chrysophyte algae from bodies of water in territory near Irtysh River in Omsk region and Lake Teletskoe in Gornyy Altai, Russia. — *Contemp. Problem. Ecol.* 5(4): 423–429.
<https://doi.org/10.1134/S1995425512040026>
- Cronberg G., Kristiansen J. 1980. Synuraceae and other Chrysophyceae from Central Småland, Sweden. — *Bot. Notiser.* 133: 595–618.
- Deflandre G. 1934. Sur l'abus de l'emploi en paléontologie du nom de genre *Trachelomonas*. — *Ann. Protistol.* 4: 151–165.
- Dolgov G.I. 1922. Zur Systematik von *Trachelomonas* Ehrb. — *Russ. hydrobiol. zhurn.* 1(9–10): 289–291 (In Russ.).
- Duff K.E., Douglas M.S.V., Smol J.P. 1992. Chrysophyte cysts in 36 Canadian high arctic ponds. — *Nord. J. Bot.* 12(4): 471–499.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01331.x>
- Duff K.E., Smol J.P. 1988. Chrysophyte stomatocysts from the postglacial sediments of a High Arctic Lake. — *Can. J. Bot.* 66: 1117–1128.
<https://doi.org/10.1139/b88-160>
- Duff K.E., Smol J.P. 1989. Chrysophyte stomatocysts from the postglacial sediments of Tasikuta Lake, Baffin Island, N.W.T. — *Can. J. Bot.* 67: 1649–1656.
<https://doi.org/10.1139/b89-208>
- Duff K.E., Smol J.P. 1994. Chrysophyte cyst flora from British Columbia (Canada) lakes. — *Nova Hedwigia.* 58(3–4): 353–389.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Atlas of Chrysophyte Cysts. Dordrecht. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway Ye.V. 2017. New data of Chrysophyte stomatocysts from Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica.* 3(4): 113–122.
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway Ye.V. 2018. Chrysophyte stomatocyst in tributaries of northern limit of Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica.* 4(4): 25–44 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/abs.444872>
- Firsova A.D., Likhoshway Ye.V. 2006. Atlas of Chrysophyte Cysts of Lake Baikal. Novosibirsk. 148 p. (In Russ.).
- Kapustin D.A., Kapustina N.V. 2018. New Records of *Chrysococcus furcatus* (Chrysophyceae) in Russia. — *Inland Water Biology.* 11(4): 384–386.
<https://doi.org/10.1134/S1995082918040090>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new Chrysophyte stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia. — *Phytotaxa.* 288: 285–290.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Nicholls K.H. 1981. *Chrysococcus furcatus* (Dolg.) comb. nov.: a new name for *Chrysastrella furcata* (Dolg.) Defl. based on the discovery of the vegetative stage. — *Phycologia.* 20(1): 16–21.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-20-1-16.1>
- Pla S. 2001. Chrysophyte cysts from Pirenees. Berlin. 237 p.
- Safronova T.V. 2015. A new morphotype of chrysophyte stomatocyst from the pond of Peter the Great Botanical Garden (Saint Petersburg). — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 49: 848–858.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2015.49.47>
- Safronova T.V., Voloshko L.N. 2013. Silica-scaled chrysophytes in the waterbodies of protected areas of the North-West of Russia. — *Nova Hedwigia.* 142: 97–115.
- Škaloud P., Kristiansen J., Škaloudová M. 2013. Developments in the taxonomy of silica-scaled chrysophytes — from morphological and ultrastructural to molecular approaches. — *Nord. J. Bot.* 31: 385–402.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00119.x>

- Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudová M. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species. — *Phycologia*. 51: 303–329.
<https://doi.org/10.2216/11-20.1>
- Snit'ko L.V., Voloshko L.N. 2017. Chrysophycean algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the under ice in lakes of the Eastern foothills of the South Urals. — In: Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems. Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii. St. Petersburg. P. 301–304 (In Russ.).
- Snit'ko L.V., Voloshko L.N. 2018. On the findings of f stomatocyst of Chrysophycean algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the South Urals. — In: Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovanie v monitoringe. Materialy dokladov IV Vseross. nauch. konf. s mezhdunar. Uchastiem. St. Petersburg. P. 422–426 (In Russ.).
- Snit'ko L.V., Safronova T.V., Blinov I.A., Snit'ko V.P. 2021. New species of *Synura* section *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) in waterbodies of the South Urals. — *Bot. zhurn.* 106(11): 1101–1112 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- Snit'ko L.V., Safronova T.V., Snit'ko V.P. 2022. Chrysophycean algae (Chrysophyceae) in waterbodies of the South Urals and Transural Plateau. *Genius Synura* (Synuraceae). Section Petersenianae — *Bot. zhurn.* 107(4): 333–349 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Triemer R.E., Zakrys B. 2015. Photosynthetic euglenoids, in *Freshwater Algae of North America* (2 ed.). London. P. 459–483.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385876-4.00010-4>
- Usatshev P.I. 1928. Materialien zur Algenflora des Jenissei-Flusses. — *Rep. Sib. Sci. St. Fish.* 3(2): 1–86.
- Voloshko L.N. 2016. Chrysophycean algae (Chrysophyta) in waterbodies of the northwestern Russia. Diversity of stomatocysts. — *Bot. zhurn.* 101(11): 1257–1281 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkin, G.V., Baranova E.Yu., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cysts (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — *J. of Paleolimnol.* 15: 271–277.
<https://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Vol. II. Dordrecht. 169 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Wołoski K. 2005. Taxonomic comments on seven *Trachelomonas* taxa (Euglenophyceae). — *Biologia (Bratislava)*. 60(4): 343–347.
- Woronichin N.N. 1933. Notiz über Chrysomonadencysten in Plankton der Flüsse Newa und Boljschaja Newka. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. USSR. Ser. II.* 1: 7–10.
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

***VIOLA ORIENTALIS* (VIOLACEAE) – A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF SAKHALIN ISLAND (RUSSIAN FAR EAST)**

© 2024 г. Т. И. Koroteeva¹, *, М. Espeut**

¹*Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS
Nauki str. 1B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693022, Russia*

*e-mail: tatjana_05@mail.ru

**e-mail: marc.espeut@free.fr

Received 10.01.2024

Revised 11.03.2024

Accepted 19.03.2024

The occurrence of *Viola orientalis* (Maxim.) W. Becker, a species of yellow-flowered violet, is reported for Sakhalin Island for the first time. The data on natural habitats and abundance of this species as well as its differences from other yellow-flowered violets growing in the Sakhalin Region are provided. The identification key for the species of yellow-flowered violets of the Russian Far East is complied.

Keywords: key, new species, *Viola*, subg. *Chamaemelanium*, vascular plants, Russia, Sakhalin

DOI: 10.31857/S0006813624050089, **EDN:** QJOBPL

In May 2022, conducting a survey of the flora of the southwestern coast of Sakhalin Island, we found a population of unusual yellow-flowered violet, which has been identified as *Viola orientalis* subsp. *orientalis*. Before our finding, this species had been known only in the extreme south of the Russian Far East (Primorye and the south of Khabarovsk Territory) without any reports for the Sakhalin region (Sugawara, 1939; Vorob'ev et al., 1974; Barkalov, Taran, 2004).

In May 2023, we conducted a re-survey of the location of the species in order to study the population size, ecological and cenotic conditions and the area where the species grows. Below is the data we received. Specimens are stored in the herbarium of the IMGG FEB RAS (SAK); doublets were transferred to the herbarium of the V. L. Komarov's Botanical Institute RAS (LE) (<http://rr.herbariumle.ru/01272542>). Photos of living plants in their natural habitat have been uploaded to Inaturalist.org (iNat 196076079). The names of vascular plants are given according World Flora Online (www.worldfloraonline.org).

Viola orientalis (Maxim.) W. Becker subsp. *orientalis*: Nevelsky district, coast of the Tatar Strait, 5 km north of Shebunino village, mouth of the nameless stream (46°28'26.0" N, 141°49'48.0" E), a mixed-grass meadow on the slope of a stream, 20 V 2023. T. I. Koroteeva.

The habitat of the species is the valley of a small stream. The low part of stream slopes is covered with an emerging tall grass-sedge community of *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Petasites japonicus* subsp. *giganteus* (F. Schmidt ex Trautv.) Kitam., *Polygonatum odoratum* var. *maximowiczii* (F. Schmidt) Koidz. and *Carex* spp. However, violets grow en masse on forb-grass slopes, on which species of the family Poaceae dominate. There also *Maianthemum dilatatum* (Alph. Wood) A. Nelson et J. F. Macbr., *Bupleurum longiradiatum* Turcz., *Ranunculus franchetii* H. Boissieu, *Rhodiola rosea* L., *Hemerocallis middendorfii* Trautv. et C. A. Mey., *Aruncus dioicus* (Walter) Fernald, *Saussurea acuminata* subsp. *sachalinensis* (F. Schmidt) Kitam., *Arnica sachalinensis* A. Gray, *Artemisia* sp. are in grass cover. On the collection date (May 20) *V. orientalis* was blooming en masse. A thorough examination of the stream bed at a distance of 1 km from mouth showed that the population is located on both slopes of the stream 140 m from its mouth at a distance of about 150 m and numbers 300–400 individuals.

In Russia, *Viola orientalis* is represented by two subspecies: *V. orientalis* subsp. *orientalis* (= *V. conferta* (W. Becker) Nakai), that was previously known only in the south of the Far East – in Primorye and in the south of the Khabarovsk Territory and *V. orientalis* subsp. *xanthopetala* (Nakai) Espeut, distributed in the south

of Primorye, and outside the Russian Federation – in northern China, Korea and on the Japanese islands of Honshu and Kyushu (Espeut, 2020). The species grows on dry and rocky slopes covered with forest, in mixed forests, in mountain woodlands, at the edge of forests, in thickets of bushes and on grassy mountain slopes, at an altitude of 100 to 1100 m (Bezdeleva, 1987). On Sakhalin Island *V. orientalis* is on the northeastern border of its range.

The characteristic features of the species in comparison with other yellow-petaled violets of Sakhalin and the Kuril Islands are: corolla completely bright yellow-colored; lateral petals bearded; apical part of the style capitate and bearded; rhizome short and erect. It is distinguished from the *V. orientalis* subsp. *xanthopetala* by cauline leaves all subsessile and pubescent capsules (fig. 1).

In total, 6 species of violets with partially or completely yellow-colored flowers are known on Sakhalin and the Kuril Islands. In addition to *V. orientalis*, these are *V. arvensis* Murray, *V. biflora* L., *V. brevistipulata* W. Becker, *V. crassa* Makino and *V. kitamiana* Nakai (= *V. bezdelevae* Vorosch.). Of these, *V. biflora* is quite common, which is found throughout Sakhalin, except for the southwestern, northeastern and northwestern floristic district, and on all more or less large islands of the Kuril ridge, as a rule, in the valleys of streams along their banks and slopes. *V. crassa*, similar to it, which is characterized by shorter plant height and dense thick leaves with a wide notch at the apex, is known on Sakhalin only in the East Sakhalin mountain district (Sugawara, 1939; Vyshin, Barkalov, 1990; Katalog..., 1999) and on the Schmidt Peninsula (Sabirova, Sabirov, 2011), where it is found exclusively on rocky placers in the mountains or gravelly slopes along the sea coast. There is also an indication of the growth of *V. crassa* on the Moneron Island near the southwestern coast of Sakhalin, but these indications need to be verified (Katalog..., 1999; Barkalov et al., 2006). In the Kuril Islands, this species is much more widespread, where, like *V. biflora*, it is found on all more or less large islands, but grows in forb coastal meadows and subalpine lawns, on gravelly placers and slag fields in the mountains (Barkalov, 2009).

Viola brevistipulata and *V. kitamiana* are extremely rare and are only in the Kuril Islands. The first of them is indicated for the Southern Kuriles (Akiyama et al., 1999), the second – for the highlands of the Stokap Volcano on Iturup Island (Bezdeleva et al., 2006 – as *V. bezdelevae*; Barkalov, 2009). A characteristic feature of this violet is white flowers with a yellow center and dark veins (Espeut, 2020). In addition, apparently, the



Fig. 1. *Viola orientalis* subsp. *orientalis* (Sakhalin Island, Nevelskiy District, May 20, 2023).

observation of a vegetating violet made by Dmitry Kulakov at the top of the Baransky volcano (Iturup Island) belongs to this species (Inaturalist.org – iNat 35487056).

Another violet that has white flowers with a yellow center, but branching shoots and leaf-shaped stipules is *V. arvensis*, which is introduced to Sakhalin. It is found as a weed in agricultural fields in the Tymovsky district and the vicinities of Yuzhno-Sakhalinsk (Katalog..., 1999).

Other yellow-flowered violets are also known in the Russian Far East – *V. uniflora* L., *V. muehldorfii* Kiss, *V. kusnezowiana* W. Becker. The probability of finding the last two on Sakhalin and the Kuril Islands is quite high. Therefore, below we provide a key for identifying all yellow-flowered violets of the Russian Far East. This key is based on the revision of the genus *Viola* in the Russian Far East (Espeut, 2020).

- 1 Throat of spurred petal pilose; stipules dentate, lobed or divided subg. *Melanium*: *V. arvensis*
- 1 Throat of spurred petal glabrous or shortly papillose; stipules undivided or at most toothed 2 subg. *Chamaemelianum*
- 2 Corollas white with yellow center sect. *Kitamianae*: *V. kitamiana*
- 2 Corollas completely yellow 3

3 Plants without annual erect or decumbent stems; rhizome long creeping, slender, whitish, producing directly flowers and leaves; style tubularsect. *Memorabiles*: *V. kusnezowiana*

3 Plants with annual erect or decumbent stems producing flowers; style 2-lobed or capitate **4**

4 Leaves emarginate, obtuse or subobtuse; lateral petals beardless; apical part of the style 2-lobed and beardless **5**: sect. *Dischidium*

4 Leaves with $\pm$ extended acute apex; lateral petals bearded; apical part of the style capitate, bearded on the both sides **7**: sect. *Chamaemelum*

5 Leaves thin, soft, matt, with marginal teeth ended by an inconspicuous gland; capsule up to 6 mm long; lower petal up to 13 mm long, apex acute to obtuse, never truncated; sepals green; $2n = 24$ *V. biflora*

5 Leaves thick, firm, glossy or matt, with marginal teeth ended by a conspicuous gland; capsule up to 8 mm long; lower petal up to 15 mm long, apex usually rounded or truncate, sometimes obtuse, never acute; sepals often tinged with purple-red; $2n = 48$ **6**: *V. crassa*

6 Leaves distinctly pubescent above, more slightly beneath *V. crassa* subsp. *avatchensis*

6 Leaves glabrous on both sides *V. crassa* subsp. *borealis*

7 Lowest cauline leaf with a flower at its axil **8**

7 Lowest cauline leaf without a flower **10**

8 Rhizome short, erect; sepal appendages little but distinct **9**: *V. orientalis*

8 Rhizome long, creeping, branched; sepal appendages inconspicuous *V. brevistipulata*

9 Cauline leaves 2(3), subsessile; capsules pubescent *V. orientalis* subsp. *orientalis*

9 Cauline leaves generally 3, the lowest one distinctly petiolate; capsules glabrous *V. orientalis* subsp. *xanthopetala*

10 Lowest cauline leaf distinctly petiolate, distant from the upper ones that are grouped in the upper part of the stem; rhizome long, slender, procumbent *V. muehldorfii*

10 Lowest cauline leaf shortly petiolate, close to the upper ones in the upper part of the stem; rhizome vertical or oblique *V. uniflora*

ACKNOWLEDGEMENTS

We thanks Dr. V.Yu. Barkalov (Federal Scientific Center of the Far East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, Vladivostok) for identification of *Ranunculus franchetii*. Tatjana Koroteeva thanks Igor Koroteev and Vladimir Kaganov for their assistance in organizing field research in southwestern Sakhalin. The work of Tatjana Koroteeva was carried out within the framework of the state task, according to the thematic plan of the IMGG FEB RAS (AAAA-A18-118012290122-1).

REFERENCES

- Akiyama S., Ohba H., Tabuchi S. 1999. Violaceae. — In: Flora of Japan. Kodansha. Vol. II. P. 161–192.
- Barkalov V.Yu. 2009. Flora of the Kuril Islands. Vladivostok. 468 p. (In Russ.).
- Barkalov V.Yu., Taran A.A. 2004. A check-list of vascular plants of Sakhalin Island. — In: Flora and fauna of Sakhalin Island (Materials of International Sakhalin Island Project). Part 1. Vladivostok. P. 39–66 (In Russ.).
- Barkalov V.Yu., Takahashi H., Pavlova N.S., Taran A.A. 2006. Flora of Moneron Island. — In: Flora and fauna of Moneron Island (Materials of International Sakhalin Island Project). Vladivostok. P. 55–130 (In Russ.).
- Bezdeleva T.A. 1987. Fialkovye — Violaceae. — In: Sosudistye rasteniya Sovetskogo Dal'nego Vostoka. Vol. 2. Leningrad. P. 93–130 (In Russ.).
- Bezdeleva T.A., Probatova N.S., Barkalov V.Yu., Kozhevnikova Z.S. 2006. Fialkovye — Violaceae. — In: Flora of the Russian Far East. Addenda and corrigenda to "Vascular plants of the Soviet Far East". Vol. 1–8 (1985–1996). Vladivostok. P. 96–107 (In Russ.).
- Espeut M. 2020. Revision of the genus *Viola* L. (Violaceae) in the Russian Far East with notes on adjacent territories. — Botanica Pacifica. 9(1): 3–52.
<https://doi.org/10.17581/bp.2020.09113>
- Katalog nauchnogo gerbariya sosudistyykh rasteniy IMGIG DVO RAN. [Catalog of scientific herbarium of vascular plants of IMGG FEB RAS] 1999. Yuzhno-Sakhalinsk. 208 p. (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2011. New and rare vascular plant species of Northern Sakhalin. — Byull. Glavn. Bot. sada. 197: 80–86 (In Russ.).
- Sugawara S. 1939. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalin. Vol. 3. Papaveraceae — Cornaceae. P. 971–1438 (In Japanese).
- Vorob'yev D.P., Voroshilov V.N., Gurzenkov N.N., Doronina Yu.A., Egorova E.M., Nechaeva T.I., Probatova N.S., Tolmachev A.I., Chernyaeva A.M. 1974. Opredelitel' vysshikh sosudistyykh rasteniy Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov [Determinant of vascular plants of Sakhalin and the Kuril Islands]. Leningrad. 372 p. (In Russ.).
- Vyshin I.B., Barkalov V.Yu. 1990. Sosudistye rasteniya vysokogoriy Nabil'skogo khrebt (Vostochno-Sakhalinsk gory). Obshchaya chast', taksonomicheskii sostav — Khorologiya i taksonomiya rasteniy sovetskogo Dal'nego Vostoka [Chorology and taxonomy of plants of Soviet Far East]. Vladivostok. 10–25.

VIOLA ORIENTALIS (VIOLACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВА САХАЛИН (РОССИЙСКИЙ ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

Т. И. Коротеева^{1, *}, М. Эспе^{}**

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

**e-mail: tatjana_05@mail.ru*

***e-mail: marc.espeut@free.fr*

Впервые для острова Сахалин приводится новый вид желтоцветковой фиалки – *Viola orientalis* (Maxim.) W. Becker. Приводятся данные об условиях произрастания, численности вида и отличиях от других желтоцветковых фиалок, произрастающих в Сахалинской области. Дан ключ для определения желтоцветковых фиалок российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: ключ, новый вид, *Viola*, subg. *Chamaemelanium*, сосудистые растения, Сахалин, Россия

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА
LAMIACEAE ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2024 г. О. О. Ложникова¹, *

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

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

Поступила в редакцию 21.02.2024 г.
Получена после доработки 28.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Приводятся данные о двух новых для флоры острова Сахалин видах сосудистых растений и одном гибриде из семейства Lamiaceae, обнаруженных летом 2023 г.: *Melissa officinalis* L., *Mentha* × *piperita* L. и *Origanum vulgare* L. Из них *M. officinalis* и *O. vulgare* являются представителями новых родов для флоры острова Сахалин. Выявленные виды являются эргазиофигифитами и колонофитами.

Ключевые слова: сосудистые растения, чужеродные виды, семейство Lamiaceae, эргазиофигифиты, колонофиты, остров Сахалин

DOI: 10.31857/S0006813624050096, EDN: QJHGDO

В различных регионах страны, вследствие создания и расширения сельхозугодий, благоустройства и озеленения населенных пунктов, личных приусадебных участков, происходит активный привнос семян и обмен посадочными материалами, что обеспечивает интродукцию новых видов растений. Инорайонные виды, попадая в благоприятную среду обитания, зачастую выходят за пределы мест первичного культивирования и расселяются на прилегающие участки, формируя при этом весьма устойчивые ценопопуляции. В результате такого, порой неконтролируемого, процесса происходит внедрение и натурализация новых чужеродных видов растений на той или иной территории (Kozhevnikova, Kozhevnikov, 2016; Taran, 2016; Antonova, 2018; Glazkova, Liksakova, 2020 и др.). Целенаправленные флористические исследования на острове Сахалин в последние годы позволили выявить ряд новых таксонов, включая и инвазионные (Sabirova, Sabirov, 2018, 2021, 2022; Lozhnikova et al., 2023a, b; Sabirova et al., 2019 и др.).

Во время проведения экспедиционных исследований летом 2023 г. в южной части острова Сахалин были выявлены три новых вида, ранее не указанных в основных региональных флористических

работах (A catalogue..., 1999; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006), что позволяет дополнить видовой состав флоры сосудистых растений острова Сахалин.

Названия выявленных таксонов даны в соответствии с базой данных научных названий растений – “Plants of the World Online (POWO)” (<http://www.plantsoftheworldonline.org>). Последовательность видов приведена в алфавитном порядке. Гербарные образцы, подтверждающие новые находки, хранятся в Гербарии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН (SAK), а дубликаты переданы в Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Melissa officinalis L. – о. Сахалин, Долинский р-н, с. Углезаводск, обочина дороги (47°19'33.54" с.ш., 142°37'57.91" в.д.), 25 VIII 2023, О. О. Ложникова.

Растение с естественным ареалом в Европе и Средиземноморье, занесено в Северную Америку (Borisova, 1954). На российском Дальнем Востоке (РДВ) *M. officinalis* изредка культивируется в Приморье на приусадебных участках (Probatova, Krestovskaya, 1995). На Сахалине выращивается местным населением как ароматическое и лекарственное растение. В качестве заносного нередко отмечается за пределами дачных участков и других

мест культивирования, преимущественно на сорных местах. В обнаруженном местонахождении ценопопуляция *M. officinalis* была представлена группой особей, находящихся в стадии цветения. Это новый вид и род для флоры о-ва Сахалин, произрастание которого ранее не подтверждено гербарными сборами и специальными публикациями (A catalogue..., 1999; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006).

Mentha × *piperita* L. — о. Сахалин, Невельский р-н, г. Невельск, на пустыре среди разнотравья (46°39'45.49" с.ш., 141°51'22.22" в.д.), 10 IX 2023, О. О. Ложникова.

На территории РДВ отмечается в Хабаровском крае (Antonova, 2017) и на п-ове Камчатка (Chernyagina et al., 2014). *M. × piperita* — культурный вид мяты, очевидно на начальной стадии натурализации на о-ве Сахалин. Ранее для флоры острова не указывался (A catalogue..., 1999; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Как ушедший из культуры вид, произрастает за пределами мест первичного возделывания, одиночно или небольшими группами, в основном возле заброшенных жилых домов, на рудеральных участках.

Origanum vulgare L. — 1) о. Сахалин, Долинский р-н, с. Быков, пустырь за населенным пунктом (47°19'55.65" с.ш., 142°32'50.11" в.д.), 29 VIII 2023, О. О. Ложникова. В обнаруженном местообитании растения были представлены немногочисленными особями, в стадии цветения; 2) о. Сахалин, пригородные леса г. Южно-Сахалинска, западный макросклон Сусунайского хребта, обочина лесной дороги (46°54'46.90" с.ш., 142°45'52.46" в.д.), 16 VIII 2023, Н. Д. Сабирова. В указанном местонахождении растения произрастали плотно сомкнутыми группами, обильно цвели.

Новый вид и род для флоры о-ва Сахалин, произрастание которого ранее не было подтверждено гербарными сборами и флористическими работами (A catalogue..., 1999; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Европейский вид, на территории РДВ указывается как заносный и культивируемый для Уссурийского флористического района (Probatova, Krestovskaya, 1995; Kozhevnikov, Kozhevnikova, 2011). *O. vulgare* произрастает в Европе, Средиземноморье, Сибири, на Кавказе, в Азии, Иране, культивируется как декоративное, пряное и ароматическое растение (Hultén, Fries, 1986; Peskova, 2023).

В настоящее время семейство Lamiaceae на острове Сахалин представлено 13 родами и 16 видами, включая и вновь выявленные, 9 таксонов из которых являются чужеродными и попали на рассматриваемую территорию в результате целенаправленной интродукции. Отдельные виды интродуцированных растений вполне успешно натурализовались и продолжают дальнейшее распространение по территории острова.

Таким образом, из трех выявленных видов, полностью одичавшим, безусловно, является *Origanum vulgare*, который был обнаружен не только в окрестностях первичного возделывания, но также и в пригородном лесу г. Южно-Сахалинска. Растения этого вида активно росли и развивались, находились в стадии обильного цветения. Два других вида — *Melissa officinalis* и *Mentha* × *piperita*, выращиваемые на Сахалине в качестве декоративных, пищевых и лекарственных растений, находятся на начальных стадиях натурализации и весьма успешно произрастают на заброшенных участках и пустырях без специального ухода человека. Мониторинг за дальнейшим распространением указанных видов даст возможность определить степень их натурализации на острове.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [A catalogue...] Каталог научного гербария сосудистых растений ИМГиГ ДВО РАН. 1999. Южно-Сахалинск. 207 с.
- [Antonova] Антонова Л.А. 2017. Современное состояние чужеродного компонента флоры Хабаровского края. — Региональные проблемы. 20(2): 5–12.
- [Antonova] Антонова Л.А. 2018. Новые и редко встречающиеся адвентивные виды во флоре Хабаровского края. — Turczaninowia. 21(3): 97–101. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.13>
- [Barkalov, Taran] Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин. — В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1. Владивосток. С. 39–66.
- [Borisova] Борисова А.Г. 1954. Род Мелисса — *Melissa* L. — В кн.: Флора СССР. М.; Л. Т. 21. С. 411–412.
- [Chernyagina et al.] Чернягина О.А., Штрекер Л., Девятова Е.А. 2014. Адвентивные виды во флоре полуострова Камчатка. — В кн.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады XIV Межд. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 113–121.
- [Flora...] Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения

- советского Дальнего Востока" Т. 1–8 (1985–1996). 2006. Владивосток. 456 с.
- [Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2020. Новые и редкие адвентивные виды сосудистых растений Курильских островов. — Бот. журн. 105(12): 1126–1234.
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants: North of the Tropic of Cancer. Vol. 2. Konigstein. 968 p.
- [Kozhevnikov, Kozhevnikova] Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2011. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры. — Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 58. С. 5–36.
- [Kozhevnikova, Kozhevnikov] Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. 2016. Новые и редкие заносные виды во флоре Приморского края. — Комаровские чтения. Владивосток. Вып. 64. С. 208–218.
- [Lozhnikova et al.] Ложникова О.О., Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2023а. Новые виды чужеродных растений во флоре острова Сахалин. — Бот. журн. 108(4): 383–387. <https://doi.org/10.31857/S0006813623040063>
- [Lozhnikova et al.] Ложникова О.О., Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2023b. Новые чужеродные виды сосудистых растений во флоре острова Сахалин. — Turczaninowia. 26(4): 52–58.
- [Opredelitel...] Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. 1974. Л. 372 с.
- [Peskova] Пескова И.М. 2023. Травянистые растения средней полосы России: Фотоопределитель. М. 448 с.
- POWO [2023]. Plants of the World Online. <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 10 October 2023).
- [Probatova, Krestovskaya] Пробатова Н.С., Крестовская Т.В. 1995. Род Душица — *Origanum* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб. С. 354.
- [Sabirowa, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2018. Новые адвентивные виды во флоре Сахалина. — Бот. журн. 103(7): 930–933.
- [Sabirowa, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2021. Новые виды рода *Potentilla* (Rosaceae) для флоры острова Сахалин. — Бот. журн. 106(10): 1024–1026. <https://doi.org/10.31857/S0006813621100094>
- [Sabirowa, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2022. Новые виды для флоры острова Сахалин. — Бот. журн. 107(10): 1010–1014.
- Sabirowa N.D., Sabirov R.N., Lozhnikova O.O. 2019. The invasive plant species in the flora of Sakhalin. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 324. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012036>
- [Taran] Таран А.А. 2016. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры острова Сахалин. — Бюл. Главн. бот. сада. 2: 29–32.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М. 674 с.

ALIEN PLANT SPECIES FROM THE LAMIACEAE FAMILY NEW TO THE FLORA OF SAKHALIN ISLAND

O. O. Lozhnikova^{1, *}

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

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

The article provides data on two plant species and one hybrid, all from the family Lamiaceae, new to the flora of Sakhalin Island, collected by us in 2023: *Melissa officinalis* L., *Mentha* × *piperita* L. and *Origanum vulgare* L. The revealed species are ergasiophygophytes and colonophytes. *Melissa officinalis* and *O. vulgare* are also new genera to the flora of the island.

Keywords: vascular plants, alien species, family Lamiaceae, ergasiophygophytes, colonophytes, Sakhalin Island

REFERENCES

- A catalogue of the scientific herbarium of IMGIG FEB RAS vascular plants. 1999. Compiled A.A. Smirnov. — Yuzhno-Sakhalinsk: Institute of Marine Geology and Geophysics, FEB RAS. 207 p. (In Russ.).
- Antonova L.A. 2017. Current state of the alien component in the flora of Khabarovsk territory. — Regionalnye problemy. 20(2): 5–12 (In Russ.).
- Antonova L.A. 2018. New alien species and alien species of rare occurrence in the flora of Khabarovsk Krai. — Turczaninowia. 21(3): 97–101 (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.13>
- Barkalov V.Yu., Taran A.A. 2004. A checklist of vascular plants of Sakhalin Island. — In: Rastitel'nyi i zhivotnyi mir ostrova Sakhalin (Materials of International Sakhalin Island Project). Part 1. Vladivostok. P. 39–66 (In Russ.).

- Borisova A.G. 1954. Genus *Melissa* — *Mellisa* L. — In: Flora SSSR. Vol. 21. Moscow; Leningrad. P. 411–412 (In Russ.).
- Chernyagina O.A., Strecker L., Devyatova E.A. 2014. Adventive species of the flora of the Kamchatka Peninsula. — In: Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i privileyushchikh morey: Doklady XIV Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii Petropavlovsk-Kamchatskiy. P. 113–121 (In Russ.).
- Flora rossiyskogo Dal'nego Vostoka: Dopolneniya i izmeneniya k izdaniyu “Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka”. T. 1–8 (1985–1996) [Flora of the Russian Far East: Addenda and corrigenda to edition “Vascular plants of the Soviet Far East”. Vol. 1–8 (1985–1996)]. 2006. Vladivostok. 456 p. (In Russ.).
- Glazkova E.A., Liksakova N.S. 2020. New and rare alien vascular plant species of the Kuril Islands. — Bot. Zhurn. 105(12): 1126–1234 (In Russ.).
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants: North of the Tropic of Cancer. Vol. 2. Konigstein. 968 p.
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V. 2011. Kompleks adventivnykh vidov rasteniy kak komponent prirodnoy flory Dal'nego Vostoka Rossii: raznoobraziye i prostranstvennye izmeneniya taksonomicheskoy struktury [Alien species plant complex as a component of the Russia Far East natural flora: diversity and regional changes of taxonomical structure]. — V.L. Komarov Memorial Lectures. Vladivostok. 58: 5–36 (In Russ.).
- Kozhevnikova Z.V., Kozhevnikov A.E. 2016. New records and alien species in the flora of Primorskiy Kray. — V.L. Komarov Memorial Lectures. Vladivostok. 64: 208–218.
- Lozhnikova O.O., Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2023. New species of alien plants in the flora of the Sakhalin Island. — Bot. Zhurn. 108(4): 383–387 (In Russ.).
- Lozhnikova O.O., Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2023. New alien species of vascular plants for the flora of Sakhalin Island. — Turczaninowia. 26(4): 52–58 (In Russ.).
- Opredelitel vysshikh rasteniy Sakhalina i Kurilskikh ostrovov [Manual to higher plants of Sakhalin and Kuril Islands]. 1974. Leningrad. 372 p. (In Russ.).
- Peskova I.M. 2023. Travyanistye rasteniya sredney polosy Rossii: Fotoopredelitel' [Herbs of the central part of Russia: photodetector]. — Moscow. 448 p.: il. (In Russ.).
- POWO [2023]. Plants of the World Online. <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 10 October 2023).
- Probatova N.S., Krestovskaya T.V. 1995. Genus *Dushitsa* — *Origanum* L. — In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. Vol. 7. St. Petersburg. P. 354 (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2018. New adventive species in the flora of Sakhalin. — Bot. Zhurn. 103(7): 930–933 (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2021. Species of the genus *Potentilla* (Rosaceae) new to the flora of Sakhalin Island. — Bot. Zhurn. 106(10): 1024–1026 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621100094>
- Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2022. New species to the flora of the Sakhalin Island. — Bot. Zhurn. 107(10): 1010–1014 (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N., Lozhnikova O.O. 2019. The invasive plant species in the flora of Sakhalin. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 324. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012036>
- Taran A.A. 2016. New and rare vascular plant species in the flora of Sakhalin Island. — Bulletin of the Main Botanical Garden. 2(202): 29–32 (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1982. Opredelitel rasteniy sovetskogo Dal'nego Vostoka [Plants detector of the Soviet Far East]. Moscow. 674 p. (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

**CYPERUS MICROIRIA (CYPERACEAE) –
НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД ДЛЯ КАВКАЗА**

© 2024 г. В. С. Вишняков^{1, 2, *}

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
п. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

²Череповецкий государственный университет
пр. Луначарского, 5, Череповец, 162600, Россия

*e-mail: aeonium25@mail.ru

Поступила в редакцию 12.09.2023 г.
Получена после доработки 23.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Впервые на Кавказе обнаружен адвентивный вид *Cyperus microiria*, естественный ареал которого находится в Южной и Юго-Восточной Азии. Сначала вид был обнаружен в сборах из Приморской Аджарии, хранящихся в гербарии Батумского ботанического сада (BATU), а в 2023 г. заново отмечен автором в этом же регионе. Первые сборы на территории ботанического сада, куда вид попал, предположительно, в результате интродукции субтропических азиатских культур, относятся к 1987 г. В настоящее время растение стало обычным на сырых нарушенных местах приморской низменности. Ближайшие находки в Ризе (Турция), где вид зарегистрировали как натурализовавшийся только в 2014 г.

Ключевые слова: Южный Кавказ, чужеродный вид, Батумский ботанический сад

DOI: 10.31857/S0006813624050107, **EDN:** QJDQCZ

При изучении гербария рода *Cyperus* L. в Батумском ботаническом саду (BATU) внимание привлекли образцы крупных однолетних сытей с рыхлыми метельчатыми соцветиями. Эти растения были определены как *Cyperus longus* L. (на некоторых экземплярах со знаком “?”), *Cyperus rotundus* L., при этом некоторые образцы оставлены без определения. Основательное изучение этих образцов выявило принадлежность их к *Cyperus microiria* Steud. – виду, естественный ареал которого находится в Южной и Юго-Восточной Азии. Находка в гербарии побудила провести целенаправленные поиски *C. microiria* в Аджарии в сентябре 2023 г., в результате которых вид был найден в 7 новых местонахождениях. Собранный материал был размещен в IBIW, а дубликаты отдельных сборов находятся в BR, LE, BATU, IRK и MW (акронимы по: Thiers, 2023). Приводим краткое описание вида.

Cyperus L. subgen. *Cyperus* sect. *Irioides* Nees.

C. microiria Steud. (рис. 1).

Однолетние растения с мочковатым корнем. Стебли 20–60 см высотой, ребристые, гладкие, при

основании с несколькими листьями, буро-красными в основании. Листья 2.5–5 мм шириной, короче, равны или немного длиннее стебля. Прицветные листья в 2–3 раза длиннее соцветия, в числе 3–6. Соцветие (рис. 1a) сложное, зонтиковидное из 5–9 лучей неравной длины (до 13 см длиной). Луч несет на верхушке рыхлую головку, состоящую из веточек с колосками. Колоски (рис. 1b) до 1.5 см длиной и около 1.5 мм шириной, линейно-продолговатые, плоские, сидячие или на очень коротких ножках. Ось колоска (рис. 1b, 1) слабо крылатая, крылья белые, блестящие. Цветки в числе 8–24, формируются на расстоянии 1–1.5 мм друг от друга. Кроющие чешуи (рис. 1b, 2; 1c) обратнойцевидные, около 1.5 мм длиной, соломенно-желтые, на спинке зеленые, с 3–5 жилками, на верхушке с остроконечием до 0.2 мм длиной. Плод (орех) (рис. 1d) трехгранный, продолговато-яйцевидный, с коротким носиком. Цветет и плодоносит с конца августа по октябрь.

Изученные образцы (этикетки на грузинском языке даны в русском переводе и отмечены астериском): [Грузия, Аджарская Автономная



Рис. 1. *Cyperus microiria* с Кавказа: *a* – соцветие; *b* – колосок; 1 – ось колоска, 2 – кроющие чешуи; *c* – кроющая чешуя с абаксальной стороны; *d* – плод. Масштабные линейки: *b* – 2 мм, *c*, *d* – 1 мм.

Fig. 1. *Cyperus microiria* from the Caucasus: *a* – inflorescence; *b* – spikelet; 1 – rachilla, 2 – glumes; *c* – glume from abaxial surface; *d* – nutlet. Scale bars: *b* – 2 mm, *c*, *d* – 1 mm.

Республика], Батумский ботанический сад, на извлеченном на дневную поверхность красноцветн[ом] грунте, под *Cryptomeria*, А. Дмитриева, 15 X 1987, BATU-002852!; Батумский ботанический сад, на свежей красноземной насыпи, извлеченной с глубины холма, А. Дмитриева, 16 X 1987, BATU-002849!; Батумский ботанический сад, свежая красноземная насыпь, извлеченная с глубины холма, обрастающая заносным элементом, А. Дмитриева, 17 X 1987, BATU-002851!; Батумский ботанический сад, Северо-Американский отдел, на лугах, Н. Ломтатидзе, 5 X 1988, BATU-002824!; BATU-002825!; BATU-002827!; *Приморская Аджария, Батумский ботанический сад, платформа, заболоченный луг, Н. Мемиадзе, 6 IX 2011, BATU-002815!; *Приморская Аджария, Кобулетипичвнари, на песке, Н. Мемиадзе, 23 VIII 2012, BATU-002831!; *Приморская Аджария, Батумский ботанический сад, территория, прилегающая к верхнему сельскохозяйственному двору, Н. Беридзе, М. Дарчидзе, 18 IX 2017, BATU-004371!;

BATU-004372!; Аджария, Батуми, Новый бульвар Ангиса, влажный луг с *Cyperus* вблизи аэропорта, 41.616363°N, 41.585445°E, Вишняков, 16 IX 2023, IBIW 76359; Батуми, Новый бульвар Ангиса, пустырь возле аэропорта, нарушенное местообитание, сырой луг, 41.614655°N, 41.585422°E, Вишняков, 16 IX 2023 г., IBIW 76361; Батуми, Гонию, 1-й тупик Апсарос, по краям грунтовой дороги, ведущей к побережью моря, сырая низина, в лужах, 41.578667°N, 41.57102°E, Вишняков, 17 IX 2023, IBIW 76360; Кобулетский муниципалитет, Кобулети, пустырь вблизи кладбища, нарушенное влажное место, 41.877078°N, 41.78332°E, Вишняков, 19 IX 2023, IBIW 76356; Кобулетский муниципалитет, Кобулети, ул. Шота Руставели, глубокая дренажная канава, 41.880947°N, 41.777295°E, Вишняков, 19 IX 2023, IBIW 76357; Хелвачаурский муниципалитет, недалеко от Батуми, пойма р. Чорохи, левая сторона, карьер, 41.589313°N, 41.603733°E, Вишняков, 21 IX 2023, IBIW 76358.

Cyperus microiria — новый вид для Грузии и всего Кавказа (Egorova, 2006). Наиболее близкий вид — *Cyperus iria* L., от которого *C. microiria* отличается крылатой осью колосков, более расставленными цветками и сильнее выдающимся остроконечием кроющих чешуй. У *C. iria* ось колоска некрылатая, цветки расположены на расстоянии 0.7–0.9 мм, а кроющие чешуи очень коротко заостренные (Dai et al., 2010). *C. longus* и *C. rotundus*, за которые *C. microiria* ранее принимался в Аджарии, — это многолетники с более рыхлыми головками на концах лучей и красно-коричневыми кроющими чешуями цветков, а также без характерного остроконечия.

Почти все образцы *C. microiria* из гербария (BATU) происходили с территории Батумского ботанического сада, где акклиматизировались случайно попавшие туда растения, по-видимому, в результате интродукции субтропических азиатских видов. Сбор из Кобулету свидетельствовал о распространении вида по побережью и более широкому распространению вида в Аджарии. Вид обычен на нарушенных местах, испытывающих длительное затопление после сильных дождей: в низинах, дренажных канавах, колеях грунтовых дорог. Одно растение обнаружено в свежем карьере, ранее занятом мелким водоемом. Вид отмечен во временных пионерных сообществах с заметным участием *Cyperus difformis* L., *C. esculentus* L., *C. eragrostis* Lam., *C. flavescens* L., *C. serotinus* Rottb., *Fimbristylis bisumbellata* (Forssk.) Bubani, *Schoenoplectus triqueter* (L.) Palla, *Arthraxon hispidus* (Thunb.) Makino, *Panicum dichotomiflorum* Michx., *Paspalum dilatatum* Poir., *P. distichum* L., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Persicaria maculosa* Gray, *Lycopus europaeus* L., *Lythrum salicaria* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Portulaca oleracea* L., *Lindernia* sp., *Alisma plantago-aquatica* L. и *Symphyotrichum subulatum* (Michx.) G. L. Nesom. Весьма вероятно, что этот вид встречается и в соседней Грузии, к которой близки местонахождения в Кобулету, а также в Мингрелии.

Естественный ареал вида охватывает Китай, где он распространен во многих южных и восточных провинциях, а также Индию, Непал, Японию, Корейский полуостров, Таиланд, Вьетнам (Dai et al., 2010; POWO, 2023). Встречается на влажных местах до высоты 3800 м над уровнем моря, часто вблизи водоемов и как сорное на нарушенных местах и рисовых полях (Dai et al., 2010). Вторичный

ареал включает южную Европу, где вид отмечен в Италии (Verloove, 2014), Северной Америке (восточные штаты США — Mears, Libby, 1995; POWO, 2023), Австралии (Dai et al., 2010) и Западной Азии, где вид пока известен только в северо-восточной Турции (Şapcı, Vural, 2018). Находки в Турции ближайшие — вид находили в г. Ризе, что в 120 км от Батуми по прямой линии, и эти сборы датируются 2014 г. В Аджарии, как и в Турции, вид можно считать натурализовавшимся.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках госзадания ИБВВ РАН по теме № 121051100099-5. Автор благодарит д-ра Нино Мемиадзе, Дали Варшанидзе и д-ра Давида Харазишвили за всестороннюю помощь при работе с гербарием BATU, Dr. Filip Verloove за просмотр фотоматериала по гербариям BATU и подтверждение определения, а также анонимного рецензента за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Dai L.-K., Tucker G.C., Simpson D.A. 2010. *Cyperus*. — In: Flora of China. Vol. 23. Beijing and Missouri. P. 219–241.
- [Egorova] Егорова Т.В. 2006. *Cyperus* L. — В кн.: Конспект флоры Кавказа. Том 2. СПб. С. 199–204.
- Mears R.L., Libby G.W. 1995. New records of *Cyperus* (Cyperaceae) from Kentucky. — Castanea. 60(1): 79–82. <https://www.jstor.org/stable/4033838>
- POWO: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. 2023. <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 10 September 2023)
- Şapcı H., Vural C. 2018. Two new naturalized species of the genus *Cyperus* (Cyperaceae) from Turkey. — Artvin Çoruh Üniversitesi Orman Fakültesi Dergisi. 19(1): 35–38. <https://doi.org/10.17474/artvinofd.333093>
- Thiers B. 2023. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>
- Verloove F. 2014. A conspectus of *Cyperus* s.l. (Cyperaceae) in Europe (incl. Azores, Madeira and Canary Islands), with emphasis on non-native naturalized species. — Webbia. 69(2): 179–223. <https://doi.org/10.1080/00837792.2014.975013>

CYPERUS MICROIRIA (CYPERACEAE), A NEW ALIEN SPECIES FOR THE CAUCASUS

V. S. Vishnyakov^{1, 2, *}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russia*

²*Cherepovets State University
Lunacharsky Ave., 5, Cherepovets, Vologda Region, 162600, Russia*

*e-mail: aeonium25@mail.ru

The first findings of *Cyperus microiria*, an alien species with a natural range in South and Southeast Asia, are reported for the Caucasus. The species was initially discovered in collections from Adjara stored in the Herbarium of the Batumi Botanical Garden (BATU), and then was re-collected by the author from the same region in 2023. The first collections from the territory of the Botanical Garden, where the species entered presumably due to the introduction of subtropical Asian plants, date back to 1987. Currently, it is a fairly common species in disturbed wet habitats of the coastal lowland. The nearest findings were made in Rize, Turkey, where the species was recorded as naturalized only in 2014.

Keywords: South Caucasus, alien species, Batumi Botanical Garden

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the state assignment of IBIW RAS, theme 121051100099-5. The author would like to thank Dr. Nino Memiadze, Dali Varshanidze, and Dr. Davit Kharazishvili for their comprehensive assistance in working with the BATU herbarium, Dr. Filip Verloove for reviewing the photographic material on specimens from BATU and confirmation of the identification, and the anonymous reviewer for valuable comments.

REFERENCES

- Dai L.-K., Tucker G.C., Simpson D.A. 2010. *Cyperus*. — In: Flora of China. Vol. 23. Beijing and Missouri. P. 219–241.
- Egorova T.V. 2006. *Cyperus* L. — In: Caucasian Flora Conspectus. Vol. 2. Saint Petersburg. P. 199–204 (In Russ.).
- Mears R.L., Libby G.W. 1995. New records of *Cyperus* (Cyperaceae) from Kentucky. — Castanea. 60(1): 79–82. <https://www.jstor.org/stable/4033838>
- POWO: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. 2023. <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 10 September 2023)
- Şapci H., Vural C. 2018. Two new naturalized species of the genus *Cyperus* (Cyperaceae) from Turkey. — Artvin Çoruh Üniversitesi Orman Fakültesi Dergisi. 19(1): 35–38. <https://doi.org/10.17474/artvinofd.333093>
- Thiers B. 2023. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>.
- Verloove F. 2014. A conspectus of *Cyperus* s.l. (Cyperaceae) in Europe (incl. Azores, Madeira and Canary Islands), with emphasis on non-native naturalized species. — Webbia. 69(2): 179–223. <https://doi.org/10.1080/00837792.2014.975013>

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

**ПЁТР ЯКОВЛЕВИЧ КОРНУХ-ТРОЦКИЙ (1804–1877).
К 220-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ**

© 2024 г. Л. В. Фомина^{1, *}, Л. Р. Кадырова^{1, **}, А. П. Ситников^{1, ***}

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия

*e-mail: fomlus67@mail.ru

**e-mail: luizakadirova@mail.ru

*** e-mail: andrew.sitnykov@mail.ru

Поступила в редакцию 18.01.2024 г.

Получена после доработки 05.02.2024 г.

Принята к публикации 19.03.2024 г.

DOI: 10.31857/S0006813624050116, EDN: QJBRBT

В 2024 г. исполняется 220 лет со дня рождения первого заведующего кафедрой ботаники Казанского университета, ординарного профессора Петра Яковлевича Корнух-Троцкого (1804–1877). Он с большим успехом сочетал научную, преподавательскую и хозяйственную деятельность. Ботанический кабинет и Ботанический сад университета за годы его заведования существенно укрепили свое положение.

Пётр Яковлевич родился в семье обедневшего дворянина, священника Городницкого повета Черниговской губернии Якова Корнух-Троцкого. В качестве даты рождения Корнух-Троцкого в литературе указываются годы от 1803 до 1807 (Album..., 1889; Biograficheskii..., 1904; Petrov, 2003; Nazipova, 2004). Однако согласно нашим исследованиям архивных материалов дата рождения П. Я. Корнух-Троцкого – 19 июня 1804 г.

После смерти отца семейства Корнух-Троцкие переехали в Москву. 17 сентября 1819 г. Пётр поступил в Московскую губернскую гимназию. Четырехлетний курс он закончил успешно.

22 сентября 1823 г. при публичном испытании вместе с шестью своими одноклассниками П. Корнух-Троцкий был удостоен звания студента Императорского Московского Университета и был зачислен своекоштным студентом медицинского отделения. В то время на медицинском отделении медицинские науки читались, как правило, на латинском языке. Передовые профессора университета ратовали за большую доступность

образования и требовали читать лекции на русском языке (Nasonkina, 1972). Под руководством профессора Е. О. Мухина студенты осуществляли переводы иностранной литературы, впоследствии издаваемой “с его прибавлениями и дополнениями”. В переводе Петра Яковлевича были изданы работы “Рассуждение о семействе крестовидных растений г. Декандоля” и “Начальные основания фармацевтической химии”. 7 сентября 1827 г. по окончании курса в Московском Университете Пётр Яковлевич был удостоен звания Лекаря I Отделения.

11 ноября 1827 г. на чрезвычайном заседании Совета Московского университета был проведен отбор самых достойных кандидатов для дальнейшего обучения в Дерптском университете. Был составлен список из 39 лучших магистров, врачей и студентов. В результате, после испытаний в университете и в Академии наук в Санкт-Петербурге, в Дерпт были отправлены 5 человек, в том числе и Корнух-Троцкий. 3 июля 1828 г. он был принят в Профессорский Институт Дерптского Университета. Для себя Корнух-Троцкий решил специализироваться в акушерстве. Но уже в самом начале обучения в его судьбе случился резкий поворот. Студенты были приглашены на пробный экзамен (tentamen) по разным предметам, в ходе которого Корнух-Троцкий выгодно продемонстрировал свои умения в определении растений. В результате через несколько дней его специализация сменилась на ботанику (Posmertnye..., 1885). Занятия в институте были индивидуальными. П. Я. Корнух-Троцкий

и И. О. Шиховский обучались по наставлениям и под надзором профессора К. Ф. Ледебура. В Дерпте Корнух-Троцкий написал сочинения: “Generis Pyrolae et Chimaphilae disquisitiones” (1829), “Observationes in fructus Umbelliferarum” (1829), “Quid est radix” (1830).

Перед защитой диссертации П. Я. Корнух-Троцкий выдержал экзамен по ботанике при философском факультете. Свою диссертацию он посвятил любимому наставнику К. Ф. Ледебуру. В диссертации “De plantarum phanerogamarum germinatione” он описывает строение семян и развитие проростков у явноточных растений, приводит обширную библиографию, свидетельствующую о большой эрудиции автора (Lipshits, 1952). Советом Императорского Дерптского Университета 11 августа 1832 г. Петр Яковлевич был удостоен степени Доктора Философии и Магистра свободных наук.

4 февраля 1833 г. ботаники П. Я. Корнух-Троцкий и И. О. Шиховский были отправлены для усовершенствования в науках в Вену. В программу обучения входило посещение ботанических садов и Императорской публичной библиотеки, изучение гербария в Императорском Музее, сбор растений в окрестностях Вены, микроскопические наблюдения растений под руководством проф. Германа. Был собран внушительный гербарий альпийской флоры.

Летом 1835 г. Корнух-Троцкий вернулся в Россию. 20 июля 1835 г. в Академии Наук в Санкт-Петербурге он прочитал пробную лекцию “О растениях вообще”. 17 августа 1835 г. Пётр Яковлевич был определен преподавателем ботаники в недавно открытый университет Св. Владимира в Киеве. Его причислили к университету “впредь до усмотрения”, не утверждая ни адъюнктом, ни профессором до введения нового Устава 1835 года. Предполагая остаться при университете Св. Владимира, Пётр Яковлевич перевез в Киев свою семью, учебные пособия и домашние вещи. Однако уже 9 июля 1836 г. он был назначен в Казанский Университет на место А. А. Бунге, переведенного в Дерптский университет.

18 сентября 1836 г. Пётр Яковлевич прибыл в Казань. В Казанском университете в разные годы он читал для студентов естественного и математического разряда, а также на медицинском факультете следующие дисциплины: общую ботанику, морфологию, физиологию, систематику и географию растений по Декандоллю, Эндлихеру, другим авторам

и по собственным запискам. В 1836–1838 гг. он читал также зоологию во время отсутствия профессора Э. А. Эверсмана. Летом обучал студентов определению растений. Впоследствии некоторые студенты Петра Яковлевича с теплотой вспоминали о нем, как о талантливом лекторе, среди них известные ученые А. Н. Бекетов, Н. П. Вагнер, Э. П. Янишевский.

С первого года службы в Казанском университете П. Я. Корнух-Троцкий продолжил обустроить Ботанический сад, переведенный на новое место и открытый в 1834 г. Находился он в Архангельской слободе на берегу озера Кабан. В 1839 г. Петр Яковлевич присоединил к Ботаническому саду земли, ранее принадлежавшие купцу И. Д. Рыбникову, в результате общая площадь сада составила свыше шести десятин. На территории Ботанического сада располагались каменная оранжерея, двухэтажный дом с жилыми и служебными помещениями, флигели для хранения семян и орудий и размещения растений в зимнее время, парник, бассейн для водных растений, помещения для опытов и наблюдений. Продолжались планировка территории, насыпка земляных валов для защиты от весенних паводков, посадка цветочно-декоративных и древесно-кустарниковых растений (Gil'mutdinov et. al., 2008).

На территории сада успешно разводились южно-европейские, сибирские, североамериканские и другие растения. Большое значение Корнух-Троцкий придавал приобретению новых растений. Он активно переписывался и обменивался семенами с другими ботаническими садами России. Многие преподаватели университета, отправляясь за границу, привозили с собой из поездок семена, луковицы и живые растения. К концу службы Петра Яковлевича в Ботаническом саду количество растений возросло с 1300 (в год принятия им сада) до 4510.

В 1837 г. было положено начало карпологическому собранию, содержащему в себе преимущественно такие семена и плоды, которые служили учебным пособием для преподавания карпологии. В 1839 г. была заведена так называемая семенная камора, предназначенная для хранения свежих семян. Первый обменный каталог, изданный в 1839 г., содержал в себе 163 наименования (Kornuch-Trotzky, 1839). Параллельно в Ботаническом кабинете было положено начало коллекции семян важнейших сортов хлебных культур.

В 1840 г. Корнух-Троцкий приступил к составлению ксилотеки — собрания “древесных вырезков”, оформленных в виде книг с латинскими и русскими названиями видов, из свежих пней среднего возраста, с естественной корой, в качестве учебного пособия для изучения строения древесины. К 1850 г. ксилотека насчитывала уже 244 образца. Данная коллекция и поныне хранится, занимая почетное место в экспозиции, в Зоологическом музее и гербарии им. Э. А. Эверсмана Казанского университета.

Петр Яковлевич продолжил пополнять также гербарий Казанского университета. В 1840 г. у доктора Ф. И. Рупрехта была приобретена коллекция трав, содержащая в себе до 10000 видов с дублетами. У Н. С. Турчанинова было куплено 545 экземпляров сибирских растений. В 1842 г. была получена коллекция южно-африканских растений из Гамбурга от Дрежа (Drège, J.F.), а также коллекция мексиканских растений от В. Ф. Карвинского (1780—1855). К концу службы Петра Яковлевича гербарий включал в себя уже 15 различных коллекций; в нем насчитывалось по каталогам 28627 листов.

В 1839 г. Казанский Университет приобрел у Петра Яковлевича его собственную гербарную коллекцию мировой флоры, которую он собирал не менее 10 лет (1829—1843). Коллекция размещена в гербарных коробках и включает образцы всего разнообразия растений — от цветковых, до мхов и водорослей, а также грибы и лишайники. Каталог коллекции содержит 9000 номеров, которые расположены в системе Декандоля. Коробка содержит 1 выпуск (*fasciculus*) каталога. Гербарные коробки снабжены табличками, на которых указаны названия таксонов (начало—конец) и номера, соответственно каталогу. Семенных растений — 7911 номеров, высших сосудистых споровых — 272, моховидных — 322, водорослей — 185, лишайников — 178, грибов — 132 номера. Всего в каталоге обозначены 39 *fasciculus*, 40 и 41 коробки, судя по наклейкам, содержали мхи, водоросли и грибы (№ 8184—9000), но в каталоге обозначения отсутствуют (стр. 109 по 114). Есть еще одна коробка “*Supplementum*”, вероятно, тоже имеющая отношение к этой коллекции (в каталоге не обозначена), куда добавлялись гербарные образцы, полученные после 1839 г.

Весь гербарий помещен в листы плотной бумаги с оттиском торговой фирмы форматом 230 × 380 мм. Подавляющее число образцов лежит

свободно в обложках, только около 200 номеров были позднее смонтированы — приклеены к тем же листам полосками бумаги и снабжены приклеенной к листам печатной этикеткой “Гербарий бывший К. Троцкого” (вероятно, в период инвентаризации гербария под руководством А. Я. Гордягина в начале XX в.). Значительное число образцов снабжены различными по форме и качеству этикетками, свободно лежащими в листах около растений или прикрепленными к ним. Это могут быть черновые этикетки, написанные тушью на клочках бумаги, содержащие сокращенные названия таксонов, либо чистовые этикетки, полностью написанные от руки и содержащие основные сведения об образце — название, номенклатурная цитата из Декандоля, а также Линнея, синонимика, местонахождение и местообитание, дата и принадлежность к коллекции, на обороте могут быть указаны основные диагностические признаки. Часть образцов снабжена печатными этикетками, в которые от руки вписана соответствующая информация. Степень насыщенности информацией этикеток разных образцов различна. Надписи делались на латыни, немецком и русском языках. Часть образцов, полученных от коллег, имеет рукописные или печатные авторские этикетки.

Время и обстоятельства (в том числе эволюция представлений о размещении коллекций разного типа в гербарных собраниях) наложили отпечаток на состояние коллекции мировой флоры П. Я. Корнух-Троцкого — часть материалов повреждена, часть полностью утрачена, нарушена систематическая последовательность расположения образцов, отчасти перепутана с другими коллекциями того времени. В настоящее время проводится инвентаризация коллекции.

П. Я. Корнух-Троцкий, заручившись поддержкой попечителя Казанского учебного округа М. Н. Мусина-Пушкина, летом 1842 г. приступил к сбору гербария Казанской губернии. Он исследовал два округа: Кокшайский — лесистый и болотистый и Закамский — степной. Им были изучены Казанский, Царевококшайский, Лаишевский, Спасский, Чистопольский, отчасти Тетюшский, Свияжский и Чебоксарский уезды; закамские степи, особенно богатые растениями, он посетил несколько раз. За время своих поездок он проделал путь длиной более 3000 верст. В результате Петр Яковлевич отметил присутствие в Закамье сибирских растений, которые редко

переходили за черту Камы. Составленный им список растений содержал в себе более 800 форм. Для сравнения аналогичный список магистра Вирцена, собиравшего растения в течение 1833–1835 гг., содержал 658 форм. Петр Яковлевич собирал растения в большом количестве и из разных районов, чтобы определить их границы вегетации, с одной стороны, и изменение форм, с другой. Также он привозил из проездов семена и живые растения для разведения их в Ботаническом саду или обмена (Musin-Pushkin, 1843).

Данная коллекция хранится в Гербарии KAZ. Она состоит из 1524 гербарных листов, каждый из которых смонтирован на плотной бумаге, снабжен постоянной этикеткой и вложен в отдельную рубашку. Работа по монтировке коллекции проведена приват-доцентом В. И. Смирновым под руководством профессора А. Я. Гордягина (Gordyagin, 1933). Рабочие этикетки, написанные Корнух-Троцким, также сохранены. Они содержат информацию о видовой принадлежности растения, времени и месте сбора. Информация о годе сбора содержится только на 34 гербарных листах. В коллекции представлены растения, собранные большей частью в пределах современных границ Татарстана, небольшая часть — в пределах современной территории республики Марий Эл. В целом состояние коллекции можно оценить как удовлетворительное, однако образцы Compositae, Umbelliferae и Cruciferae в процессе хранения в разной степени повреждены насекомыми. Всего коллекция включает в себя 351 род растений, представленный 651 видом. Из числа споровых растений имеются только 6 видов папоротникообразных. Голосеменные представлены 4 видами Pinaceae. Среди покрытосеменных растений ведущими являются семейства Compositae, Caryophyllaceae, Labiatae, Rosaceae, Fabaceae, Umbelliferae, Cruciferae, Cyperaceae и Ranunculaceae.

К сожалению, результаты своих исследований Корнух-Троцкий так и не опубликовал. Он сделал научное сообщение с описанием флоры Поволжья на литературном вечере в салоне К.Ф. и А.А. Фуксов, который был местом общения казанской интеллигенции. Доклад, несмотря на его “чисто-специальный предмет”, был принят с единодушным одобрением слушателей (Kazanskaya..., 1844). Позже, в переписке со своим учителем Петр Яковлевич передавал замечания о флоре Казанской губернии, которые были использованы К. Ф. Ледебуром при подготовке “Flora Rossica”. В сочинении

Ледебура эти виды опубликованы с пометкой “Kasan (Kornuch-Trozky in litt.)” (Ledebour, 1844, 1847–1849, 1853).

Корнух-Троцкий за время работы в Казанском университете дважды удостоивался знака отличия беспорочной службы за XV и XX лет, был награжден орденом Св. Станислава 2-й степени и бронзовой медалью на Владимирской ленте “В память войны 1853–1856”. В 1839 г. Петр Яковлевич был произведен в коллежские советники, в 1843 г. — в статские советники. Он был членом нескольких ученых обществ: Императорского московского общества испытателей природы, Российского общества любителей садоводства и Общества любителей отечественной словесности при Казанском университете. Также он был членом-корреспондентом Ученого Комитета Министерства государственных имуществ.

П. Я. Корнух-Троцкий описал новый род *Clausia* (Cruciferae), названный им в честь профессора Казанского университета К. К. Клауса (Kornuch-Trotzky, 1839). В честь Петра Яковлевича названо растение *Anthemis Trotzkiana* Claus (Compositae).

В отставку Петр Яковлевич ушел неожиданно: 26 января 1858 г. умерла его мать, София Петровна. Петр Яковлевич так и не смог оправиться после ее смерти и подал в отставку, хотя в марте 1858 г., согласно представлению Совета Университета, был оставлен на службе по занимаемой им кафедре еще на пять лет. 21 мая 1858 г. П.Я. был “уволен со службы по прошению с мундиром”.

26 июля 1859 г. П. Я. Корнух-Троцкий женился на дочери своего друга П. И. Котельникова 19-летней Елене. У них родилось пятеро детей: София (1862 г.р.), Яков (1863 г.р.), Александра (1864 г.р.), Владимир (1867 г.р.), Любовь (1869 г.р.). Сыновья учились на физико-математическом факультете Казанского университета. Яков был талантливым астрономом, учеником Д. И. Дубяго. Умер молодым от туберкулеза. Судьба остальных детей неизвестна.

Петр Яковлевич ушел из жизни 2 июля 1877 г., был похоронен в православной части Арского кладбища г. Казани, могила до наших дней не сохранилась.

Всю жизнь Петра Яковлевича связывала тесная дружба с профессором механики П. И. Котельниковым и профессором медицины, врачом Н. А. Скандовским. Современники

вспоминали о Корнух-Троцком как о человеке своеобразном, интересном и остроумном собеседнике и дельном ботанике.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ П. Я. КОРНУХ-ТРОЦКОГО

1826

Рассуждение о семействе крестовидных растений г. Декандоля, переведенное с французского П. Троцким с фигурами. М. 165 с.

1828

Маковые растения (Papaveraceae DC. Rhoeadeae Linn.). — Новый магазин естественной истории, физики, химии и сведений экономических, издаваемый Иваном Двигубским. 11: 293–314.

1829

Начальные основания фармацевтической химии. Перевод с немецкого П. Я. Корнух-Троцкого. М. (Цит. по Липшиц, 1952).

1832

De plantarum phanerogamarum germinatione. Dissertatio inauguralis. Dorpatii Livonorum. 63 p.

1834

Выписка из донесения Воспитанников Профессорского Института, Докторов Философии Шиховского и Корнух-Троцкого г. Министру Народного Просвещения, из Вены, от 31 июля/12 августа 1834 года. — Журнал Министерства народного просвещения. 10(IV): 276–279. (Совместно с Шиховским И. О.)

1835

О растении вообще. Пробная лекция. — Журнал Министерства народного просвещения. 9: 470–486.

1838

Разведение поленики. — Журнал Садоводства. 1: 72–76. (Совместно с Маргаритовым И. Е.)

1839

Delectus seminum ex collectione a. 1839, quae in h. bot. Universitatis Caesariae Casanensis pro commutatione offeruntur. Casani. 4 p.

1840

Замечания о поленике (*Rubus arcticus* L.). — Ученые записки Казанского университета. III: 152–159.

1840

Отчет по Ботаническому саду, представленный г. попечителю Казанского учебного округа ординарным профессором Корнух-Троцким. Казань. 20 с.

1840

Лекции по ботанике. Рукопись. ОРРК научной библиотеки КФУ. Ед. хр. 4114.

1845

Породы папоротников Казанской Губернии. — Казанские губернские ведомости. 16: 158–161.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Album Academicum der Kaiserlichen Universität Dorpat. 1889. Dorpat. 1007 p.

[Biograficheskiy...] Биографический словарь профессоров и преподавателей Императорского Казанского университета: за сто лет (1804–1904). 1904. Ч. 1. Казань. 552 с.

[Gil'mutdinov et. al.] Гильмутдинов Р.Я., Мударисов А.Р., Малев А.В. 2008. Казанский зооботсад: история создания ботанического сада. От ботаники к зоологии. Казань. 123 с.

[Gordyagin] Гордягин А.Я. 1933. Из истории Ботанического кабинета. — Ученые записки КГУ. 93(6): 46–65.

[Kazanskaya...] Казанская хроника. 1844. — Казанские губернские ведомости. 15: 228.

Ledebour C.F. 1844. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici. Vol. II. Pars I. Stuttgartiae. 937 p.

Ledebour C.F. 1847–1849. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici. Vol. III. Pars I. Stuttgartiae. 866 p.

Ledebour C.F. 1853. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici. Vol. IV. Stuttgartiae. 741 p.

[Lipshits] Липшиц С.Ю. 1952. Корнух-Троцкий. — В кн.: Русские ботаники (ботаники России — СССР): Биографо-библиографический словарь. Т. IV. М. С. 353–354.

[Musin-Pushkin] Мусин-Пушкин М.Н. 1843. Об ученых путешествиях профессоров, преподавателей и воспитанников Казанского Университета, с 1827 по 1843. — Журнал Министерства народного просвещения. 11(II): 53–104.

- [Nasonkina] Насонкина Л.И. 1972. Московский университет после восстания декабристов. М. 344 с.
- [Petrov] Петров Ф.А. 2003. Формирование системы университетского образования в России. Т. 4. Ч. 1. М. 584 с.
- [Nazipova] Назипова Г.Р. 2004. Университет и музей: исторический опыт губернской Казани. Казань. 396 с.
- [Posmertnye...] Посмертные записки Николая Ивановича Пирогова. 1885. — Русская старина. XLI–XLII: 257–310.

PETER YAKOVLEVICH KORNUCH-TROTSKY (1804–1877). TO THE 220TH ANNIVERSARY

L. V. Fomina^{1, *}, L. R. Kadyrova^{1, **}, A. P. Sitnikov^{1, ***}

¹Kazan (Volga Region) Federal University
Kremlin Str., 18, Kazan, 420008, Russia

*e-mail: fomlus67@mail.ru

**e-mail: luizakadirova@mail.ru

***e-mail: andrew.sitnykov@mail.ru

REFERENCES

- Biograficheskiy slovar' professorov i prepodavateley Imperatorskogo Kazanskogo universiteta: za sto let (1804–1904). 1904. [Biographical dictionary of professors and teachers of the Imperial Kazan University: for a hundred years (1804–1904)]. P. 1. Kazan. 552 p. (In Russ.).
- Gil'mutdinov R.Ya., Mudarisov A.R., Malev A.V. 2008. Kazanskiy zoobotsad: istoriya sozdaniya botanicheskogo sada. ot botaniki k zoologii [Kazan Zoobotanical Garden: the history of the creation of a botanical garden. From botany to zoology]. Kazan. 123 p. (In Russ.).
- Gordyagin A.Ya. 1933. Iz istorii Botanicheskogo kabineta [From the history of the botanical cabinet]. — Ucheny'e zapiski KGU. 93(6): 46–65 (In Russ.).
- Kazanskaya khronika [Kazan Chronicle]. 1844. — Kazanskie gubernskie vedomosti. 15. P. 228. (In Russ.).
- Lipshits S.Yu. 1952. Kornukh-Trotskiy. — In: Russkie botaniki (botaniki Rossii-SSSR). Biografo-bibliograficheskij slovar'. Vol. IV. Moscow. P. 353–354 (In Russ.).
- Musin-Pushkin M.N. 1843. Ob uchenykh puteshestviyakh professorov, prepodavateley i vospitannikov Kazanskogo Universiteta, s 1827 po 1843 [About the scientific travels of professors, teachers and students of Kazan University, from 1827 to 1843]. — Zhurnal Ministerstva narodnogo prosveshcheniya. 11(II): 53–104 (In Russ.).
- Nasonkina L.I. 1972. Moskovskiy universitet posle vosstaniya dekabristov [Moscow University after the Decembrist uprising]. Moscow. 344 p. (In Russ.).
- Nazipova G.R. 2004. Universitet i muzey: istoricheskiy opyt gubernskoy Kazani [University and museum: historical experience of provincial Kazan]. Kazan. 396 p. (In Russ.).
- Petrov F.A. 2003. Formirovanie sistemy universitetskogo obrazovaniya v Rossii [Formation of the university education system in Russia]. Vol. 4. P. 1. Moscow. 584 p. (In Russ.).
- Posmertnye zapiski Nikolaya Ivanovicha Pirogova. 1885. [Posthumous notes of Nikolai Ivanovich Pirogov]. — Russkaya starina. XLI–XLII: 257–310 (In Russ.).
- Album Academicum der Kaiserlichen Universität Dorpat. 1889. Dorpat. 1007 p.
- Ledebour C.F. 1844. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici. Vol. II. Pars I. Stuttgartiae. 937 p.
- Ledebour C.F. 1847–1849. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici. Vol. III. Pars I. Stuttgartiae. 866 p.
- Ledebour C.F. 1853. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici. Vol. IV. Stuttgartiae. 741 p.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES
(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2024. Т. 109. № 5)

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ
PLANTAE FOSSILS

<i>Schvedovia</i> Sadovnikov, gen. nov.	478
<i>Schvedovia radzenkovii</i> (Schvedov) Sadovnikov, comb. nov.	479
Schvedoviaceae Sadovnikov, fam. nov.	478
Schvedoviales Sadovnikov, ordo nov.	477