

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 108

1

январь



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 1

MOSCOW
2023

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue O. M. Afonina

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

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 1, 2023

СООБЩЕНИЯ

Состояние ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) в зависимости от экологических условий

Е. Б. Таловская, В. А. Черёмушкина, А. Ю. Асташенков, Н. И. Гордеева 3

Половой полиморфизм *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) в Московской области

В. Н. Годин 13

Микроморфология поверхности эпидермы листьев некоторых видов *Pyrinae* (Rosaceae)

А. В. Бабоша, А. С. Рябченко, Т. Х. Кумахова 23

Строение пыльцевого зерна и опыление у представителей рода *Ribes* (Grossulariaceae)

Л. Ф. Яндовка, И. В. Барабанов 37

Морфология пыльцы некоторых растений грязевого вулкана Гызмейдан (Азербайджанская республика)

Ш. Г. Исаева, В. В. Григорьева 51

Инвентаризация и анализ флоры Висимского заповедника

А. С. Третьякова, Н. Ю. Груданов, Д. С. Шилов 66

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Александр Сергеевич Ревушкин: 50 лет в науке и образовании

В. М. Доронькин 76

ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Дмитрия Васильевича Томановского (1962–2022)

Р. М. Гогорев, М. В. Макаров, Т. А. Михайлова, О. Н. Мохова,
А. А. Уланова, О. А. Уланова, Н. Н. Шунатова 83

ХРОНИКА

III Всероссийская научная конференция “Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии”, посвященная памяти Л.В. Бардунова (Иркутск, Листвянка, 29 августа–3 сентября 2022 г.)

Д. А. Кривенко 91

Contents

Vol. 108, No. 1, 2023

COMMUNICATIONS

State of coenopopulations of <i>Thymus mongolicus</i> (Lamiaceae) depending on environmental conditions <i>E. B. Taloskaya, V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov, N. I. Gordeeva</i>	3
Sexual polymorphism of <i>Ranunculus acris</i> (Ranunculaceae) in the Moscow Region <i>V. N. Godin</i>	13
Micromorphology of the leaf epidermis surface in some Pyrinae species (Rosaceae) <i>A. V. Babosha, A. S. Ryabchenko, T. Kh. Kumachova</i>	23
Pollen grain structure and pollination in the <i>Ribes</i> (Grossulariaceae) representatives <i>L. F. Yandovka, I. V. Barabanov</i>	37
Pollen morphology of some plants from the Gyzmeidan mud volcano (Republic of Azerbaijan) <i>Sh. G. Isayeva, V. V. Grigoryeva</i>	51
Inventory and analysis of the flora of the Visimskiy Reserve <i>A. S. Tretyakova, N. Yu. Grudanov, D. S. Shilov</i>	66

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Aleksandr Sergeevich Revushkin: 50 years in science and education <i>V. M. Doronkin</i>	76
--	----

OBITUARIES

In memoriam: Dmitry Vasilyevich Tomanovsky (1962–2022) <i>R. M. Gogorev, M. S. Makarov, T. A. Mikhaylova, O. N. Mokhova, A. A. Ulanova, O. A. Ulanova, N. N. Shunatova</i>	83
---	----

CHRONICLES

The III All-Russian scientific conference “Problems of studying and preserving the plant world of Eurasia” dedicated to the memory of L.V. Bardunov (1932–2008) (Irkutsk, Listvyanka, August 29–September 3, 2022) <i>D. A. Krivenko</i>	91
---	----

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *THYMUS MONGOLICUS* (LAMIACEAE) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

© 2023 г. Е. Б. Таловская^{1,2,*}, В. А. Черёмушкина^{1,**},
А. Ю. Астапенков^{1,2,***}, Н. И. Гордеева^{1,****}

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

²Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: kolegova_e@mail.ru

**e-mail: cher.51@mail.ru

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

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

Поступила в редакцию 04.10.2022 г.

После доработки 11.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Представлены результаты исследования, целью которых явилось изучение особенностей развития и онтогенетической структуры ценопопуляций *Thymus mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания в Тыве. Выявлена поливариантность развития и адаптивные признаки природных ценопопуляций неявнополицентрического кустарничка *T. mongolicus*. Поливариантность развития особей проявляется в сокращении длительности онтогенеза или отдельных онтогенетических состояний, появлении вегетативного размножения и омоложении рамет. Установлено, что в условиях песчаной и высокогорной петрофитной степей происходят колебания доли молодых и старых особей, тип онтогенетического спектра бимодальный. В условиях остепненного лугового сообщества меняется тип онтогенетического спектра с бимодального на левосторонний и резко сокращается доля особей старого состояния. При анализе популяционных признаков в разные годы исследования описаны процессы старения и омоложения ценопопуляции. Изменение состояния ценопопуляции имеет флуктуационный характер и его следует рассматривать в качестве механизма адаптации, поддерживающего устойчивое состояние ценопопуляций *T. mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания.

Ключевые слова: биоморфа, ценопопуляция, онтогенетическая структура, условия обитания, *Thymus*

DOI: 10.31857/S0006813623010076, **EDN:** LOASXL

Применение концепции популяционной организации экосистем является ключевым в решении проблемы рационального природопользования (IPCC, 2014; Smirnova, Torgorova, 2016; Korotkov, 2017). Один из подходов концепции — изучение особенностей развития особей видов, их ценопопуляций и механизмов устойчивости на конкретной территории (Smirnova, 2010). Под устойчивостью здесь понимается способность ценопопуляции оставаться в состоянии, близком к равновесию, и возвращаться к нему после различных нарушений (Tsenoporylyatsii..., 1988). Этот процесс может осуществляться за счет колебания ряда ценопопуляционных параметров: численность, онтогенетическая структура, проективное покрытие вида, биомасса (Harper, White, 1971; Zhukova, Zaugol'nova, 1985). Эти данные являются определяющими для понимания состояния

популяций и их пространственного размещения, особенностей взаимоотношений между разными видами, а также для моделирования реакции растительного покрова на изменение климата (Anthelme et al., 2014; Orlovsky et al., 2019; Das et al., 2020).

Интерес представляет изучение видов рода *Thymus* L., широко распространенных в разных условиях обитания в Азии. Один из них — тимьян монгольский *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger — представитель горных петрофитных и песчаных сообществ Западной, Средней и Восточной Сибири, северо-восточных районов Казахстана, Монголии (Klokov, 1954; Revushkin, 1988; Samdan, Kurbatskaya, 2011).

T. mongolicus — неявнополицентрический кустарничек, с лежащими и укореняющимися

скелетными осями. Взрослое растение представляет собой куртину, состоящую из первичного и парциальных кустов (Talovskaya, Komarevtseva, 2021). Для *T. mongolicus* характерно сохранение главного корня в течение всего онтогенеза особи, слабое вегетативное разрастание, семенное и вегетативное размножение. Онтогенетическая структура *T. mongolicus* была изучена ранее в основном в сообществах петрофитных степей (Kolegova, Cheryomushkina, 2015). Анализ комплекса показателей (поливариантность развития, онтогенетическая структура, тип ценопопуляции и ее онтогенетический спектр, экологическая и средняя плотности и др.) *T. mongolicus* в зависимости от экологических и фитоценологических условий в конкретном местообитании не проводился. Поскольку для *T. mongolicus* характерна биоморфа, типичная для многих сибирских видов тимьянов (*T. altaicus* Klovov et Des.-Shost., *T. gobicus* Czern., *T. petraeus* Serg., *T. proximus* Serg., *T. schischkinii* Serg.), полученные результаты в дальнейшем можно использовать при изучении их популяционного поведения. Цель исследования — изучение особенностей развития и онтогенетической структуры ценопопуляций *Thymus mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания в Тыве.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2021 г., в разных эколого-ценотических условиях Тывы. Исследовано 3 ценопопуляции (ЦП). ЦП 1 — пески Центрально-Тувинской котловины, нижняя часть борта котла выдувания ветром, восточная экспозиция (51°34'55.6"N, 94°21'25.5"E). Закустаренная тимьяновая песчаная степь с *Caragana pygmaea* (L.) DC., *T. mongolicus*, *Artemisia obtusiloba* Ledeb., *A. tomentella* Trautv., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Stipa krylovii* Roshev. ЦП 2 — окр. с. Бельбей, правый берег р. Малый Енисей, субстрат — дерново-таежная почва (51°18'26.4"N, 95°50'45.7"E). Закустаренный разнотравно-злаковый остепненный луг с *Caragana pygmaea*, *Spiraea media* Schmidt, *T. mongolicus*, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *Helictochloa hookeri* (Scribn.) Romero Zarco, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Pulsatilla patens* (L.) Mill. среди листовеннично-мелколиственного леса. ЦП 3 — хребет Западный Танну-Ола, верхняя терраса р. Теректиг, осыпной каменистый склон восточной экспозиции, средняя часть склона, субстрат мелкоземисто-щебнистый, подвижный (50°31'55.6"N, 91°07'25.5"E). Овсцово-тонконоговая петрофитная высокогорная степь с *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilg., *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii* Roshev., *Poa attenuata* Trin., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Artemisia*

stechmanniana Esser, *Aster alpinus* L., *Iris potaninii* Maxim.

Для анализа взаимосвязи популяционных показателей и эколого-ценотических условий обитания выбран ряд параметров: общее проективное покрытие травостоя (ОПП) и проективное покрытие вида (ПП) в процентах, рельеф (равнина, склон), крутизна склона, экспозиция склона, среднегодовые значения температуры воздуха и высоты снежного покрова, количество осадков и число дней с осадками (табл. 1). Высоту над уровнем моря определяли с помощью GPS (eTrex 10, Garmin). Для характеристики климатических параметров использовали WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) и данные сайта rp5.ru (https://rp5.ru/Погода_в_мире). Количество осадков и число дней с осадками учитывали в период вегетации *T. mongolicus* (с 01 апреля по 30 сентября). Средние значения климатических параметров даны за последние 10 лет, предшествующие году исследования.

Для изучения состояния ЦП *T. mongolicus* в разных условиях обитания выбраны следующие признаки: онтогенетическая структура ЦП, тип онтогенетического спектра ЦП, тип ЦП, экологическая и средняя плотность ЦП.

Изучение онтогенетической структуры ЦП проводили по общепринятым методикам (Урапов, 1975; Tsenopopulyatsii..., 1976). В каждой ЦП закладывали трансекту шириной 1 м и длиной 5–10 м, трансекту разбивали на площадки по 1 м². В ЦП проанализировано от 5 до 10 площадок, на которых проводили учет особей каждого онтогенетического состояния. Выборка составила 826 особей (более 250 особей в каждой ЦП). В качестве счетной единицы у особей семенного происхождения (генеты) принимали: первичный побег, первичный куст, куртину; у особей вегетативного происхождения (раметы): парциальный куст и систему парциальных кустов. В зависимости от развития *T. mongolicus* в конкретном местообитании, в одном и том же онтогенетическом состоянии особи представляли собой разные счетные единицы (табл. 2). При определении длительности конкретного онтогенетического состояния и онтогенеза в целом, подсчитывали календарный возраст особей по годичным кольцам (Esau, 1977). Для этого делали поперечные срезы в основании скелетных осей и с помощью стереоскопического микроскопа “Carl Zeiss SteREO Discovery.V12” с камерой “AxioCam HRc” (Германия) проводили подсчет.

Онтогенетический спектр ЦП определен как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей (Tsenopopulyatsii..., 1976). Для определения типа ЦП рассчитаны демографические показатели: индекс возрастности (“дельта”, Δ) и

Таблица 1. Характеристика местообитаний *Thymus mongolicus***Table 1.** Characteristics of *Thymus mongolicus* habitat

ЦП CP	Форма рельефа Topography	Крутизна склона, град. Slope steepness, degrees	Покров, % Cover, %			Высота, м над ур. м. Altitude, m a. s. l.	BIO	Prec	nPrec	SSS
			ОПП TPCD	ПП PCD	Свободная почва Bare soil					
1	склон slope	4	30	15	70	765	0.0	211.5	81.9	14.1
2	равнина plain	0	70	20	10	739	−1.9	288.2	76.4	23.6
3	склон slope	40	40	5	30	2423	−1.5	143.9	48.5	3.9

Примечание. ЦП — ценопопуляция; ОПП — общее проективное покрытие; ПП — проективное покрытие *Thymus mongolicus*; среднегодовые значения климатических параметров: BIO — температура, °C; Prec — количество осадков, мм; nPrec — количество дней с осадками; SSS — высота снежного покрова, см. Средние значения климатических параметров даны за 2012–2021 гг.

Note. CP — coenopopulation; TPCD — total projective cover of herbage; PCD — projective cover of *Thymus mongolicus*; average annual values of climate parameters: BIO — temperature, °C; Prec — precipitation, mm; nPrec — number of days with precipitation; SSS — height of snow cover, cm. The average values of climate parameters are given for the 2012–2021.

Таблица 2. Счетные единицы *Thymus mongolicus* в разных онтогенетических состояниях**Table 2.** *Thymus mongolicus* individuals in different ontogenetic states

ЦП CP	Генеты/Genets			Раметы/Ramets	
	Первичный побег Primary shoot	Первичный куст Primary bush	Куртина Clump	Парциальный куст Partial bush	Система парциальных кустов System of partial bushes
1		<i>im, ss, s</i>	<i>v, g₁, g₂, g₃</i>	<i>im, ss, s</i>	<i>v, g₁, g₃</i>
2	<i>j</i>	<i>im, v, s</i>	<i>g₁, g₂, g₃</i>	<i>g₁, s</i>	<i>g₂, g₃</i>
3		<i>im, g₃, ss, s</i>	<i>v, g₁, g₂</i>	<i>im, v, g₁, g₃, ss, s</i>	<i>g₂</i>

Примечание. ЦП — ценопопуляция; онтогенетические состояния: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g₁* — молодое генеративное, *g₂* — зрелое генеративное, *g₃* — старое генеративное, *ss* — субсенильное, *s* — сенильное.

Note. CP — coenopopulation; ontogenetic states: *j* — juvenile, *im* — immature, *v* — virginal, *g₁* — young generative, *g₂* — mature generative, *g₃* — old generative, *ss* — subsenile, *s* — senile.

эффективности (“омега”, ω) (Uranov, 1975; Zhivotovskiy, 2001). Тип ценопопуляции установлен по классификации “дельта-омега” (Zhivotovskiy, 2001). Экологическая плотность ценопопуляции рассчитана как число особей на единицу обитаемого пространства, средняя плотность — число особей на пространство, занятое всей ЦП (особь/м²) (Odum, 1986).

Для изучения взаимосвязей между признаками ценопопуляции (доля особей каждого онтогенетического состояния), условиями окружающей среды (рельеф, крутизна склона, экспозиция склона, климатические параметры), общим проективным покрытием травостоя и проективным покрытием вида применили метод непараметрического анализа, а именно коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) ($n = 48$) (Siegel, Castellan, 1988).

Для оценки изменчивости признаков ценопопуляций в разные годы исследования была выбрана ЦП 1. Использован материал, собранный в

2012 и 2021 гг. При сравнении онтогенетической структуры ЦП учитывали экологическую и среднюю плотность ЦП в разные годы исследования, индекс старения ($I_{ст}$) (Glotov, 1998), индекс возрастности, индекс восстановления ЦП (I_v) (Zhukova, 1995) и коэффициент скорости развития ЦП (V_{Δ}) (Zhukova, Zaugol'nova, 1985). Рассчитано среднее значение всех признаков, для экологической и средней плотности рассчитан также коэффициент вариации, для индексов старения, возрастности и восстановления — доверительный интервал с $P = 0.95$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Онтогенетическая структура ценопопуляций. Исследование показало, что развитие особей *T. mongolicus* в изученных ЦП отличается от типичного развития особей тимьянов неявинопольноцентрической биоморфы (Talovskaya, Cheryomushkina, 2017). Выявлена поливариантность, ко-

Таблица 3. Распределение особей *Thymus mongolicus* по онтогенетическим группам и демографические показатели ценопопуляций**Table 3.** Distribution of *Thymus mongolicus* individuals according to ontogenetic groups, and demographic indicators of coenopopulations

ЦП / CP	Онтогенетические группы, % Ontogenetic groups, %								$P_{\text{экол}}/P_{\text{экол}}$	$P_{\text{ср}}/P_{\text{авер}}$	ω	Δ	Тип ЦП Type of CP
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	<i>s</i>					
1	3.1	8.7	21.2	44.1	5.0	14.6	2.9	0.4	13.5	10.9	0.63	0.34	Зреющая Maturing
2	7.5	4.8	25.8	43.9	12.3	4.7	—	0.9	19.4	15.3	0.63	0.25	Зреющая Maturing
3	—	16.1	26.3	25.4	2.9	2.9	17.1	9.3	40.8	14.6	0.48	0.38	Переходная Transitive

Примечание. ЦП — ценопопуляция; онтогенетические состояния: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g*₁ — молодое генеративное, *g*₂ — зрелое генеративное, *g*₃ — старое генеративное, *ss* — субсенильное, *s* — сенильное; $P_{\text{экол}}$ — экологическая плотность, особь/м², $P_{\text{ср}}$ — средняя плотность, особь/м²; ω — индекс эффективности, Δ — индекс возрастной, тип ценопопуляции по классификации Л.А. Животовского (Zhivotovsky, 2001).

Note. CP — coenopopulation; ontogenetic states: *j* — juvenile, *im* — immature, *v* — virginal, *g*₁ — young generative, *g*₂ — mature generative, *g*₃ — old generative, *ss* — subsenile, *s* — senile; $P_{\text{экол}}$ — ecological density, ind./m², $P_{\text{авер}}$ — average density, ind./m², ω — efficiency index, Δ — age index, coenopopulation type according to L.A. Zhivotovsky's classification (Zhivotovsky, 2001).

торая связана с сокращением длительности онтогенеза и пропуском генеративных состояний.

В песчаной степи (ЦП 1) онтогенез особи длится не более 10 лет, самым продолжительным является зрелое генеративное состояние — 2–3 года. Скелетные оси и побеги интенсивно укореняются, образуя поверхностную корневую систему. В связи со специфическими условиями местообитания (перевивание песка и недостаточное увлажнение его верхнего слоя) в молодом генеративном состоянии происходит партикуляция и начинается вегетативное размножение, которое становится преобладающим. Образовавшиеся рамы омоложены до виргинильного (имматурного) состояния. У отделившихся рамы отмечается сокращение длительности онтогенеза, пропуск зрелого генеративного состояния.

На остепненном лугу (ЦП 2) на выровненном участке длительность онтогенеза особей достигает 16 лет, зрелое генеративное состояние длится 5–6 лет. Вегетативное размножение начинается в зрелом генеративном состоянии в результате нормальной партикуляции, связанной с пересыханием участков скелетных осей между первичным и парциальными кустами. Рамы неглубоко омоложены до молодого генеративного состояния. Высокое общее проективное покрытие травостоя препятствует укоренению и вегетативному разрастанию взрослых особей, поэтому в старом генеративном состоянии особи находятся 1–2 года и затем отмирают.

В петрофитном высокогорном сообществе на осыпном склоне (ЦП 3) в результате механического повреждения скелетных осей и особи в целом, партикуляция усиливается и уже в виргинильном состоянии особи переходят к вегетативному размножению. Степень омоложения

рамы — до имматурного состояния. В зрелом генеративном состоянии особи полностью распадается на разновозрастные партикулы, часть из которых быстро переходит в старое генеративное или субсенильное состояние. В развитии рамы отмечается пропуск зрелого и старого генеративного состояний. Продолжительность онтогенеза семенной особи 12 лет, зрелого генеративного состояния — 3 года.

По соотношению особей разных онтогенетических групп все изученные ЦП *T. mongolicus* нормальные, полночленные и неполночленные. В ЦП 2 отсутствуют особи субсенильного, в ЦП 3 — особи ювенильного состояний (табл. 3). Онтогенетические спектры ЦП двух типов: бимодальный и левосторонний.

В ЦП 1, расположенной в песчаной степи, выявлен специфический характер пространственного расположения *T. mongolicus*: формируются группы из разновозрастных особей. Эти группы не перекрываются между собой и имеют четкие границы. Расстояние между ними может достигать 2 м. Установлено, что молодые особи (*j*–*g*₁), развивающиеся внутри группы под пологом материнского растения, где удерживается почвенная влага, более жизнеспособны. Замечено, что у расположенных одиночно особей из-за перевивания песка и недостатка влаги происходит обнажение корневой системы и их гибель.

В ЦП 1 формируется бимодальный тип онтогенетического спектра с абсолютным максимумом на особях молодого генеративного состояния (44.1%). Также в ЦП 1 отмечается высокая доля прегенеративных особей (33.0%). Накопление молодых особей в ЦП связано с интенсивным вегетативным размножением. Преобладание молодых генеративных особей обуславливает высокое значение индекса эффективности ($\omega = 0.63$) и

зреющий тип ценопопуляции. Выявлена положительная корреляция между количеством молодых особей и факторами окружающей среды, т.е. их количество увеличивается при увеличении количества осадков в вегетационный сезон и высоты снежного покрова, а также при увеличении проективного покрытия травостоя ($r_s = 0.408$; $p < 0.05$). Вместе с этим, из-за увеличения проективного покрытия травостоя происходит накопление старых особей и формируется второй максимум в правой части спектра.

В ЦП 2, в условиях остепненного лугового сообщества при высоком общем проективном покрытии травостоя (до 70%), пространственное расположение особей вида равномерное, скопления не образуется. Формируется левосторонний тип онтогенетического спектра, с максимумом на группе молодых генеративных особей. По классификации “дельта-омега” ЦП зреющего типа. Накопление молодых генеративных особей осуществляется как семенным, так и вегетативным путем. Установлено, что на прорастание семян и развитие молодых растений благоприятно влияют условия обитания. Выявлена их положительная взаимосвязь с такими факторами как степень увлажнения ($r_s = 0.407$; $p < 0.05$), выровненный рельеф ($r_s = 0.369$; $p < 0.05$), высота снежного покрова ($r_s = 0.408$; $p < 0.05$), общее проективное покрытие травостоя ($r_s = 0.308$; $p < 0.05$). Эти же условия оказывают обратный эффект на особи старого состояния (g_3-s). Установлена обратная корреляция между количеством старых особей (g_3, s) и проективным покрытием ($r_s = -0.544$; $p < 0.05$), увлажнением и величиной снежного покрова ($r_s = -0.446$; $p < 0.05$), числом дней с осадками в течение вегетационного сезона ($r_s = -0.518$; $p < 0.05$). Быстрое отмирание старых особей обуславливает резкий спад в правой части спектра.

В ЦП 3, в петрофитном сообществе на крутом склоне (угол уклона 40°) с подвижным каменистым субстратом, так же как в ЦП 1, пространственное размещение особей групповое, но расстояние между группами меньше, до 40 см. Кроме этого, экологическая плотность ЦП 3 в 3 раза выше. Молодые особи сосредоточены внутри групп под пологом взрослых растений. Практически в равном количестве в ЦП 3 накапливаются виргинильные и молодые генеративные особи (26.3 и 25.4% соответственно). На долю виргинильных особей приходится абсолютный максимум спектра, локальный — на долю субсенильных (17.1%). Формируется бимодальный тип онтогенетического спектра. Такое распределение онтогенетических групп связано с: 1) ранней партикуляцией особей, приводящей к вегетативному размножению уже в виргинильном состоянии; 2) непродолжительным зрелым генеративным состоянием, которое завершается распадом куртины на

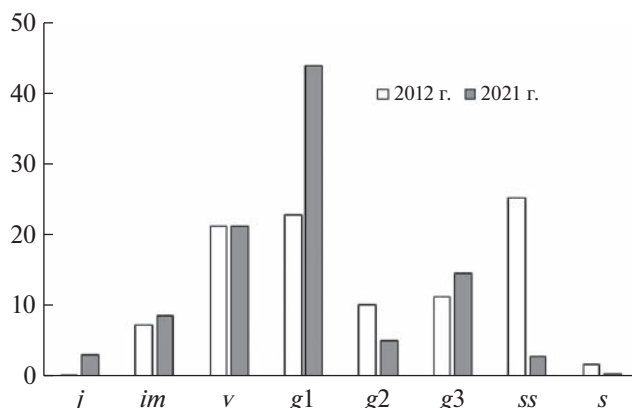


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляции I *Thymus mongolicus* в разные годы исследования. По оси X — онтогенетические состояния, по оси Y — количество особей на единицу площади, % от общего числа.

Fig. 1. Ontogenetic spectra of the *Thymus mongolicus* cenopopulation I in different years of the study. X-axis: ontogenetic states; Y-axis: number of plants per unit area, % of the total number.

быстро стареющие раметы. Статистический анализ показывает взаимосвязь крутизны склона и высокой доли особей вегетативного происхождения ($r_s = 0.544$; $p < 0.05$). Напротив, количество особей семенного происхождения находится в обратной зависимости от крутизны склона ($r_s = -0.408$; $p < 0.05$). Раметы характеризуются низкой жизнеспособностью, они быстро переходят в старое состояние. По классификации “дельта-омега” ЦП 3 переходного типа.

Изменение структуры и демографических показателей ценопопуляции в условиях песчаной степи за 10 лет. Сравнительный анализ данных, полученных в 2012 г. в ЦП 1 (Kolegova, Cheryomushkina, 2015), с современными данными показал незначительные изменения в распределении онтогенетических групп и сходство типов онтогенетических спектров (рис. 1).

Накопление молодых особей и подъем в спектрах в разные годы приходится на группу молодых генеративных особей. Во многом это обусловлено особенностями развития особей *T. mongolicus* в песчаных степях (интенсивное вегетативное размножение, омоложение рамет). Однако, абсолютный максимум ЦП в 2012 г. отмечен на группе субсенильных особей, которые за счет хорошо развитой корневой системы способны длительное время удерживаться в песчаном субстрате. Их накопление в ЦП (25.4% от всего количества) обусловило высокое значение индекса возрастности и переходный тип ЦП (табл. 4).

Увеличение общего проективного покрова травостоя (с 15% в 2012 г. до 30% в 2021 г.) свидетельствует о зарастании песков и их закреплении

Таблица 4. Демографические показатели ценопопуляции в разные годы исследования
Table 4. Demographic indicators of the coenopopulation in different years of the study

Год Year	$P_{\text{экол}}/P_{\text{экол}}$		$P_{\text{ср}}/P_{\text{ср}}$		$I_{\text{в}}/I_{\text{г}}$	$I_{\text{ст}}/I_{\text{а}}$	Δ	V_{Δ}
	М	V	М	V				
2012	87.3	51.6	78.6	64.5	0.66 ± 0.02	0.25 ± 0.05	0.45 ± 0.03	—
2021	13.5	100.6	10.9	120.8	0.81 ± 0.04	0.09 ± 0.04	0.34 ± 0.05	0.011

Примечание. $P_{\text{экол}}$ — экологическая плотность, особь/м², $P_{\text{ср}}$ — средняя плотность, особь/м², M — средняя арифметическая, V — коэффициент вариации, %, $I_{\text{в}}$ — индекс восстановления, $I_{\text{ст}}$ — индекс старения, Δ — индекс возрастности, V_{Δ} — коэффициент скорости развития ценопопуляции; для индексов $I_{\text{в}}$, $I_{\text{ст}}$ и Δ приведены среднее арифметическое значение и доверительный интервал.

Note. $P_{\text{экол}}$ — ecological density, ind./m², $P_{\text{ср}}$ — average density, ind./m², M — arithmetical average, V — coefficient of variation, %, $I_{\text{в}}$ — recovery index, $I_{\text{а}}$ — aging index, Δ — age index, V_{Δ} — the rate of population development, the average and standard deviation are given for indexes $I_{\text{в}}$, $I_{\text{а}}$ and Δ .

(рис. 2). Это благоприятно для молодых особей, абсолютный максимум формируется в левой части спектра. Незначительный подъем на группе старых генеративных (14.6%) и преобладание молодых (73.9%) особей, а также снижение индекса возрастности привело к изменению типа ЦП на зреющую в 2021 г.

Показатель коэффициента скорости развития ЦП 1 за 10 лет исследования ($V_{\Delta} = -0.011$) свидетельствует об ее омоложении в результате интенсивной партикуляции в молодом и зрелом генеративном состояниях. В ценопопуляции происходит накопление в основном молодых генеративных особей (как семенного, так и вегетативного происхождения) и подроста ($I_{\text{в}}$ до 0.81). Экологическая и средняя плотность ценопопуляции за время наблюдения снизилась в 7 раз. Сократилось количество старых особей в 2021 г., о чем свидетельствует индекс старения (табл. 4), а также количество зрелых генеративных особей (в 2012 г. — 10.2%, а в 2021 г. — 5.0%). Выявлена положительная связь между долей зрелых генеративных особей и экологической плотностью

ценопопуляции ($r_s = 0.834$; $p < 0.05$). Вместе с этим, в 2021 г. отмечается резкое колебание числа особей, как на отдельных площадках, так и во всей ценопопуляции, коэффициент вариации превышает 100%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение ценопопуляции как сложной системы, характеризующейся изменением организменных и популяционных параметров, позволяет выявить особенности популяционного поведения вида в разных эколого-ценотических условиях обитания (Zaugol'nova, 1994; Zhukova, 1995). Ранее нами установлено, что для неявиополицентрических видов тимьянов в сообществах петрофитных степей характерны следующие особенности развития: наличие семенного и вегетативного размножения; начало вегетативного размножения в зрелом генеративном состоянии; неглубокое омоложение рамет (до молодого генеративного состояния); длительное зрелое генеративное состояние; партикуляция в старом генеративном состоянии, что обуславливает накопление в ЦП

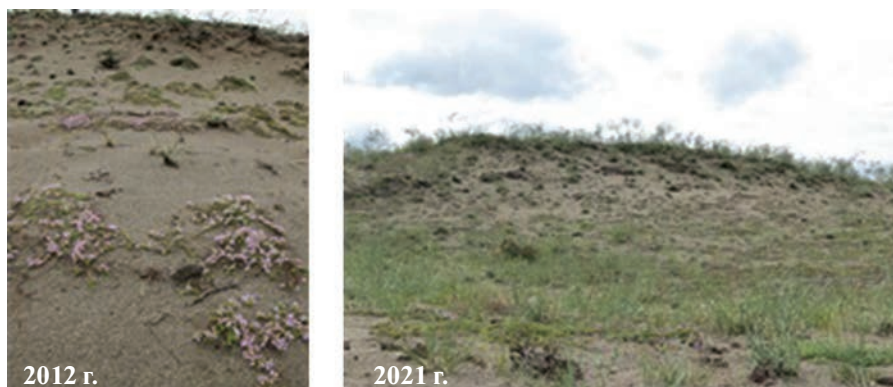


Рис. 2. Ценопопуляция *Thymus mongolicus* в песчаной степи (Центральная Тувинская котловина) в разные годы исследования (фото В.А. Черемушкиной (2012 г.), Е.Б. Таловской (2021 г.)).

Fig. 2. Coenopopulation of *Thymus mongolicus* in the sandy steppe (Central Tuva Depression) in different years of the study (photo of 2012 by Vera Cheryomushkina, that of 2021 by Evgeniya Talovskaya).

молодых и старых особей и бимодальность онтогенетического спектра (Talovskaya, Cheryomushkina, 2017).

Исследование показало, что адаптация особей *T. mongolicus* к разным эколого-ценотическим условиям выражается в поливариантности их развития. В ЦП 1 в песчаной степи онтогенез особей непродолжительный, отмечается выпадение зрелого генеративного состояния и ранняя партикуляция, приводящая к вегетативному размножению уже в виргинильном состоянии. Накопление молодых особей в песчаной степи происходит под пологом материнского растения и обусловлено благоприятным режимом увлажнения, накопление старых — конкуренцией за ресурсы среды. В ЦП 3 в условиях петрофитной высокогорной степи отмечается сходство онтогенеза, однако накопление молодых и старых особей обусловлено крутизной склона и усилением механического повреждения скелетных осей. Поливариантность развития особей в ЦП 1 и 3 способствует накоплению молодых и старых особей и сохранению бимодального типа онтогенетического спектра.

В ЦП 2 на остепненном лугу начальные этапы развития особей *T. mongolicus* соответствуют этапам, ранее описанным для неявнополицентрических тимьянов, при этом выявлены факторы, обуславливающие накопление молодых особей в ценопопуляции: увлажнение, выровненный рельеф, высота снежного покрова, общее проективное покрытие травостоя. Поливариантность развития особей в ЦП 2 выражается в сокращении длительности старого генеративного состояния и быстром отмирании старых особей. Флуктуационный характер развития ЦП 2 на остепненном лугу при высоком общем проективном покрытии травостоя определяется изменениями, при которых меняется тип онтогенетического спектра с бимодального на левосторонний и резко сокращается доля особей старого состояния.

Сравнение ряда демографических параметров ЦП 1 за 10 лет (2012–2021 гг.) показало, что ее онтогенетическая структура испытывает незначительные флуктуации, которые выражаются в чередовании процессов старения (в 2012 г.) и омоложения (в 2021 г.). Омоложение ценопопуляции в 2021 г. происходит за счет интенсивной партикуляции в молодом и зрелом генеративных состояниях и совпадает с более благоприятным режимом увлажнения. Выявленные черты не приводят к смене типа ценопопуляции и свидетельствуют об ее устойчивом состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У особей *T. mongolicus* в разных эколого-ценотических условиях обитания в Тыве (Центрально-Тувинская котловина, берег р. Малый Енисей,

хребет Западный Танну-Ола) проявляется поливариантность развития, связанная с сокращением длительности онтогенеза или отдельными онтогенетическими состояниями, вегетативным размножением и омоложением рамет. Выявлены основные факторы экотопа, приводящие к возникновению поливариантности: в песчаной степи — режим увлажнения, в высокогорной петрофитной степи — крутизна склона. В ценопопуляциях происходят колебания доли молодых и старых особей, тип онтогенетического спектра бимодальный. На остепненном лугу поливариантность развития особей зависит от режима увлажнения и общего проективного покрытия травостоя. В ценопопуляции меняется тип онтогенетического спектра с бимодального на левосторонний и резко сокращается доля особей старого состояния. Изменения признаков ценопопуляций, обусловленные особенностями развития особей в конкретных условиях обитания, следует рассматривать в качестве организменных и популяционных механизмов адаптации, поддерживающих устойчивое состояние ценопопуляций *T. mongolicus* в условиях Тывы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9, а также в рамках проекта № FSUS-2021-0012 “Экосистемы травяных сосновых и мелколиственных лесов как регуляторы азотного и углеродного баланса в лесостепном ландшафте Западной Сибири”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. — *Frontiers in Plant Science*. 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Das D.S., Rawat D.S., Maity D., Dash S.S., Sinha B.K. 2020. Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. — *Taiwania*. 65: 154–162. <https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.154>
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. Wiley. 550 p.
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. — *International Journal of Climatology*. 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: *Материалы II Всерос. популяцион. семинара “Жизнь популяций в гетерогенной среде”*. Йошкар-Ола. С. 146–149.

- Harper J.L., White J. 1971. The dynamics of plant populations. — In: Dynamics of populations proceedings of the advanced study institute on “Dynamics of numbers in populations”. Wageningen. P. 41–63.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis report: contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Intergovernmental panel on climate change, Geneva, Switzerland. <https://www.ipcc.ch/report/ar5/>
- [Klokov] Клоков М.В. 1954. Род *Thymus* L. — Тимьян. — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М., Л. С. 470–591.
- Korotkov V.N. 2017. Basic concepts and methods of restoration of natural forests in Eastern Europe. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-1>
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2015. Ontogenetic structure and assessment of state of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) coenopopulations in Southern Siberia. — Contemporary Problems of Ecology. 8 (2): 155–161. <https://doi.org/10.1134/S1995425515020079>
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. М. 2. 376 с.
- Orlovsky N.S., Zonn I.S., Kostianoy A.G., Zhiltsov S.S. 2019. Climate change and water resources in Central Asia. — The Herald of the Diplomatic Academy of the MFA of Russia. Russia and the World 1. P. 57–75.
- [Revushkin] Ревушкин А.С. 1988. Высокогорная флора Алтая. Томск. 320 с.
- gp5.ru. Погода в 243 странах мира. https://gp5.ru/Погода_в_мире (дата обращения: 03.03.2022).
- [Samdan, Kurbatskaya] Самдан А.М., Курбатская С.С. 2011. Флора и растительность песчаных ландшафтов Тывы. — В сб.: Матер. Всерос. конф. “Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы”. Санкт-Петербург. Т. 1. С. 225–227.
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York. 312 p.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 2010. Основные понятия экологии экосистем с позиции популяционной парадигмы. — В сб.: Матер. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием “Принципы и способы сохранения биоразнообразия”. Йошкар-Ола. С. 46–48.
- [Smirnova, Toropova] Смирнова О.В., Торопова Н.А. 2016. Потенциальная растительность и потенциальный экосистемный покров. — Успехи современной биологии. 136 (2): 199–211.
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2017. State of *Thymus* coenopopulations in the southern Siberia. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-4>
- Talovskaya E.B., Komarevtseva E.K. 2021. Morphogenesis of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. — In: BIO Web Conf. “Problems of Industrial Botany of Industrially Developed Regions 2021”. 31. 00027. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100027>
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 216 с.
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 216 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zhukova] Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б. 1985. Введение. — В кн.: Динамика ценопопуляций. М. С. 3–9.

STATE OF COENOPOPOPULATIONS OF *THYMUS MONGOLICUS* (LAMIACEAE) DEPENDING ON ENVIRONMENTAL CONDITIONS

E. B. Talovskaya^{a,b,#}, V. A. Cheryomushkina^{a,##}, A. Yu. Astashenkov^{a,b,###}, and N. I. Gordeeva^{a,####}

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

^bNovosibirsk National Research State University
Pirogova Str., 2, Novosibirsk, 630090, Russia

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

^{##}e-mail: cher.51@mail.ru

^{###}e-mail: astal@bk.ru

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

The application of the concept of population organization of ecosystems is an integral part in assessing the state of plant populations, as well as in modeling the response of vegetation to climate change. In this regard, it is especially important to focus on the plant species which are widespread in different habitat conditions, the study of their populations will reveal the range of adaptive capabilities of the species at different levels of organization (organismic, populational). One of such species is *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., an implicitly polycentric dwarf shrub, widely distributed in different environmental conditions of Tuva. The aim of the work is to study the features of the development and ontogenetic structure of *T. mongolicus* coenopopulations in different environmental conditions of Tuva.

Three coenopopulations (CP) were studied: in a sandy steppe on a plain (51°34'55.6"N, 94°21'25.5"E), in a steppified meadow along the river bank (51°18'26.4"N, 95°50'45.7"E), in a petrophytic high-altitude steppe on a talus slope (50°31'55.6"N, 91°07'25.5"E). The polyvariance of individual development, the ontogenetic structure of CP, the type of the ontogenetic spectrum of CP, the type of CP, the ecological and average density of CP, demographic parameters (recovery index, aging index, efficiency and age indexes, the rate of population development) were analyzed (Uranov, 1975; Tsenopopulatsii..., 1976, 1988; Zhukova, 1995; Zhi-votovskiy, 2001). The variability of population traits in different years of the study (2012 and 2021) was analyzed in the CP in the sandy steppe. Spearman's correlogram was used to study the interrelationships between the traits of coenopopulations and environmental conditions.

In this research we revealed that a bimodal type of the ontogenetic spectrum with an absolute maximum on individuals of the young generative state (44.1%) is formed in the CP located in the sandy steppe. According to the peculiarities of the *T. mongolicus* development in the conditions of sandy steppes, the accumulation of individuals of a young generative state is associated with intensive vegetative reproduction. It was also revealed that their number increases with an increase in the amount of precipitation during the growing season, the height of the snow cover and the projective cover of the herbage. Due to increased competition for environmental resources, later on there is a rapid transition of young generative individuals to the old generative state, a second maximum is formed in the right part of the spectrum. The bimodal type of the ontogenetic spectrum is also formed in the CP located in the conditions of a petrophytic community on a steep slope (angle 40°) with a mobile rocky substrate. Virginal and young generative individuals accumulate in almost equal numbers (26.3% and 25.4%, respectively). Statistical analysis shows a relationship between the slope steepness and a high proportion of individuals of vegetative origin, and on the contrary, the number of individuals of seed origin is in inverse relation to the slope steepness. Ramets are characterized by low viability, they quickly pass into a subsenile state. In the CP in the conditions of a steppified meadow community, a left-sided type of the ontogenetic spectrum is formed. The maximum in the spectrum is accounted for young generative individuals. A strong positive relationship was revealed between the number of young individuals and such factors as the amount of precipitation during the growing season, leveled relief, static soil substrate, snow cover height, total projective cover of the herbage.

It is established that fluctuations occurring in different years in the CP located in the sandy steppe are expressed in the alternation of the processes of aging (in 2012) and rejuvenation (in 2021). The rejuvenation of the CP in 2021 occurs due to intensive particulation in young and mature generative states and coincides with a more favorable humidification regime. In addition, there is a decrease in ecological and average density due to a decrease in the proportion of old individuals over the past 10 years.

The revealed changes in the characteristics of coenopopulations due to the peculiarities of the development of individuals in specific habitat conditions should be considered as organismic and populational adaptation mechanisms that support the stable state of *T. mongolicus* coenopopulations in Tuva.

Keywords: biomorph, coenopopulation, ontogenetic structure, habitat conditions, *Thymus*

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out with the support from the project of the State Assignment of Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (No. AAAA21-121011290026-9), and partially with the support of the FSUS-2021-0012 project "Ecosystems of grassy pine and small-leaved forests as regulators of nitrogen and carbon balance in the forest-steppe landscape of Western Siberia".

REFERENCES

- Anthelme F., Cavieres L.A., Dangles O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. — *Frontiers in Plant Science*. 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Das D.S., Rawat D.S., Maity D., Dash S.S., Sinha B.K. 2020. Species richness patterns of different life-forms along altitudinal gradients in the Great Himalayan National Park, Western Himalaya, India. — *Taiwania*. 65: 154–162. <https://doi.org/10.6165/tai.2020.65.154>
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. Wiley. 550 p.
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. — *International Journal of Climatology*. 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On the assessment of the parameters of the age structure of plant populations]. — In: *Materials II Vseros. population. seminar "The life of populations in a heterogeneous environment"*. Yoshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Harper J.L., White J. 1971. The dynamics of plant populations. — In: *Dynamics of populations proceedings of the advanced study institute on "Dynamics of numbers in populations"*. Wageningen. P. 41–63.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis report: contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Intergovernmental panel on climate change, Geneva, Switzerland. <https://www.ipcc.ch/report/ar5/>
- Klokov M.V. 1954. Rod *Thymus* L. — Tim'yan [Genus *Thymus* L.]. — In: *Flora SSSR*. Vol. 21. Moscow; Leningrad. P. 470–590 (In Russ.).

- Korotkov V.N. 2017. Basic concepts and methods of restoration of natural forests in Eastern Europe. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-1>
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2015. Ontogenetic structure and assessment of state of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) coenopopulations in Southern Siberia. — Contemporary Problems of Ecology. 8 (2): 155–161. <https://doi.org/10.1134/S1995425515020079>
- Odum Yu. 1986. Ekologiya [Ecology]. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Orlovsky N.S., Zonn I.S., Kostianoy A.G., Zhiltsov S.S. 2019. Climate change and water resources in Central Asia. — The Herald of the Diplomatic Academy of the MFA of Russia. Russia and the World 1. P. 57–75.
- Revyshkin A.S. 1988. Vysokogornaya flora Altaya [Alpine flora of Altai]. Tomsk. 320 p. (In Russ.).
- Rp5.ru. Weather for 243 countries of the world. https://rp5.ru/Weather_in_the_world (accessed: 3 March 2022).
- Samdan A.M., Kurbatskaya S.S. 2011. Flora and vegetation of sandy landscape in Tuva. — In: Mater. vseros. konf. “Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vekhi i perspektivy”. Sankt-Petersburg. Vol. 1. P. 225–227 (In Russ.).
- Siegel S., Castellan N.J. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York. 312 p.
- Smirnova O.V. 2010. Osnovnye ponyatiya ekologii s pozitsii populyatsionnoy paradigmy [Basic concepts of ecosystem ecology from the perspective of the population paradigm.]. — In: Mater. IV vseros. nauch. konf. s mezhdunarodnym uchastiem “Principles and methods of biodiversity conservation”. Ioshkar-Ola. P. 46–48 (In Russ.).
- Smirnova O.V., Toropova N.A. 2016. Potential vegetation and potential ecosystem cover. — Uspekhi sovremennoy biologii. 136 (2): 199–211 (In Russ.).
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2017. State of *Thymus* coenopopulations in the southern Siberia. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-3-4>
- Talovskaya E.B., Komarevtseva E.K. 2021. Morphogenesis of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia. — In: BIO Web Conf. “Problems of Industrial Botany of Industrially Developed Regions 2021”. 31. 00027. <https://doi.org/10.1051/bio-conf/20213100027>
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plant (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plant (basic concepts and structure)]. 1988. Moscow. 182 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoenopopulation as a function of time and energy wave processes]. — Biologicheskie nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Zaugol’nova L.B. 1994. Struktura populyatsii semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant population and related monitoring problems]: Abstr. Doct. Diss. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. — Russian Journal of Ecology. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn’ rasteniy [Population life of plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Zaugol’nova L.B. 1985. Vvedenie [Introduction]. — In: Dinamika tsenopopulyatsii. Moscow. P. 3–9 (In Russ.).

ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ *RANUNCULUS ACRIS* (RANUNCULACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. В. Н. Годин^{1,2,*}

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

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

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

Поступила в редакцию 12.10.2022 г.

После доработки 23.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Изучена гинодиэция у кистекорневого поликарпического растения *Ranunculus acris* L. в Московской области. Установлено, что *R. acris* образует три типа цветков, различающиеся степенью развития андроеца: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), частично андростерильные (часть тычинок представлено стаминодиями, образующими стерильную пыльцу) и пестичные (крайняя степень редукции тычинок и полное отсутствие фертильной пыльцы). По изученным морфологическим параметрам эти цветки образуют размерный ряд от самых крупных обоеполых до наиболее мелких пестичных. Каждый тип цветка формируется на отдельных особях. В половом спектре 10 исследованных ценопопуляций доля особей с обоеполыми цветками варьирует от 43.9 до 53.0%, с частично андростерильными цветками — от 45.5 до 54.4%. Особи с пестичными цветками всегда встречаются крайне редко (1.5–2.0%). Выявлено, что за три года наблюдений (2020–2022) особи разных половых форм не меняли пол цветков, и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

Ключевые слова: *Ranunculus acris*, гинодиэция, морфология цветка, половой спектр, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813622120031, **EDN:** EHRWJK

Ranunculus L. — обширный род семейства Ranunculaceae, который насчитывает до 600 видов, встречающихся во всех географических зонах — от арктических тундр до пустынь и от низкогорий до альпийских поясов (Prantl, 1891; Tamura, 1993). Традиционно цветки его представителей характеризуют как обоеполые (Ovczinnikov, 1937; Benson, 1948). Тем не менее, у целого ряда лютиков выявлены разные формы половой дифференциации: гиномоноэция, гинодиэция, андромоноэция, андроэция (Schulz, 1890; Knuth, 1898; Demyanova, 2011, 2013). Например, по данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2011), в локальных флорах Урала доля видов этого рода с раздельнополыми цветками (андромоноэция и гинодиэция) составляет 18.8%. Предварительный подсчет участия лютиков с однополыми цветками во флоре Московской области (неопубликованные данные), с учетом заносных видов, показал, что для 9 видов из 21 (42.9%) характерны разные половые формы, из которых наиболее распространена гинодиэция. К сожалению, других сведений о представленности разных половых типов цветков у видов рода *Ranunculus* не обнаружено.

В качестве объекта исследования выбран *Ranunculus acris* L. (лютик едкий) — кистекорневое поликарпическое растение с эпигеогенным коротким корневищем, гемикриптофит (Rabotnov, Saurina, 1971). Это широко распространенный европейский мезофильный вид, свойственный лесной и лесостепной зонам (Jelenevsky, Derviz-Sokolova, 1981). Встречается в европейской части России, по всей Европе (за исключением Португалии, Сицилии, Швеции), на Кавказе, в Западной Сибири, в Средней, Северной и Южной Азии, в Северной Америке (Ovczinnikov, 1937; Tzvelev, 2001). Обитает в светлых лесах, на различных, особенно послелесных лугах (часто массово), у дорог и в других антропогенно нарушенных местообитаниях, в лесостепной полосе чаще на лугах в долинах рек (Harper, 1957; Jelenevsky, Derviz-Sokolova, 1981).

У *R. acris* описаны разные половые формы на территории Англии и Германии (Whitelegge, 1878; Schulz, 1890; Knuth (1898; Parkin, 1929a, b; Marsden-Jones, Turrill, 1929a, b, 1935, 1952) и под Санкт-Петербургом (Sorokin, 1927): гиномоноэция, гинодиэция и диэция. Т. Whitelegge (1878)

впервые сообщает о наличии гинодиэзии у *R. acris*. Позднее А. Schulz (1890), а вслед за ним Р. Knuth (1898), цитируя работу Whitelegge, почему-то говорят о гиномоноэзии у этого вида. Скорее всего, это можно считать курьезной ошибкой, поскольку дальнейшие исследователи никогда больше не описывали такую форму половой дифференциации у *R. acris*. Детальное изучение морфологических особенностей, проведенное Е.М. Marsden-Jones и W.B. Turrill (1929a, b, 1935, 1952), выявило существование у *R. acris* в Англии непрерывного ряда цветков от “нормальных” обоеполых до чисто пестичных. Ими описано пять типов цветков: 1) обоеполые (с фертильными тычинками и плодолистиками); 2) обоеполые с фертильными плодолистиками, но со слегка редуцированными тычинками, образующими меньше фертильной пыльцы; 3) обоеполые с фертильными плодолистиками, но с редуцированными тычинками, дающими незначительное число фертильных пыльцевых зерен; 4) пестичные (с сильно редуцированными тычинками, без фертильной пыльцы, с функционирующими плодолистиками); 5) бесполое (без функционирующих тычинок и плодолистиков). Кроме того, Parkin (1929a, b) обнаружил тычиночные цветки, образующие обильную жизнеспособную пыльцу, но без функционирующих плодолистиков. Интересно отметить, что этот автор описал и существенные морфологические отличия тычиночных цветков: их лепестки очень узкие и в целом по внешнему виду напоминали цветки *Ranunculus ficaria* L. Насколько известно из литературы, это единственное упоминание о тычиночных цветках *R. acris*. В локальных флорах Урала Демьяновой (Demyanova, 2011) показано, что для *R. acris* характерна гинодиэзия. Следовательно, учитывая анализ литературных данных, скорее всего наиболее распространенным вариантом половой дифференциации (кроме гермафродитизма) у этого вида можно считать гинодиэзию. Однако, все авторы, описывавшие половой полиморфизм у *R. acris*, не определяли соотношение особей с разными типами цветков в популяциях, ограничиваясь лишь упоминанием о “редкости” или “большой редкости” женских особей. В связи с этим цель данной работы — изучение полового полиморфизма *Ranunculus acris* в Московской области и выявление полового спектра его популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения половой дифференциации цветков *R. acris* собран в 2021 г. в естественных условиях Московской области (ценопопуляция 1 — ЦП 1). Всего изучено по 100 цветков каждой половой формы. С отдельной особи проанализировано по 5 цветков. Всего в ЦП 1

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 и 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Произведены измерения следующих частей цветка: диаметр чашечки, длина и ширина чашелистиков, диаметр венчика, длина и ширина лепестков, число фертильных тычинок и/или стаминодиев, длина тычиночных нитей, длина и ширина пыльников фертильных тычинок и стаминодиев, число плодолистиков, длина и ширина завязи, длина рыльца.

Для определения качества пыльцы использован метод окрашивания ацетокармином. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10. Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300—500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполых и 100 частично андростерильных цветков 20 особей разного пола. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено на тех же препаратах. Измерение проведено 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 2020 по 2022 г. изучена половая структура 10 ценопопуляций (ЦП) *R. acris* в разных растительных сообществах на территории Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Таволгово-разнотравный луг. Общее проективное покрытие (ОПП) — 95%, проективное покрытие вида (ППВ) — 5%. Доминанты: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Carex cespitosa* L., *Galium uliginosum* L., *Myosotis palustris* (L.) Hill, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.

ЦП 2. МО, Истринский р-н, окр. г. п. Нахабино. Разреженный ельник с таволгово-разнотравным травостоем. ОПП — 75%, ППВ — 2%. Доминанты: *Picea abies* (L.) Karst., *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Rubus saxatilis* L., *Fragaria vesca* L.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых, частично андростерильных и пестичных цветков *Ranunculus acris* в Московской области**Table 1.** Values of *Ranunculus acris* morphological features of bisexual, partially male-sterile and pistillate flowers

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	b	10–16	12.4 ± 0.9	1.014*
	ms	9–14	11.2 ± 0.8	4.102**
	p	8–9	8.6 ± 0.2	3.250***
Длина чашелистиков, мм Sepal length, mm	b	4.7–6.0	5.3 ± 0.21	0.608
	ms	4.5–5.8	5.1 ± 0.18	7.111
	p	3.7–3.9	3.8 ± 0.02	7.158
Ширина чашелистиков, мм Sepal width, mm	b	2.9–3.8	3.3 ± 0.2	0.357
	ms	2.8–3.7	3.2 ± 0.2	4.577
	p	2.2–2.5	2.3 ± 0.1	5.204
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b	15–22	18.6 ± 1.3	0.710
	ms	14–20	17.4 ± 1.1	5.019
	p	10–13	11.4 ± 0.6	4.841
Длина лепестков, мм Petal length, mm	b	8.0–11.4	9.2 ± 0.6	0.691
	ms	7.4–9.7	8.7 ± 0.5	4.944
	p	5.5–6.6	6.0 ± 0.2	5.232
Ширина лепестков, мм Petal width, mm	b	7.2–9.8	8.1 ± 0.4	1.089
	ms	7.0–8.8	7.6 ± 0.3	5.256
	p	4.6–4.9	4.8 ± 0.1	9.393
Число фертильных тычинок, шт. Number of fertile stamens, pcs.	b	40–80	63.2 ± 3.7	6.606
	ms	12–37	24.0 ± 4.6	
Число стаминодиев, шт. Number of staminodes, pcs.	ms	28–40	30.4 ± 3.9	7.574
	p	36–78	62.2 ± 3.9	
Длина тычиночных нитей, мм Length of filaments, mm	b	1.4–2.2	1.8 ± 0.2	0.599
	ms	1.3–2.1	1.7 ± 0.2	8.171
	p	0.1–0.2	0.2 ± 0.1	9.808
Длина пыльников фертильных тычинок, мм Length of anthers of fertile stamens, mm	b	1.27–1.32	1.29 ± 0.01	1.348
	ms	1.25–1.30	1.27 ± 0.01	
Ширина пыльников фертильных тычинок, мм Width of anthers of fertile stamens, mm	b	0.79–1.10	0.91 ± 0.05	0.631
	ms	0.75–1.00	0.87 ± 0.04	
Длина пыльников стаминодиев, мм Length of staminode anthers, mm	ms	1.35–1.45	1.40 ± 0.02	47.361
	p	0.30–0.35	0.32 ± 0.01	
Ширина пыльников стаминодиев, мм Width of staminode anthers, mm	ms	0.85–0.95	0.89 ± 0.02	33.000
	p	0.20–0.25	0.23 ± 0.01	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, mkm	b	24.0–30.2	27.8 ± 0.6	0.471
	ms	23.8–30.0	27.4 ± 0.6	
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	93.1–99.3	97.6 ± 1.2	0.452
	ms	92.3–98.4	96.8 ± 1.3	
Число плодолистиков, шт. Number of carpels, pcs.	b	25–50	41.3 ± 3.5	0.097
	ms	24–52	40.8 ± 3.8	0.157
	p	28–54	42.1 ± 3.7	0.245

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Длина завязи, мм Length of ovary, mm	b	1.2–1.4	1.28 ± 0.03	0.899
	ms	1.1–1.3	1.24 ± 0.03	12.838
	p	0.8–0.9	0.87 ± 0.01	10.681
Ширина завязи, мм Width of ovary, mm	b	0.8–1.1	0.85 ± 0.05	0.700
	ms	0.7–1.0	0.80 ± 0.05	4.298
	p	0.6–0.7	0.63 ± 0.01	3.260
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	b	0.21–0.30	0.25 ± 0.01	1.217
	ms	0.20–0.28	0.23 ± 0.01	7.455
	p	0.15–0.18	0.17 ± 0.01	4.596

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, **полужирным** шрифтом выделены значения критерия Стьюдента, показывающие наличие достоверных различий, b – обоеполые, ms – частично андростерильные, p – пестичные цветки. * – различия между обоеполыми и частично андростерильными цветками, ** – между обоеполыми и пестичными цветками, *** – между частично андростерильными и пестичными цветками.

Note. Min–max – minimum and maximum values of feature; M – mean value; m – mean error, **bold font** indicates the values of the Student's t-test showing the significant differences, b – bisexual, ms – partially male-sterile, and p – pistillate flowers. * – the differences between bisexual and partially male-sterile flowers, ** – the differences between bisexual and pistillate flowers, *** – the differences between partially male-sterile and pistillate flowers.

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. г. п. Нахабино. Ельник лещиновый. ОПП – 65%, ППВ – 1%. Доминанты: *Picea abies*, *Corylus avellana* L., *Oxalis acetosella* L., *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L.

ЦП 4. МО, Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Костянично-вейниковый ельник. ОПП – 70%, ППВ – 2%. Доминанты: *Picea abies*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Rubus saxatilis*, *Convallaria majalis* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Oxalis acetosella*, *Solidago virgaurea* L., *Paris quadrifolia* L.

ЦП 5. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Заросли с преобладанием *Salix myrsinifolia*. ОПП – 60%, ППВ – 3%. Доминанты: *Salix cinerea* L., *S. pentandra* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Geum rivale* L., *Angelica sylvestris* L., *Viola palustris* L., *Geranium palustre* L. и *Ranunculus acris*.

ЦП 6. МО, Истринский р-н, окр. г. п. Нахабино. Лесной суходольный разнотравно-злаковый луг. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Fragaria viridis* Duch., *Vicia cracca* L., *Galium verum* L.

ЦП 7. МО, городской округ Подольск, окр. с. Александровка. Остепненный суходольный разнотравно-злаковый луг. ОПП – 95%, ППВ – 2%. Доминанты: *Dactylis glomerata*, *Elymus caninus* (L.) L., *Phleum pratense* L., *Galium verum*, *Artemisia vulgaris* L., *Vicia cracca*.

ЦП 8. МО, городской округ Домодедово, окр. ст. Ленинская. Остепненный суходольный злако-

во-разнотравный луг. ОПП – 98%, ППВ – 3%. Доминанты: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Fragaria viridis*, *Vicia cracca*, *Galium verum*.

ЦП 9. МО, Одинцовский р-н, окр. с. Успенское. Разнотравно-злаковый полидоминантный остепненный луг. ОПП – 95%, ППВ – 1.5%. Доминанты: *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Medicago falcata* L., *Fragaria viridis*, *Vicia sepium* (L.) Moench.

ЦП 10. МО, Рузский р-н, окр. д. Дубки. Лесной суходольный разнотравно-злаковый луг. ОПП – 90%, ППВ – 1%. Доминанты: *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Fragaria viridis*, *Trifolium pratense* L., *Vicia cracca*, *Galium verum*.

В исследованных ЦП регулярным способом на трансектах закладывались учетные площадки размером 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 60 м², что зависело от численности особей изучаемого вида. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные особи *R. acris* во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 100 до 500 особей генеративного периода.

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 5) проведен анализ полового спектра в течение трех лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей разных половых форм. Для этого в ЦП 1 в 2020 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в даль-

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus acris* в Московской области
Table 2. Sex ratio in populations of *Ranunculus acris* in Moscow region

№ ЦП Number of populations	Число особей, шт. Number of individuals	Соотношение особей (в %) с Sex ratio of plants with, %		
		обоеполыми цветками perfect flowers	частично андростерильными цветками partially male-sterile flowers	пестичными цветками pistillate flowers
1	500	47.8 ± 2.2	50.4 ± 2.2	1.8 ± 0.6
2	344	52.0 ± 2.7	46.5 ± 2.7	1.5 ± 0.6
3	384	48.1 ± 2.5	50.3 ± 2.6	1.6 ± 0.6
4	347	47.0 ± 2.7	51.3 ± 2.7	1.7 ± 0.7
5	334	50.6 ± 2.7	47.6 ± 2.7	1.8 ± 0.7
6	132	53.0 ± 4.3	45.5 ± 4.3	1.5 ± 1.1
7	180	43.9 ± 3.7	54.4 ± 3.7	1.7 ± 0.9
8	177	46.3 ± 3.7	52.0 ± 3.8	1.7 ± 0.9
9	197	47.2 ± 3.6	50.8 ± 3.6	2.0 ± 1.0
10	202	49.5 ± 3.5	49.0 ± 3.5	1.5 ± 0.8

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

Note. M – mean value; m – mean error.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Ranunculus acris* в разные годы исследования
Table 3. Sex ratio in populations of *Ranunculus acris* in different years

Год Year	Число особей Number of individuals	Соотношение особей с, % Sex ratio of plants with, %			G	P
		обоеполыми цветками perfect flowers	частично андростериль- ными цветками partially male-sterile flowers	пестичными цветками pistillate flowers		
ЦП 1/Population 1						
2020	479	48.2 ± 2.3	50.1 ± 2.3	1.7 ± 0.6	0.059	0.971
2021	500	47.8 ± 2.2	50.4 ± 2.2	1.8 ± 0.6		
2022	472	47.8 ± 2.3	50.4 ± 2.3	1.8 ± 0.6		
ЦП 5/Population 5						
2020	353	50.4 ± 2.7	47.6 ± 2.7	2.0 ± 0.7	0.073	0.964
2021	334	50.6 ± 2.7	47.6 ± 2.7	1.8 ± 0.7		
2022	291	50.9 ± 2.9	47.4 ± 2.9	1.7 ± 0.8		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде M , где M – среднее арифметическое значение признака; G – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм; P – достоверность различий.

Note. M – mean value, G – G-test, P – significance of differences.

нейшем 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 ЦП использован критерий G . Величина G распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы

вычисляется по формуле $df = (k - 1) \times (m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП; m – число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus acris* показало, что этот вид образует три типа

цветков: обоеполые, частично андростерильные и пестичные.

Обоеполые цветки. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: как правило, пентамерные в чашечке и венчике, полимерные в андроеце и гинецеце. Цветоложе сильно выпуклое, голое. Чашечка обычно из 5 свободных желто-зеленых яйцевидных чашелистиков, горизонтально распростертых, опушенных прижатыми простыми светлыми одноклеточными волосками. Почкосложение элементов чашечки и венчика варьирует. Наиболее распространенный вариант — пятерное полуприкрывающее, когда из пяти членов чашечки и венчика два наружных свободны, у третьего прикрыт один край, а у четвертого и пятого прикрыты оба края. Венчик из 5 (иногда из 6) широко обратнойяйцевидных, золотисто-желтых лепестков, в основании с нектарной ямкой, прикрытой чешуйкой. Над ямкой расположено более светлое пятно — указатель нектара. Лепестки сверху глянцевого, снизу матовые. Как показал Н. Kugler (1970), глянец обусловлен маслянистыми каплями в клетках верхнего эпидермиса и блестящим тапетумом, действующим как отражатель.

Андроец полимерный. Тычинки свободные, расположены по спирали, прикреплены основанием к цветоложу, дуговидно изогнуты к вертикальной оси цветка, почти равные (наружные немного длиннее внутренних), короче венчика, все фертильные. Пыльники 4-гнездные, овальные, желтые, сидячие, неподвижные, верхушечные, равные у всех тычинок, вскрываются экстрорзно продольной щелью. Тычиночные нити незначительно кверху утолщающиеся, длинные, тонкие, связники довольно тонкие в сравнении с пыльниками. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 2-клеточные, сфероидальные, желтые, образуются в большом числе. Фертильность пыльцы высокая (от 93.1 до 99.3%).

Гинецей полимерный, апокарпный. Плодолистики расположены по спирали, мелкие с очень коротким, почти прямым, тупым, сдвинутым носиком (стилодий). Завязи в очертании округло-треугольные, сплюснутые. Рыльца избегающие по брюшному шву, при созревании покрыты сочками, имеющими маслянистый блеск.

Частично андростерильные цветки. Различий в строении околоцветника, андроеца и гинецеца между обоеполыми и частично андростерильными цветками не выявлено. Однако последние отличаются наличием в составе андроеца стаминодиев — видоизмененных тычинок, которые образуют немногочисленные, полностью стерильные пыльцевые зерна. По внешнему виду даже в полевых условиях достаточно легко отличить фертильные и стерильные тычинки по следующим признакам. 1. Стерильные тычинки занимают пе-

риферическое положение в андроеце, в то время как фертильные тычинки расположены во внутренних витках спирали. 2. Пыльники стаминодиев светло-желтого цвета, а пыльники фертильных тычинок — ярко-желтые. 3. Пыльники стаминодиев линейной формы, с хорошо выраженным, более широким связником, более длинные, чем пыльники фертильных тычинок, имеющие овальную форму и довольно тонкий связник.

Сравнение размерных показателей обоеполых и частично андростерильных цветков показывает следующее (табл. 1). Обоеполые цветки и их составные части, как правило, больше, чем у андростерильных, однако различия статистически недостоверны. Другими словами, только по размерам венчика отличить эти два типа цветков в полевых условиях невозможно. Исключение составляет только один признак — число фертильных тычинок, которых всегда достоверно больше в обоеполых цветках, чем в андростерильных.

Пестичные цветки. В околоцветнике и гинецеце не выявлено структурных различий между обоеполыми, частично андростерильными и пестичными цветками. В пестичных цветках наблюдается крайняя редукция тычинок, которые почти незаметные, расположены по периферии гинецеца. Пестичные цветки по размерам всех исследованных признаков статистически меньше, чем аналогичные параметры обоеполых и андростерильных цветков (табл. 1). Исключение составляет только один признак — число плодolistиков, по которому все три типа цветков достоверно не различаются.

Половая структура ценопопуляций. Изучение характера распределения обоеполых, частично андростерильных и пестичных цветков у *R. acris* показало, что каждый тип цветка характерен строго для отдельной особи. Следовательно, *R. acris* — гинодиэичный вид, поскольку с функциональной точки зрения частично андростерильные цветки с функционирующими тычинками и плодolistиками выполняют роль обоеполых. Однако, в ценопопуляциях отмечается разная частота встречаемости этих трех типов особей (табл. 2). Как показали проведенные исследования (табл. 2), в половом спектре ценопопуляций *R. acris* примерно с одинаковой и высокой частотой встречаются особи, образующие обоеполые (от 43.9 до 53.0%) и частично андростерильные цветки (от 45.5 до 54.4%). Напротив, особи с пестичными цветками крайне редки (их доля варьирует от 1.5 до 2.0%).

Этикетированные особи с разными типами цветков за трехлетний период наблюдений не показали смены пола своих цветков. У особей *R. acris* разных половых форм не зарегистрировано ни одного случая появления цветков противополож-

ного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (№ 1 и 5) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.059-0.073$ при $P > 0.964$) (табл. 3). Половая структура ЦП *R. acris* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров, характеризующих данный вид на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Ranunculus acris* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме гинодиэтии, а также широким размахом варьирования счетных и мерных показателей частей цветков. Такая высокая изменчивость признаков характерна как для вегетативных органов данного вида (Efimik, Polina, 2005), так и для генеративных, что описано ранее в литературе другими исследователями в основном на территории Великобритании. Например, по сведениям O.V.S. Heath и B. Orchard (1957) число лепестков у *R. acris* варьировало от 4 до 30. Согласно данным E.J. Salisbury (1919) отмечено разнообразие числа всех структурных элементов цветка: чашелистиков (от 5 до 12), лепестков (от 5 до 13), тычинок (от 44 до 167) и плодолистиков (от 14 до 83). Кроме того, варьирование характера почкосложения элементов венчика у этого вида подробно описал L.A.M. Riley (1923), показавший наличие четырех разных типов листосмыкания лепестков, которые могут одновременно встречаться даже в пределах одной особи.

Несмотря на широкий диапазон изменчивости как счетных, так и мерных показателей цветков *R. acris*, тем не менее четко выделяются три типа цветков — обоеполые, частично андростерильные и пестичные — различающиеся степенью развития андроеца и размером структурных элементов. Если для ряда семейств цветковых растений, для которых характерна гинодиэтия, многочисленными исследованиями (Delph et al., 1996; Demyanova, 1981, 2017, 2019; Godin, 2009, 2018; Oak et al., 2018; Godin, Akhmetgarieva, 2019; Kučera et al., 2021) показано существование двух размерных типов цветков — крупных обоеполых и мелких пестичных — то для сем. Ranunculaceae такие сведения единичны. По данным С.Н. Andreas (1954), *Ranunculus ficaria* в Нидерландах представляет собой гинодиэтичный вид. У него, как и у *R. acris*, также отмечается широкий диапазон варьирования размерных показателей частей венчика, тем не менее лепестки пестичных цветков всегда короче и уже, чем обоеполых. По мнению Andreas (1954) редукцию андроеца в пестичных цветках *R. ficaria* можно рассматривать как приспособление, предохраняющее от малоэффективной автогамии и способствующее ксеногамии при актив-

ном посещении цветков разнообразными насекомыми-опылителями. Следовательно, для гинодиэтичных представителей сем. Ranunculaceae характерна такая же закономерность — формирование двух размерных стандартов цветков, что и для других семейств цветковых растений с женской двудомностью (Caruso et al., 2016; Godin, 2019, 2020).

В настоящее время имеются лишь ограниченные сведения о наличии полового полиморфизма у представителей рода *Ranunculus*. Обращает на себя внимание тот факт, что только у видов этого рода, встречающихся в Европе, выявлены разные половые формы (Schulz, 1890; Knuth, 1898), что, несомненно, связано с лучшей их изученностью. Однако, и в других географических регионах у лютиков отмечены тенденции изменения функционального пола особей. Например, у пяти видов с обоеполыми цветками (*Ranunculus muelleri* Benth., *R. dissectifolius* F. Muell. ex Benth., *R. graniticola* Melville, *R. millanii* F. Muell. и *R. niphophilus* B.G. Briggs) в альпийских высокогорьях Австралии С.М. Pickering и J.E. Ash (1993) выявлена внутривидовая дифференциация особей на два типа: одни передавали своим потомкам гены преимущественно через спермии (пыльцевой родитель), а другие — через яйцеклетки (семенной родитель). Особи в популяциях изученных видов отличаются степенью выраженности отцовства и материнства, что можно рассматривать как начальную ступень половой дифференциации. Широкое географическое распространение, высокий полиморфизм качественных и количественных параметров вегетативных и генеративных органов, описанный у целого ряда представителей, позволяют предполагать существование разнообразных форм половой дифференциации и у других видов этого крупного рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus acris в Московской области образует три типа цветков: обоеполые (с функционирующими тычинками и плодолистиками), частично андростерильные (часть наружных тычинок представлена стаминодиями, формирующими стерильную пыльцу) и пестичные (тычинки сильно редуцированы до незаметных стаминодиев без пыльцевых зерен). Обоеполые цветки и их составные части, как правило, крупнее, чем у андростерильных, однако различия статистически недостоверны. Пестичные цветки по размерам всех исследованных признаков меньше, чем аналогичные параметры обоеполых и андростерильных цветков. *R. acris* относится к гинодиэтичным видам, поскольку каждый тип цветка формируется на отдельных особях. В половом спектре ценопопуляций преобладают особи с обоеполыми (от 43.9 до 53.0%) и с частично андростерильными (от

45.5 до 54.4%) цветками. За трехлетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флюктуаций.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andreas C.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. — Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Bot. Neerlandica. 3 (4): 446–453.
https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x
- Benson L. 1948. A treatise on the North American *Ranunculi*. — Am. Midl. Nat. 40 (1): 1–264.
https://doi.org/10.2307/2421547
- Caruso C.M., Eisen K., Case A.L. 2016. An angiosperm-wide analysis of the correlates of gynodioecy. — Int. J. Plant Sci. 177(2): 115–121.
https://doi.org/10.1086/684260
- 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
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 1981. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе Губоцветных. — Биол. науки. 9: 69–74.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — Бот. журн. 96(10): 1297–1315.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98 (9): 1139–1146.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2017. Антэкология и семенная продуктивность шалфея дубравного (*Salvia nemorosa* L.) при интродукции на Урале. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 2: 135–144.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2019. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 1: 12–20.
https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20
- [Efimik, Polina] Ефимик Е.Г., Полина Е.В. 2005. Особенности внутривидовой изменчивости некоторых видов рода *Ranunculus* L. (Ranunculaceae Juss.). — Вест. Перм. ун-та. 6: 25–27.
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией. — Бот. журн. 94 (12): 1784–1790.
- [Godin] Годин В.Н. 2018. Гинодиэзия *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) в Московской области. — Бот. журн. 103 (10): 1265–1279.
https://doi.org/10.7868/S0006813618100058
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — Бот. журн. 104 (5): 345–356.
https://doi.org/10.1134/S0006813619050053
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — Бот. журн. 105(3): 236–252.
https://doi.org/10.31857/S0006813620030023
- [Godin, Akhmetgarieva] Годин В.Н., Ахметгариева Л.П. 2019. Гинодиэзия *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области. — Бот. журн. 104 (8): 1211–1227.
https://doi.org/10.1134/S0006813619080027
- Harper J.L. 1957. Biological flora of the British Isles: *Ranunculus acris* L. (*Ranunculus acer* auct. plur.). — J. Ecol. 45 (1): 289–314.
https://doi.org/10.2307/2257092
- Heath O.V.S., Orchard B. 1957. Variation in the number of buttercup petals. — Nature. 180 (4578): 179–180.
https://doi.org/10.1038/180179b0
- [Jelenevsky, Derviz-Sokolova] Еленевский А.Г., Дервиз-Соколова Т.Г. 1981. Ревизия лютиков (*Ranunculus* L., Ranunculaceae) цикла Acri Ovcz. — Новости сист. высш. раст. 18: 177–190.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfiová L., Lafon Placette C., Slovák M. 2021. Eunuchs or females? Causes and consequences of gynodioecy on morphology, ploidy, and ecology of *Stellaria graminea* L. (Caryophyllaceae). — Front. Plant Sci. 12: 589093.
https://doi.org/10.3389/fpls.2021.589093
- Kugler H. 1970. Blütenökologie. Jena. 345 S.
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929a. Studies in *Ranunculus*. — J. Genetics. 21 (2): 169–181.
https://doi.org/10.1007/BF02984205
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929b. Variations in sex expression in *Ranunculus*. — Nature. 123: 798–799.
https://doi.org/10.1038/123798b0
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1935. Studies in *Ranunculus*. III. Further experiments concerning sex in *Ranunculus acris*. — J. Genetics. 31 (3): 363–378.
https://doi.org/10.1007/BF02982407
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1952. Studies in *Ranunculus*. IV. Additional experiments with *Ranunculus bulbosus* and *R. acris*. — J. Genetics. 51 (1): 26–31.
https://doi.org/10.1007/BF02986701
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484.
https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4
- [Ovczinnikov] Овчинников П.Н. 1937. Род *Ranunculus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М., Л. С. 351–509.
- Parkin J. 1929a. Dioecism in *Ranunculus acris*. — Nature. 123 (3102): 568.
https://doi.org/10.1038/123568b0
- Parkin J. 1929b. Reduced flowers of *Ranunculus*. — Nature. 123 (3111): 911.
https://doi.org/10.1038/123911a0
- Pickering C.M., Ash J.E. 1993. Gender variation in hermaphrodite plants: evidence from five species of alpine

- Ranunculus*. — Oikos. 68 (3): 539–548.
<https://doi.org/10.2307/3544923>
- Prantl K. 1891. Ranunculaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III(2). Leipzig. P. 43–66.
- [Rabotnov, Saurina] Работнов Т.А., Саурина Н.И. 1971. Численность и возрастной спектр некоторых ценоотических популяций лютиков *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. — Бот. журн. 56 (4): 476–484.
- Riley L.A.M. 1923. Variable aestivation of *Ranunculus bulbosus* and *R. acer*. — J. Bot. 61: 209–212.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33 (1): 47–79.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Schulz A. 1890. Beitrage zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — Bibliotheca Botanica. 3 (17): 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Sorokin H. 1927. Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. — Genetics. 12 (1): 59–83.
<https://doi.org/10.1093/genetics/12.1.59>
- 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
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 100–158.
- Whitelegge T. 1878. Gyno-Dioecious Plants. — Nature. 18 (466): 588.
<https://doi.org/10.1038/018588a0>

SEXUAL POLYMORPHISM OF *RANUNCULUS ACRIS* (RANUNCULACEAE) IN THE MOSCOW REGION

V. N. Godin^{a,b,#}

^aMoscow Pedagogical State University

Kibalchicha Str., 6, Bldg. 3, Moscow, 129164, Russia

^bCentral Siberian Botanical Garden SB RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

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

The gynodioecy of the polycarpic *Ranunculus acris* L. was studied in the Moscow Region. This plant has three types of flowers that differ in androecium structure: perfect flowers (with fertile stamens and carpels), partially male-sterile ones (some of the stamens become staminodes to form sterile pollen), and pistillate ones (an extreme reduction of stamens and the complete absence of fertile pollen). These three types of flowers form a size gradient from the largest perfect to the smallest pistillate ones. Each flower type is formed on separate plants. The share of plants with perfect flowers in 10 studied coenopopulations varied from 43.9 to 53.0%, that of the plants with partially male-sterile flowers from 45.5 to 54.4%. Plants with pistillate flowers are extremely rare (1.5–2.0%). Over three years of observations (2020–2022), we found that the sexual forms of the plants did not change the sex of their flowers, and the sex ratio in the coenopopulations remained stable, without significant fluctuations.

Keywords: *Ranunculus acris*, gynodioecy, flower morphology, sex ratio, coenopopulation

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Andreas C.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. — reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Botanica Neerlandica. 3 (4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- Benson L. 1948. A treatise on the North American Ranuncul. — Am. Midl. Nat. 40 (1): 1–264.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Caruso C.M., Eisen K., Case A.L. 2016. An angiosperm-wide analysis of the correlates of gynodioecy. — Int. J. Plant Sci. 177 (2): 115–121.
<https://doi.org/10.1086/684260>
- Demyanova E.I. 1981. On the peculiarities of the distribution of gynodioecy in the family of Labiatae. — Biol. nauki. 9: 69–74 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — Bot. Zhurn. 98 (9): 1139–1146 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2017. Anthecology and seed production of *Salvia nemorosa* L. introduced in the Urals. — Bulletin of Perm University. Biology. 2: 135–144 (In Russ.).

- Demyanova E.I. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 12–20 (In Russ.). 10.17072/1994-9952-2019-1-12-20
- Efimik E.G., Polina E.V. 2005. The changeability within of some species of the genus buttercup (*Ranunculus* L., Ranunculaceae Juss.). — Bulletin of Perm University. Biology. 6: 25–27 (In Russ.).
- Fedorov Al.A., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2009. Flower morphology of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in the context of their sex differentiation. — Bot. Zhurn. 94 (12): 1784–1790 (In Russ.).
- Godin V.N. 2018. Gynodioecy in *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 103 (10): 1265–1279 (In Russ.).
https://doi.org/10.7868/S0006813618100058
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104 (5): 345–356 (In Russ.).
https://doi.org/10.1134/S0006813619050053
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 105 (3): 236–252 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/S0006813620030023
- Godin V.N., Akhmetgarieva L.R. 2019. Gynodioecy of *Ajuga reptans* (Lamiaceae) in Moscow region. — Bot. Zhurn. 104 (8): 1211–1227 (In Russ.).
https://doi.org/10.1134/S0006813619080027
- Harper J.L. 1957. Biological flora of the British Isles: *Ranunculus acris* L. (*Ranunculus acer* auct. plur.). — J. Ecol. 45 (1): 289–314.
https://doi.org/10.2307/2257092
- Heath O.V.S., Orchard B. 1957. Variation in the number of buttercup petals. — Nature. 180 (4578): 179–180.
https://doi.org/10.1038/180179b0
- Jelenevsky A.G., Derviz-Sokolova T.G. 1981. Revisio cyclo *Acri* Ovcz. generis *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). — Novitates systematicae plantarum vascularium. 18: 177–190 (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfiová L., Lafon Placette C., Slovák M. 2021. Eunuchs or females? Causes and consequences of gynodioecy on morphology, ploidy, and ecology of *Stellaria graminea* L. (Caryophyllaceae). — Front. Plant Sci. 12:589093.
https://doi.org/10.3389/fpls.2021.589093
- Kugler H. 1970. Blütenökologie. Jena. 345 S.
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929a. Studies in *Ranunculus*. — J. Genetics. 21 (2): 169–181.
https://doi.org/10.1007/BF02984205
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1929b. Variations in sex expression in *Ranunculus*. — Nature. 123: 798–799.
https://doi.org/10.1038/123798b0
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1935. Studies in *Ranunculus*. III. Further experiments concerning sex in *Ranunculus acris*. — J. Genetics. 31 (3): 363–378.
https://doi.org/10.1007/BF02982407
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1952. Studies in *Ranunculus*. IV. Additional experiments with *Ranunculus bulbosus* and *R. acris*. — J. Genetics. 51 (1): 26–31.
https://doi.org/10.1007/BF02986701
- Oak M.K., Song J.H., Hong S.P. 2018. Sexual dimorphism in a gynodioecious species, *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 304 (4): 473–484.
https://doi.org/10.1007/s00606-018-1493-4
- Ovczinnikov P.N. 1937. *Ranunculus*. — In: Flora URSS. Vol. 7. Moscow, Leningrad. P. 351–509 (In Russ.).
- Parkin J. 1929a. Dioecism in *Ranunculus acris*. — Nature. 123 (3102): 568.
https://doi.org/10.1038/123568b0
- Parkin J. 1929b. Reduced flowers of *Ranunculus*. — Nature. 123 (3111): 911.
https://doi.org/10.1038/123911a0
- Pickering C.M., Ash J.E. 1993. Gender variation in hermaphrodite plants: evidence from five species of alpine *Ranunculus*. — Oikos. 68 (3): 539–548.
https://doi.org/10.2307/3544923
- Prantl K. 1891. Ranunculaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III (2). Leipzig. P. 43–66.
- Rabotnov T.A., Saurina N.I. 1971. The density and the age composition of certain populations of *Ranunculus acris* L. and *R. auricomus* L. — Bot. Zhurn. 56 (4): 476–484 (In Russ.).
- Riley L.A.M. 1923. Variable aestivation of *Ranunculus bulbosus* and *R. acer*. — J. Bot. 61: 209–212.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33 (1): 47–79.
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. — Bibliotheca Botanica. 3 (17): 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Sorokin H. 1927. Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. — Genetics. 12 (1): 59–83.
https://doi.org/10.1093/genetics/12.1.59
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. Springer. Vol. II. P. 563–583.
https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Tzvelev N.N. 2001. *Ranunculus* L. — In: Flora Europae Orientalis. Vol. 10. Petropoli. P. 100–158 (In Russ.).
- Whitelegge T. 1878. Gyno-Dioecious plants. — Nature. 18 (466): 588.
https://doi.org/10.1038/018588a0

МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПОВЕРХНОСТИ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *PYRINAE* (ROSACEAE)

© 2023 г. А. В. Бабоша^{1,*}, А. С. Рябченко^{1,**}, Т. Х. Кумахова^{2,***}

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

²Российский государственный аграрный университет — МСХА им. К.А. Тимирязева
Тимирязевская ул., 49, Москва, 127550, Россия

*e-mail: phimmunitet@yandex.ru

**e-mail: marchellos@yandex.ru

***e-mail: tkumachova@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 11.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Методом сканирующей электронной микроскопии (криоСЭМ) исследованы особенности микроморфологии поверхности эпидермы листьев представителей 6 родов: *Sorbus* L., *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cydonia* Mill., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L. (Rosaceae). Поверхность листьев исследованных растений имела кутикулярную складчатость двух типов. У *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbus aucuparia* наблюдали одиночные кутикулярные тяжи, как правило, расположенные на одной клетке, но более крупные и иногда разветвленные. У остальных видов складчатость имела форму многочисленных мелких параллельных микротяжей, идущих вдоль длинной оси клетки. Разную степень проявления кутикулярной складчатости обоих типов наблюдали на поверхности основных клеток эпидермы на одной или обеих сторонах листовой пластинки. Кроме того, радиально расходящиеся микротяжи окружали устьица и трихомы, а у *Amelanchier spicata* и *Sorbus aucuparia* также и папиллы в области устьиц. Все исследованные виды имели хорошо выраженный устьичный диморфизм. Более крупные первичные устьица с хорошо выраженной складчатостью располагались на некотором удалении или в центре группы из нескольких более мелких вторичных устьиц. Доля первичных устьиц составляла от 5 до 17%. У исследованных видов наблюдалась отрицательная корреляция между длиной устьиц и плотностью их размещения на поверхности листьев, которая близка к аналогичной корреляции в других таксонах.

Ключевые слова: микрорельеф, кутикулярная складчатость, трихомы, папиллы, устьица, эпидерма

DOI: 10.31857/S0006813623010027, **EDN:** LNHXBL

Особенности тонкого строения эпидермы листьев покрытосеменных растений привлекают особое внимание при проведении экологических и мониторинговых исследований. Предполагают, что кутикулярная складчатость влияет на смачиваемость поверхности листьев, складки принимают участие в согласовании роста эпидермы в ходе развития пластинки, изменяют механические свойства поверхности, придавая жесткость и прочность на изгиб, регулируют работу устьичного комплекса и др. (Evert, Eichhorn, 2006; Pautov, Vasil'yeva, 2010; Pautov et al., 2017, 2019; Kumakhova et al., 2021 и др.). Микрорельеф эпидермы листьев обладает высоким уровнем стабильности в пределах вида. Это позволяет использовать признаки микрорельефа в качестве диагностических в систематике растений при составлении ключей (Dehgan, 1980; Carr, Carr, 1990; Fontenelle et al.,

1994; Akçin et al., 2013; Pautov et al., 2014; Ullah et al., 2021). У ряда видов покрытосеменных обнаружен полиморфизм устьиц. Так, в листьях *Populus tremula* обнаружены парацитные и латероцитные устьица (Pautov, 2009). Устьица *Exbucklandia populnea* могут быть парацитными, латероцитными, энциклоцитными и переходных типов (Pautov et al., 2015). Однако, среди устьиц одного и того же типа можно выделить более или менее различающиеся группы. Довольно крупные или одиночные первичные устьица закладываются и начинают функционировать на ранних этапах развития листовой пластинки в отличие от более поздних вторичных устьиц меньшего размера (Carr, Carr, 1990). Устьичный диморфизм подобного типа был обнаружен у более чем 200 видов двудольных (Boldt, Rank, 2010). В этом списке присутствуют и представители *Pyrinae*, в частности

родов *Malus* и *Pyrus* (Boldt, Rank, 2010) и др. Ранее устьица разных типов были найдены нами у представителей *Malus domestica* (Babosha et al., 2020).

Подтриба *Pyrinae* (ранее подсемейство *Maloideae*, *Rosaceae*) включает до 950 видов, среди которых представлены виды со съедобными плодами и виды, имеющие декоративную и лекарственную ценность (Campbell et al., 2007). *Pyrinae* отличаются хромосомным числом 17 и наличием многочисленных тычинок (20 и более) в цветке. Плоды *Pyrinae* — это яблоки (pome) или многокостянки (polyprinous drupe) (Kamelin, 2006; Takhtajan, 2009; Xiang et al., 2017 и др.).

Представители подтрибы широко распространены в умеренном и субтропическом поясах северного полушария (Kamelin, 2006). По числу видов среди них преобладают: *Crataegus* (200 и более видов), произрастающие в северной умеренной зоне; *Cotoneaster* (около 100 видов) — в Евразии, особенно в Гималаях, Китае и Северной Африке и *Sorbus* (100 и более видов) — в северной умеренной зоне. Многие виды *Pyrinae* — горные и высокогорные растения. Например, виды *Cotoneaster* и *Sorbus* произрастают в светлых редколесьях горных склонов и по горным ущельям, образуя рощи, зачастую они поднимаются до верхней границы лесного пояса и заходят за полярный круг. Даже в тропиках за некоторым исключением немногочисленные представители *Pyrinae* (*Maloideae*) произрастают главным образом в горах (Takhtajan et al., 1981).

Целью данной работы является изучение адаксиальной и абаксиальной кутикулярной складчатости на поверхности листьев, а также полиморфизма устьиц у некоторых представителей *Pyrinae*, для возможного их использования в качестве дополнительных микроморфологических признаков в таксономии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельных объектов для исследования были выбраны закончившие рост листья представителей 6 родов подтрибы *Pyrinae* семейства *Rosaceae*: *Sorbus* L. (*Sorbus aucuparia* L.), *Cydonia* Mill. (*Cydonia oblonga* Mill.), *Aronia* Medik. (*Aronia mitschurinii* A. Skvorts. et Maitulina), *Amelanchier* Medik. (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch), *Cotoneaster* Medik. (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt.) и *Crataegus* L. (*Crataegus sanguinea* Pall., *C. submollis* Sarg.). Видовые названия изученных растений приведены по С.К. Черепанову (Черепанов, 1995). Материал для исследований собран в Ботаническом саду имени С.И. Ростовцева (РГАУ — МСХА имени К.А. Тимирязева) и Кабардино-Балкарии, кроме образцов *Cydonia oblonga* Mill., собранных в республике Дагестан (Murtazaliyev, 2009). Зрелые листья средних раз-

меров отбирали из средней части кроны 3-х модельных деревьев.

Фрагменты (1 см²) живых листьев вырезали из средней части и наклеивали на медную пластинку 2 × 4 см с помощью термопасты АлСил-3 либо КПТ-8 (Ryabchenko, Babosha, 2011). Затем пластинку с препаратами закрепляли на столике замораживающей приставки “Deben Coolstage” (Великобритания) с небольшим количеством той же термопасты. Препараты исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) — LEO — 1430 VP (Carl Zeiss) при –30°C в режиме высокого вакуума (криоСЭМ).

Количественные параметры основных клеток эпидермы — среднюю площадь клетки (мкм²) верхней (S_{ад}) и нижней (S_{аб}) поверхности листьев, плотность размещения устьиц (St, мм^{–2}), длину (L, мкм) и ширину (S, мкм) замыкающих клеток — измеряли на 5–10 цифровых микрографиях в программе Image J. Приведены средние значения величин и стандартные ошибки. Статистические вычисления проводили с использованием программы Microsoft Excel, а также пакета Shiny (Assaad et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Адаксиальная сторона поверхности листьев большинства изученных видов образована однотипными клетками эпидермы (рис. 1). Только у видов *Crataegus sanguinea* и *Sorbus aucuparia* наблюдали единичные простые трихомы (рис. 2.3; 3.1). По форме клетки эпидермы почти изодиаметрические, слегка продолговатые, многоугольные или лопастные. Очертания стенок клеток адаксиальной эпидермы варьировали от прямолинейных (*S. aucuparia*, *Aronia mitschurinii*, *Cotoneaster melanocarpus*), до извилистых у *Amelanchier spicata* и *Cydonia oblonga* (рис. 1). Наиболее крупные клетки наблюдали у *A. mitschurinii*, а у обоих видов *Crataegus*, *Cydonia oblonga* и *Cotoneaster melanocarpus* клетки адаксиальной эпидермы были относительно небольшой величины (табл. 1).

На поверхности адаксиальной эпидермы большинства видов отмечается по-разному организованный складчатый микрорельеф кутикулярной природы (рис. 1.1–5). Можно выделить следующие варианты микрорельефа: 1) многочисленные на каждой клетке, длинные, слегка извилистые складки, которые продолжают на соседние клетки и образуют единую структуру по всей поверхности листовой пластинки (*C. oblonga*, оба вида *Crataegus*, рис. 1.2, 3); 2) на одной клетке располагается по одной разветвляющейся короткой складке, между которыми находятся плоские нерельефные участки (*S. aucuparia*, рис. 1.1); 3) длинные одиночные складки, лежащие над антиклинальными стенками клеток эпидермы

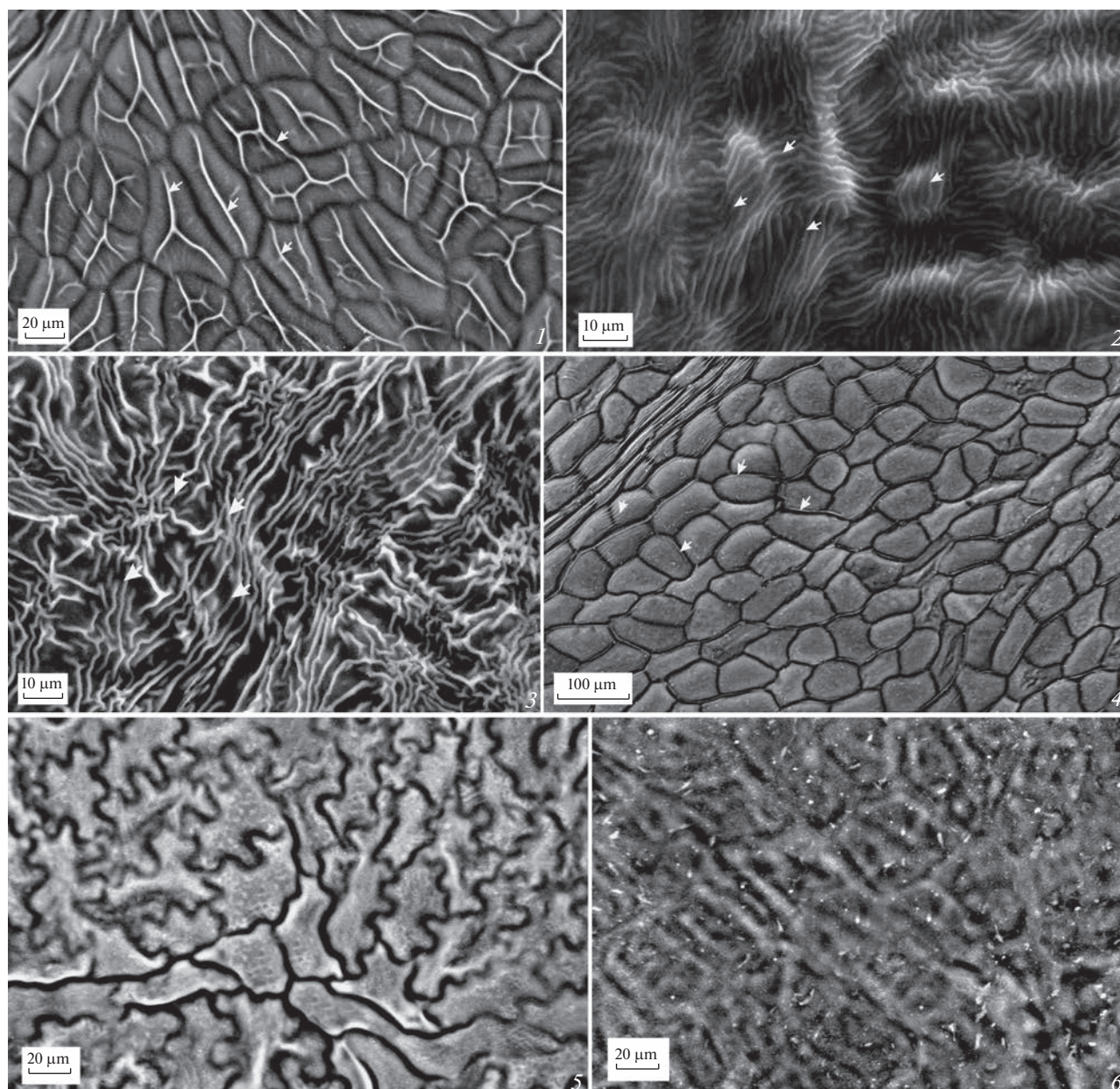


Рис. 1. Фрагменты адаксиальной поверхности (1–4, кутикулярная складчатость; 5, 6 – восковые отложения) листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 4 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt (→ кутикулярные складки).

Fig. 1. Fragments of the adaxial surface (1–4, cuticular folding; 5, 6 – wax deposits) of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 4 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt (→ cuticular folds).

(*Aronia mitschurinii*, рис. 1.4); 4) складки или микротяжи отсутствуют или не видны (*Amelanchier spicata* и *Cotoneaster melanocarpus*), при этом на поверхности листьев наблюдали небольшие отложения эпикутicularного воска в виде мелких гранул и хлопьев (рис. 1.5, 6).

Абаксиальная эпидерма всех модельных объектов состояла из нескольких клеточных типов:

клеток основной эпидермы, устьиц и трихом (рис. 2.1–6; 5.1–6; 6.1–6). Антиклинальные стенки основных клеток эпидермы в очертаниях прямые (*S. aucuparia*) или извилистые (*A. spicata*, *A. mitschurinii*, *C. oblonga*, *C. sanguinea*, *C. submollis*). У *C. melanocarpus* антиклинальные стенки эпидермальных клеток практически не просматривались из-под многочисленных кутикулярных

Таблица 1. Основные параметры изучаемых видов Pyrinae
Table 1. Main parameters of the studied Pyrinae species

	Sada	Saba	St	L	S	L/S	I, %
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch	1480 ± 106b	743 ± 38bc	189 ± 24cd	22.7 ± 0.5d	9.9 ± 0.3d	2.32 ± 0.055a	12.4 ± 3.1
<i>Aronia mitschurinii</i> A.K. Skvortsov et Maitul.	3330 ± 98a	2190 ± 86a	112 ± 10d	36.5 ± 0.4a	20.6 ± 0.3a	1.78 ± 0.02b	6.1 ± 1.1
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex A. Blytt	1030 ± 70c		434 ± 34a	19.0 ± 0.2e	15.1 ± 0.2c	1.28 ± 0.03f	5.0 ± 1.7
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	625 c	608 ± 38cd	149 ± 8.6cd	30.5 ± 0.5b	21.7 ± 0.3a	1.41 ± 0.02e	15.1 ± 2.7
<i>Crataegus submollis</i> Sarg.	1040bc	784 ± 92bc	253 ± 36bc	26.2 ± 0.4c	16.4 ± 0.2b	1.6 ± 0.03cd	14.5 ± 4.2
<i>Cydonia oblonga</i> Mill.	881 ± 36.1c	421 ± 25.9d	344 ± 44.7ab	17.6 ± 0.274e	10.5 ± 0.201d	1.69 ± 0.03bc	10 ± 2.6
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1270 ± 31bc	883 ± 33b	120 ± 12d	24.3 ± 0.7cd	16.3 ± 0.5b	1.5 ± 0.03de	17.4 ± 4.1

Примечание. Приведены средняя площадь клетки (мкм²) верхней (Sada) и нижней (Saba) поверхности листьев, плотность размещения устьиц (St, мм⁻²), длина (L, мкм) и ширина (S, мкм) устьиц и процент первичных устьиц (I, %), а также их ошибки. Средние значения в одном столбце, отмеченные разными буквами, достоверно ($p < 0.05$) отличаются по результатам проведения однофакторной ANOVA и TUKEY-теста.

Note. Given in the Table are: average cell area (μm²) of the upper (Sada) and lower (Saba) leaf surfaces, density of stomata placement (St, mm⁻²), length (L, μm) and width (S, μm) of stomata, and the percentage of primary stomata (I, %), as well as their errors. Mean values in the same column, marked with different letters, differ significantly ($p < 0.05$) according to the results of one-way ANOVA and TUKEY test.

складок (рис. 5.6; 6.6). На абаксиальной стороне наиболее крупными были клетки эпидермы *A. mitschurinii*. Небольшой величиной эпидермальной клетки выделялся *C. oblonga* (табл. 1). Средняя площадь клеток абаксиальной и адаксиальной эпидермы на выборке исследованных видов сильно коррелировали между собой (табл. 2).

На абаксиальной стороне листьев у всех видов наблюдали простые одиночные трихомы, которые либо сохранялись на протяжении всей жизни листа, либо опадали на ранней стадии развития или по окончании роста листовой пластинки (рис. 2; 3.4). Сильная опушенность с равномерным распределением трихом была характерна для *C. oblonga* (рис. 2.2). Трихомы *C. oblonga* очень длинные, несколько извилистые, не имели определенной ориентации. У *C. sanguinea* и *C. submollis* трихомы были сосредоточены вдоль крупных жилок, они были окружены розеткой из 5–6 клеток, приподнятых над основными клетками эпидермы (рис. 3.1, 2).

У *S. aucuparia* и *A. spicata* большинство основных клеток эпидермы имели папиллы (рис. 4.). Зрелая папилла состояла из более компактной, расширенной верхней части (головки) и ножки с 5–7 мощными расходящимися в разные стороны ребрами. В большинстве случаев ребра ножки одной клетки соединялись с аналогичными образованиями соседних клеток, либо с микротяжами. У *S. aucuparia* папиллы имелись у 80–90% основных клеток эпидермы. Встречались клетки, которые имели несформированные или редуцированные папиллозные образования. Чаше клетки с крупными зрелыми папиллами наблю-

дали вокруг устьиц (рис. 4.1–2). На замыкающих клетках папилл не было, но каждое устьице окружали 6–8 клеток эпидермы с хорошо развитыми папиллами.

Абаксиальная поверхность имела складчатый микрорельеф (рис. 6). У *A. mitschurinii*, *C. oblonga*, *C. sanguinea* и *C. submollis* основные клетки абаксиальной эпидермы были покрыты многочисленными мелкими параллельными складками вдоль длинной оси клетки. Кутикулярные тяжи радиально расходились также от клеток устьичного комплекса (рис. 5). Несколько крупных тяжей и множество мелких складок окружали основания трихом *C. sanguinea* и *C. submollis*, *C. oblonga*, *S. aucuparia* (рис. 3). Как указывалось ранее (табл. 1), все эти виды имели сходную складчатость и на адаксиальной поверхности.

Таблица 2. Корреляционная матрица основных микроморфологических параметров для 7 видов Pyrinae ($R_{0.05} = 0.754$)

Table 2. Correlation matrix of main micromorphological parameters for 7 species of Pyrinae ($R_{0.05} = 0.754$)

	Sada	Saba	St	L	S
Sada	1				
Saba	0.97*	1			
St	–0.45	–0.59	1		
L	0.66	0.80**	–0.76*	1	
S	0.29	0.50	–0.48	0.82*	1

Примечание. * – достоверно при $p < 0.05$. ** – $p = 0.054$.
Note. * – significant at $p < 0.05$. ** – $p = 0.054$.

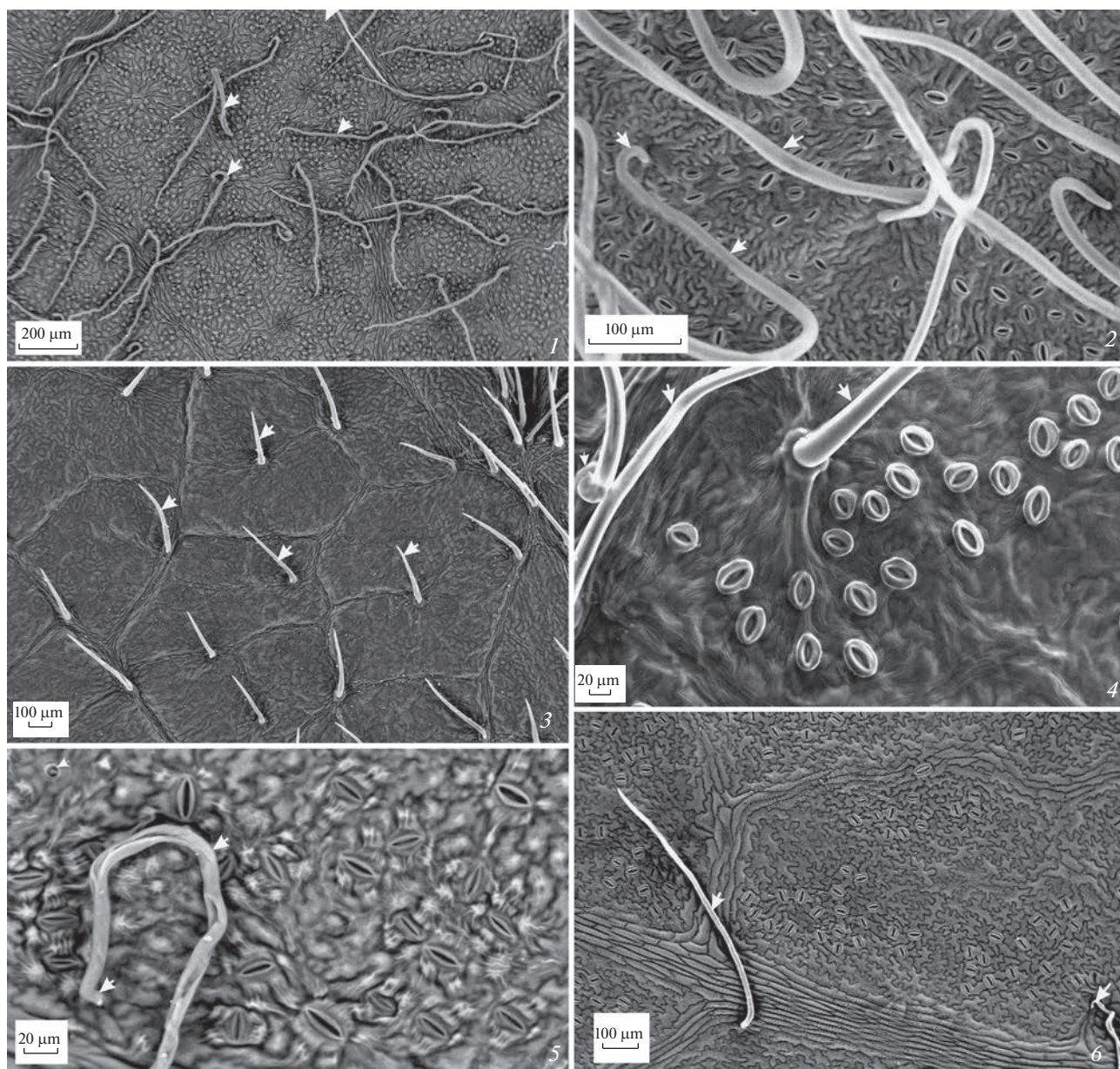


Рис. 2. Фрагменты абаксиальной (1, 2, 4–6) и адаксиальной (3) поверхности поверхности листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 3 – *Crataegus submollis* Sarg., 4 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul. (→ трихомы).

Fig. 2. Fragments of abaxial (1, 2, 4–6) and adaxial (3) surfaces of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 3 – *Crataegus submollis* Sarg., 4 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 5 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 6 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul. (→ trichomes).

У *A. spicata* и *S. aucuparia* отмечались складки, расходящиеся от папиллозных образований, окружающих устьица, а у *S. aucuparia* – складки, радиально расходящиеся от клеток трихом (рис. 4). У *C. melanocarpus* одна крупная разветвляющаяся складка находилась на поверхности основных клеток между устьицами и клетками над жилками. У этого вида аналогичные крупные складки радиально окружали устьичный комплекс и клетки трихом.

Устьица всех модельных растений аномоцитные. *A. mitschurinii* выделялся среди исследованных видов наиболее крупными устьицами. Устьица *C. melanocarpus* и *C. oblonga* были небольшого размера (табл. 1). У всех видов наблюдали устьичный диморфизм. Даже визуально можно было выделить, по крайней мере, 2 типа устьиц (рис. 6.). Первичные устьица были более крупного размера и располагались на некотором расстоянии от остальных или в центре группы из

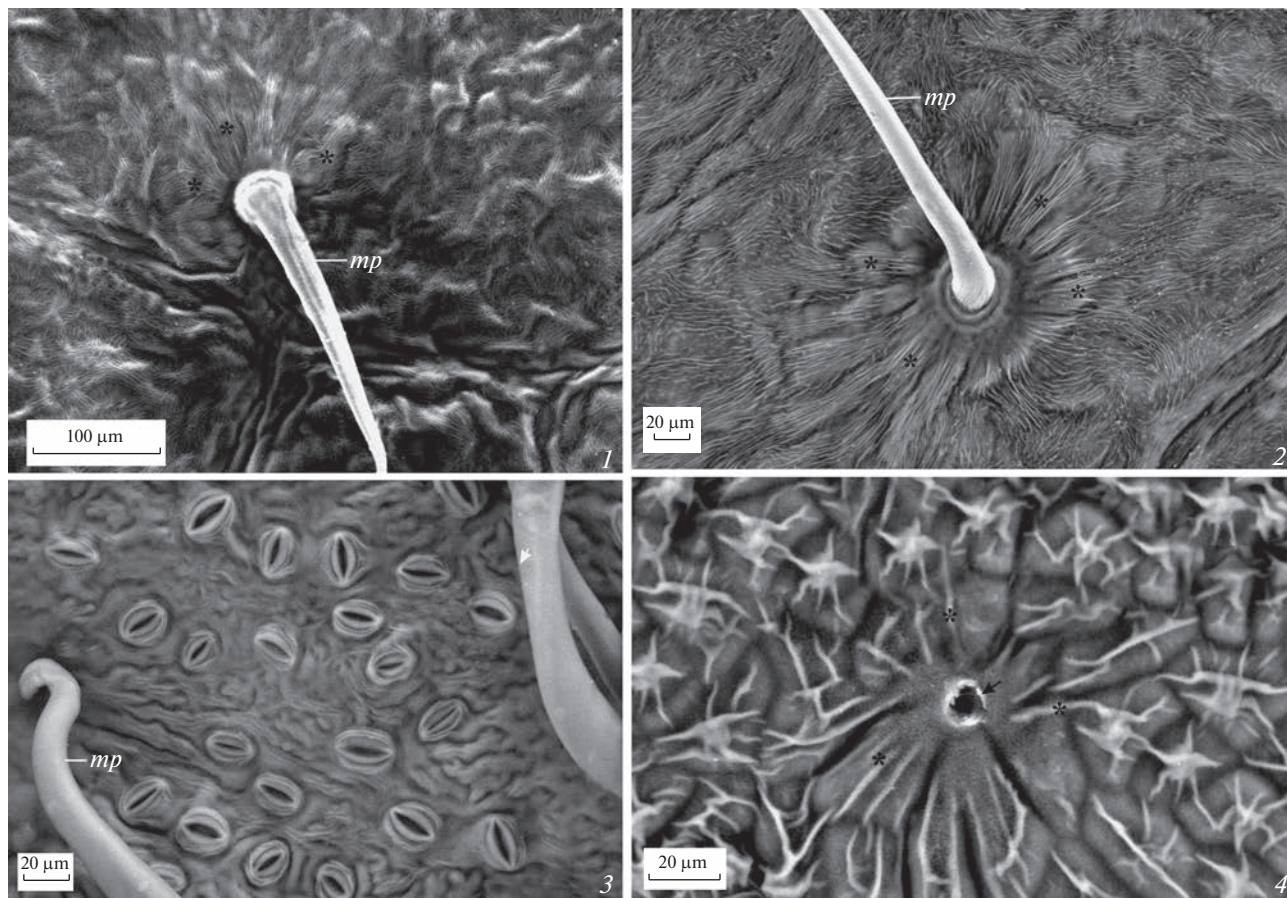


Рис. 3. Трихомы на поверхности (1, 2 – адаксиальная, 3, 4 – абаксиальная) листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрoгpафии: 1 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 2 – *Crataegus submollis* Sarg.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 4 – *Sorbus aucuparia* L. *mp* – трихомы (→ основание опавшей трихомы, * – кутикулярные микротяжи).

Fig. 3. Trichomes on the surface (1, 2 – adaxial, 3, 4 – abaxial) of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 2 – *Crataegus submollis* Sarg.; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 4 – *Sorbus aucuparia* L. *mp* – trichomes (→ base of a fallen trichome, * – cuticular microstrands).

нескольких более мелких вторичных устьиц. Доля первичных устьиц составляла от 5 до 17% (табл. 1). Помимо более крупных размеров первичные устьица выделялись также более выраженной радиальной складчатостью и большим числом кутикулярных тяжей.

В табл. 2 представлена корреляционная матрица для измеренных микроморфологических параметров. Из вычисленных коэффициентов корреляции 4 достигали достоверной величины или близки к ней. Их графики разброса и соответствующие линии регрессии представлены на рис. 7. Корреляция длины и ширины устьиц предполагает определенное постоянство формы. Устьица *Amelanchier spicata* и *Aronia mitschurinii* были более сильно вытянуты, у остальных видов, судя по величине отношения L/S , имели существенно более округлую форму. Тем не менее, длина и ширина устьиц у исследованных видов находились в пределах доверительного интервала линии ре-

грессии $L(S)$ или эти параметры не слишком сильно выходили за пределы интервала (рис. 7.1).

Плотность размещения устьиц у исследованных видов сильно варьировала (табл. 1). При этом у вида *A. mitschurinii* с наиболее крупными устьицами она была наименьшей. На рис. 7.2 представлена зависимость плотности размещения устьиц от их длины. Корреляция между этими параметрами имела отрицательный знак и была существенной по величине (табл. 2). Из всех видов только *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbus aucuparia* немного выходили за пределы доверительного интервала линии регрессии $St(L)$. Величина корреляции Saba с параметрами Sada и L в табл. 2 достигает достоверных значений. Однако из графика разброса данных на рис. 7.3 и 7.4 видно, что точка *A. mitschurinii* сильно удалена от более плотной группы, включающей все остальные виды. Пересчет этих коэффициентов корреляции без *A. mitschurinii* дает величину корреляции меньше критического значения при $p = 0.05$.

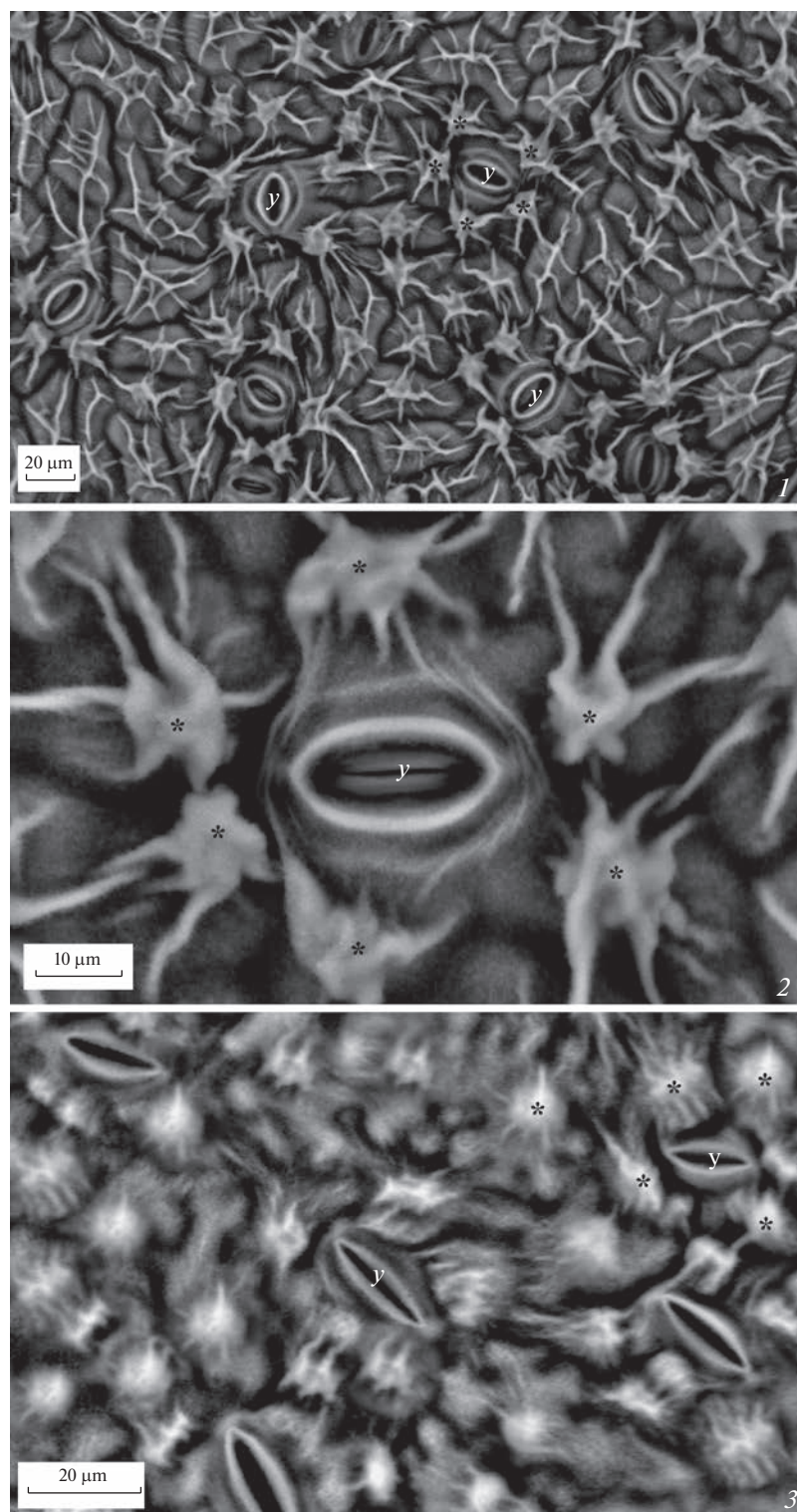


Рис. 4. Папиллы на абаксальной поверхности листьев Ругинае (Rosaceae), СЭМ микрографии: 1, 2 – *Sorbus aucuparia* L.; 3 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. у – устьице (* – папилла).

Fig. 4. Papillae on the abaxial surface of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1, 2 – *Sorbus aucuparia* L.; 3 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. у – stoma (* – papilla).

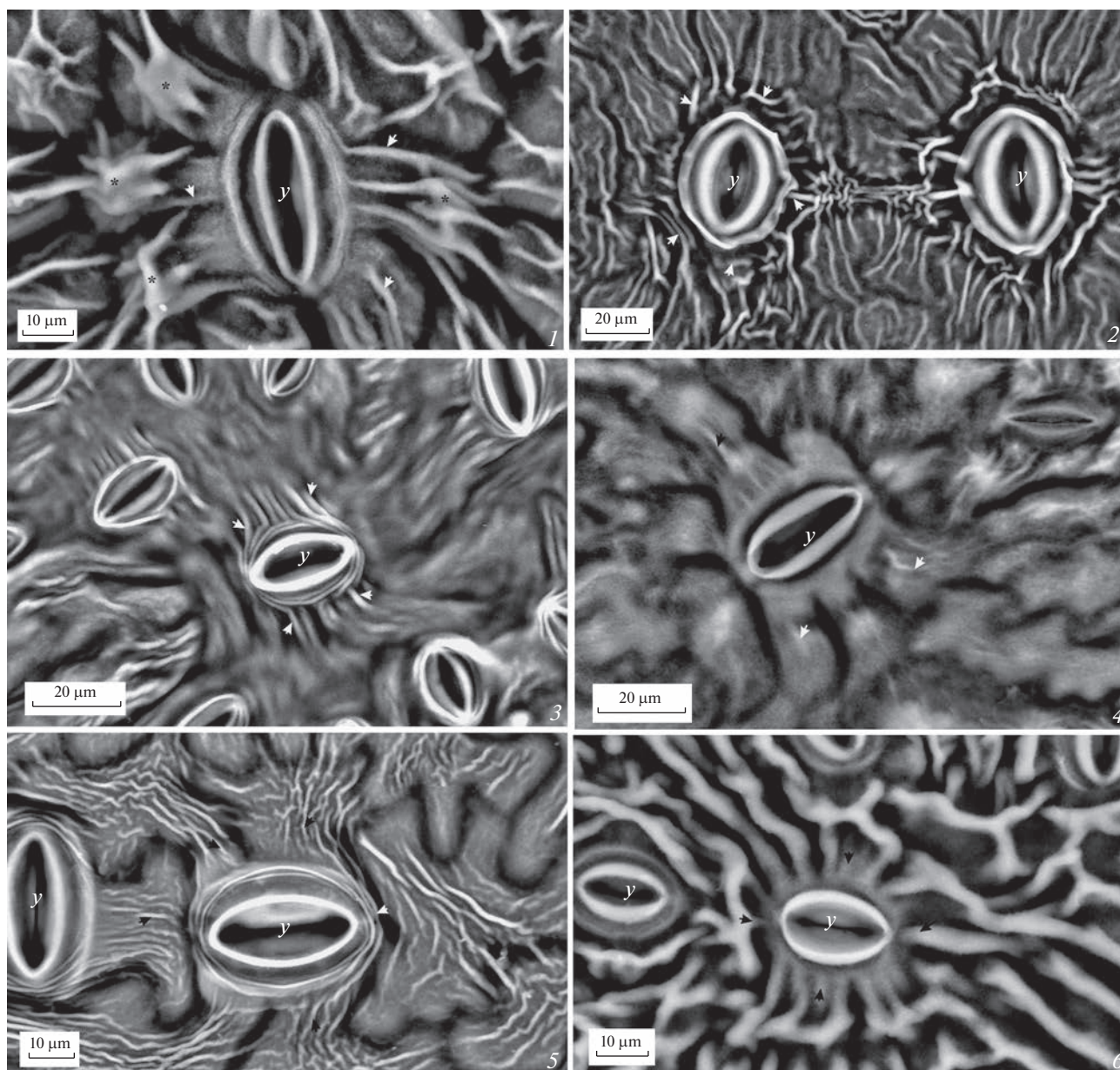


Рис. 5. Устьица на абаксиальной стороне поверхности листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ-микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – устьице (→ кутикулярные микротяжи, * – папиллы).

Fig. 5. Stomata on the abaxial side of the leaf surface of Pyrinae (Rosaceae), SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Crataegus sanguinea* Pall; 3 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – stoma (→ cuticular microstrands, * – papillae).

ОБСУЖДЕНИЕ

Адаксиальная сторона листьев всех изученных видов Pyrinae в основном схожа. За исключением обоих видов *Crataegus* L., у которых отмечались единичные простые трихомы, она характеризуется однородными структурными элементами – клетками эпидермы. В отличие от адаксиальной, абаксиальная сторона поверхности обладала зна-

чительным разнообразием структуры. Кроме основных клеток эпидермы она включала другие высокоспециализированные клеточные типы: замыкающие клетки устьиц, клетки трихом и, в некоторых случаях, коллетер (Kumakhova et al., 2021). Последние представляют собой секреторные структуры, которые относят к эмергенцам, поскольку в образовании коллетер принимают участие эпидермальная и субэпидермальная тка-

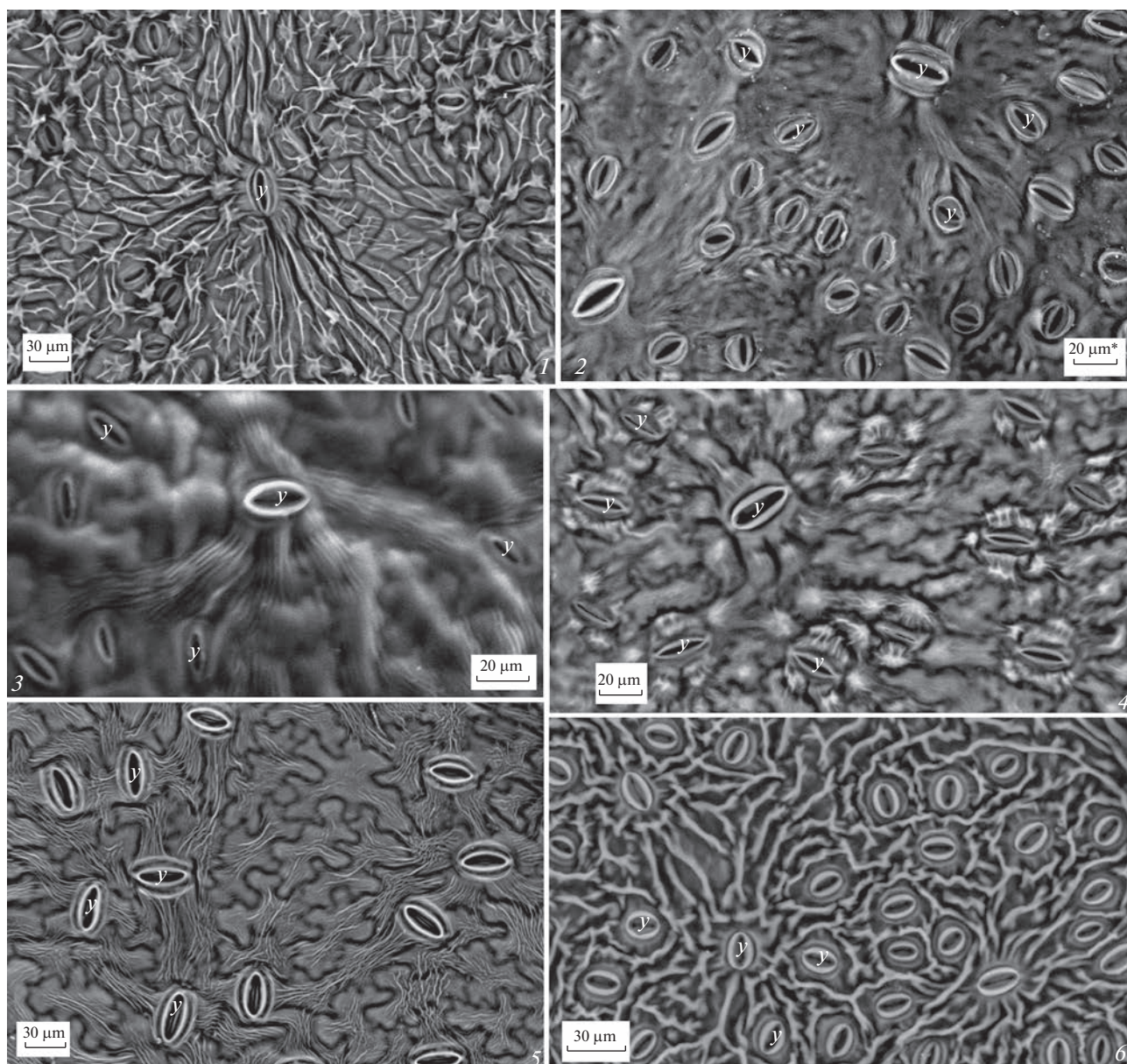


Рис. 6. Устьица (первичные и вторичные) на абаксиальной поверхности листьев Pyrinae (Rosaceae), СЭМ микрографии: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., дикорастущий; 3 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – устьице.

Fig. 6. Stomata (primary and secondary) on the abaxial surface of Pyrinae (Rosaceae) leaves, SEM micrographs: 1 – *Sorbus aucuparia* L.; 2 – *Cydonia oblonga* Mill., wild; 3 – *Crataegus sanguinea* Pall.; 4 – *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch; 5 – *Aronia mitschurinii* A. Skvortsov et Maitul.; 6 – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt. у – stoma.

ни (Evert, Eichhorn, 2006; Zitte et al., 2007; Evert, 2015). Исследованные нами виды имели существенные как качественные (форма антиклинальных клеточных стенок, особенности кутикулярной складчатости и др.), так и количественные различия по некоторым микроморфологическим признакам.

У всех исследованных видов обнаружены устьица двух типов: первичные и вторичные. Первичные устьица имели больший размер и бо-

лее выраженную кутикулярную складчатость. Среди Pyrinae устьичный диморфизм ранее наблюдали у видов из родов *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Malus*, *Pyracantha*, *Pyrus*, *Sorbus* (Boldt, Rank, 2010; Babosha et al., 2020; Kumakhova et al., 2021). Наше исследование добавляет к этому списку род *Aronia*. Доля первичных устьиц варьировала от 5% у *Cotoneaster melanocarpus* до 15% а у *Crataegus sanguinea*, что достаточно близко к диапазону 2–10%, ранее полученному нами для

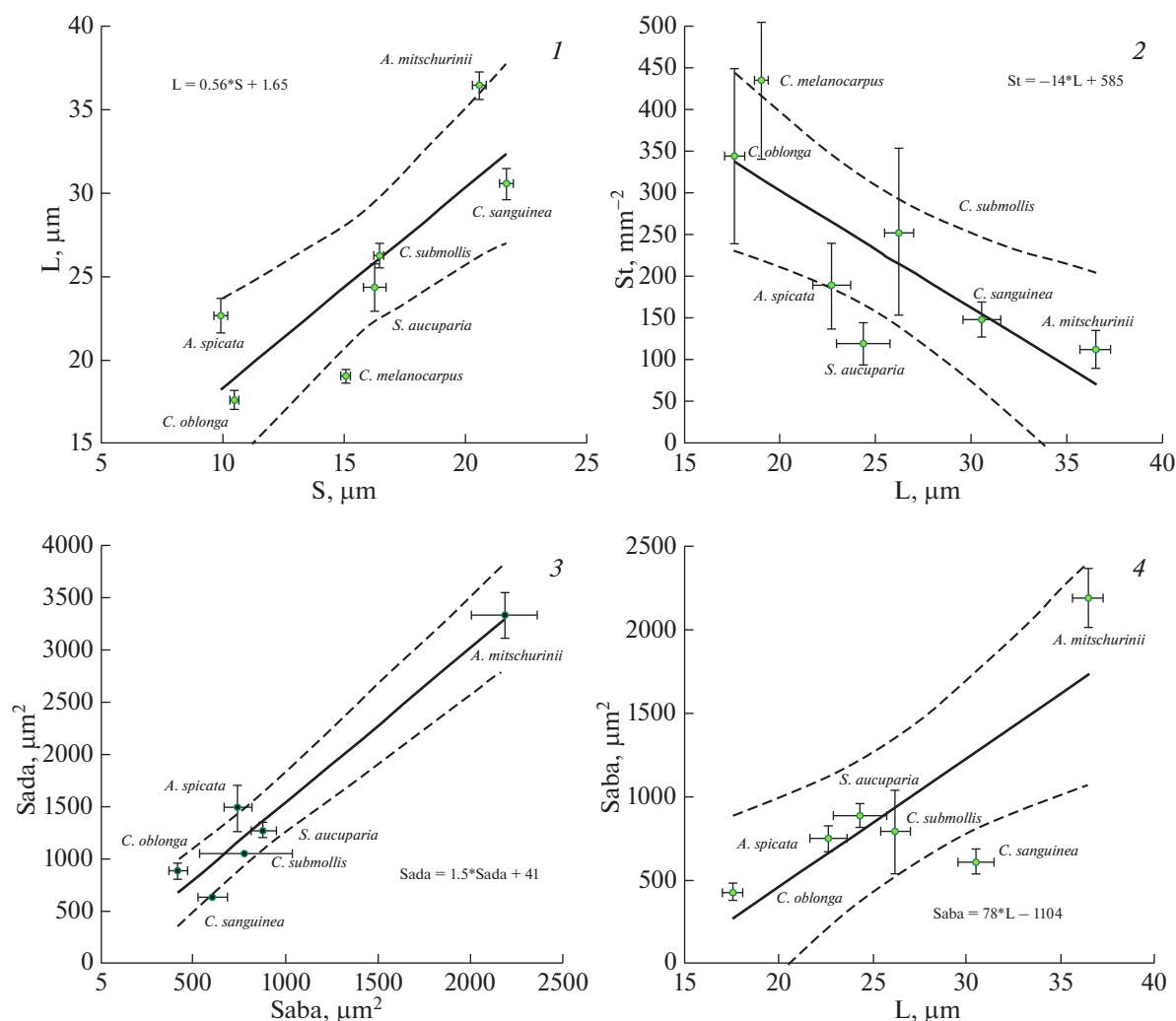


Рис. 7. Взаимозависимость некоторых параметров микроморфологии для 7 видов Pyrinae: 1 – зависимость средней длины устьица (L) от его ширины (S); 2 – плотности размещения устьиц (St) от средней длины устьица (L); 3 – средней площади основных клеток адаксиальной эпидермис ($Sada$) от средней площади клеток абаксиальной эпидермис ($Saba$); 4 – средней площади клеток абаксиальной эпидермис ($Saba$) от длины устьица (L). На графиках представлены средние значения каждого параметра и их доверительный интервал для каждого исследованного вида растений, линии регрессии и их доверительный интервал, уравнения для каждой линии регрессии.

Fig. 7. Interdependence of some micromorphological parameters in 7 Pyrinae species. Dependence of: 1 – the average length of stoma (L) on its width (S); 2 – the density of stomata placement (St) on the average stoma length (L); 3 – the average cell area in adaxial epidermis ($Sada$) on that in abaxial epidermis ($Saba$); 4 – the average cell area in abaxial epidermis ($Saba$) on stoma length (L). For each studied plant species, the average values of each parameter and their confidential interval, as well as the regression lines, their confidential intervals and equations are presented on the figures.

представителей рода *Malus* (Babosha et al., 2020). Известно, что мелкие устьица более чувствительны к изменениям условий внешней среды и быстрее закрываются при потере влаги по сравнению с более крупными (Giday et al., 2013). Поэтому учет устьичного полиморфизма может быть полезен при проведении экологического мониторинга.

В процессе развития листа рост различных его тканей происходит скоординировано, что отражается в появлении корреляционных взаимосвязей между количественными микроморфологическими параметрами (Pautov, 2011). У исследо-

ванных видов Pyrinae наблюдали некоторую корреляцию между площадью основных клеток абаксиальной и адаксиальной эпидерм, что свидетельствует об их возможной структурной и физиологической взаимосвязи в ходе клеточных делений. Аналогичную корреляцию этих параметров наблюдали также в работе Паутова и соавторов (Pautov et al., 2010). По мнению ряда авторов, уменьшение размеров клеток является одной из особенностей растений холодного климата, способствующих повышению их устойчивости (Miroslavov, 1994; Miroslavov, Kravkina, 1990).

Еще одной интересной закономерностью является достаточно стабильно наблюдаемая обратная корреляция между размерами устьиц и их числом (Blanke et al., 1994; Franks et al., 2009). Эта взаимозависимость обнаруживается при сравнении микроморфологии достаточно разнообразных видов и обусловлена необходимостью оптимизации интенсивности газообмена при сохранении прочности эпидермального слоя (Franks, Farquhar, 2007). Среди исследованного нами набора видов Ругинае мы наблюдали высокую отрицательную корреляцию ($R = -0.76$) между длиной и плотностью размещения устьиц. Зависимость между этими параметрами близка к таковой, что и у других растений (Franks et al., 2009).

У всех исследованных видов в той или иной степени наблюдали кутикулярную складчатость поверхности листьев. Складчатость большинства видов имела форму многочисленных параллельных микротяжей вдоль более длинной оси эпидермальной клетки, продолжающихся и на прилежащие клетки, образуя таким образом единый структурно-функциональный комплекс. Однако, у *Cotoneaster melanocarpus* и *Sorbus aucuparia* наблюдали, как правило, единственный на одной клетке, но более крупный и разветвленный кутикулярный тяж. Кутикулярную складчатость обоих типов наблюдали на поверхности основных клеток эпидермы на одной или обеих сторонах поверхности листа. Кроме того, радиально расходящимися микротяжами были окружены устьица и трихомы, а также папиллообразные структуры.

По мнению А.А. Паутова (Pautov, 2011), тяжи в области устьиц возникают на побочных и примыкающих к ним основных клетках эпидермы и являются выростами пектинового слоя клеточных стенок, покрытыми кутикулой. Складки изменяют структуру и величину напряжений в наружной клеточной стенке в зоне устьиц при изменении насыщения ее водой, что приводит к повышению реактивности и эффективности работы устьиц, а также препятствует их гидропассивному открыванию. Помимо этого, кутикулярная складчатость, вероятно, уменьшает смачиваемость поверхности листа: капли воды вследствие высокого поверхностного натяжения касаются только внешних кромок кутикулярных гребней и скатываются с эпидермы. Благодаря этому эффекту, споры многих патогенных грибов, которые не очень прочно зацеплены за складки кутикулы, легко смываются с поверхности во время дождей (Kumakhova et al., 2019).

В последние годы сделано несколько попыток построения филогенетических деревьев Ругинае (Maloideae, Rosaceae) на основе молекулярно-генетических данных (Campbell et al., 2007; Potter et al., 2007; Xiang et al., 2017; Zang et al., 2017). Так, в работе (Zang et al., 2017) исследование пластома

позволило выделить 4 ветви: А (*Amelanchier*, *Crataegus*, *Mespilus*); В (*Aronia*, *Cydonia*, *Chaenomeles*, *Malus*); С (*Cotoneaster*, *Pyrus*, *Sorbus*), D (*Pyracantha*). А. Takhtajan (2009) по совокупности молекулярно-генетических, эмбриологических, палинологических, сравнительно-анатомических, цитологических, фитохимических данных исследований последних лет, а также кладистического анализа многих таксонов предложил новое видение систематики Rosaceae, согласно которой таксоны *Sorbus* L., *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cydonia* Mill., *Chenomeles* Lindl., *Crataegus* L. и др. были включены в состав Pyroideae (Maloideae).

Распределение родов по ветвям в филогенетических деревьях разных авторов совпадает только частично, что может быть связано с использованием разных генов в качестве исходного материала. Все исследованные нами виды в той или иной степени имели кутикулярную складчатость на адаксиальной или абаксиальной поверхностях листьев. У *Cotoneaster* и *Sorbus*, помещенных Zang et al. (2017) в группу С, складчатость была представлена крупными одиночными тяжами, резко отличающимися от многочисленных мелких складок у других видов. Наоборот, характерные папиллозные структуры были свойственны только *Amelanchier* и *Sorbus*, которые во всех упомянутых выше филогенетических деревьях имели отдаленное родство. Это свидетельствует о том, что различие микроморфологических признаков может коррелировать с принадлежностью растения к таксонам разного уровня. При этом особенности строения микрорельефа эпидермы листьев Ругинае обладают достаточно высоким уровнем стабильности в пределах вида, что дает возможность использовать их в качестве диагностических признаков в систематике растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН (№ 122042700002-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — Turk. J. Bot. 37: 55–64.
<https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Assaad H., Zhou L., Carroll R.J., Wu G. 2014. Rapid publication-ready MS-Word tables for one-way ANOVA. — Springer Plus. 3: 474.
- [Babosha et al.] Бабоша А.В., Кумахова Т.Х., Рябенко А.С., Комарова Г.И. 2020. Полиморфизм устьиц листьев яблони *Malus domestica* Borkh. в горах и на равнине. — Изв. РАН. Серия биологическая. 4: 361–374.
- Blanke M.M., Höfer M., Pring R.J. 1994. Stomata and structure of tetraploid apple leaves cultured in vitro. — Ann. Bot. 73 (6): 651–654.

- Boldt K.M., Rank B. 2010. Stomata dimorphism in dicotyledonous plants of temperate climate. — *Feddes Repertorium*. 121 (5–6): 167–183.
<https://doi.org/10.1002/fedr.201000023>
- Campbell C.S., Evans R.C., Morgan D.R., Dickinson T.A., Arsenault M.P. 2007. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. — *Plant Syst. Evol.* 266: 119–145.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0545-y>
- Carr S.G.M., Carr D.G. 1990. Cuticular features of the Central Australian bloodwoods *Eucalyptus*, section *Corymbosae* (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn.* 102: 123–156.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
- Dehgan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- [Evert] Эверт Р.Ф. 2015. Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М. 600 с.
- Evert R.F., Eichhorn S.E. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development, 3rd ed. — Hoboken, New Jersey, USA. 601 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 111–133.
<https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Farquhar G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. — *Plant physiol.* 143 (1): 78–87.
<https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Franks P.J., Franks P.J., Drake P.L., Beerling D.J. 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. — *Plant Cell Environ.* 32: 1737–1748.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.002031.x>
- Giday H. et al. 2013. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: a case study in *Rosa hybrida*. — *J. Plant Physiol.* 170: 1309–1316.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.04.007>
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2006. Розоцветные (Rosaceae). Барнаул. 100 с.
- [Kumachova et al.] Кумахова Т.Х., Белошапкина О.О., Воронков А.С., Рябченко А.С. 2019. Морфофункциональная характеристика листьев и плодов Maloideae (Rosaceae): 6. Роль поверхностных тканей в формировании устойчивости к грибным болезням. — *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 180 (2): 95–101.
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-95-101>
- Kumachova T.Kh. et al. 2021. Leaf Epidermis in Rosaceae: Diversity of the Cuticular Folding and Microstructure. — *Proc. Natl. Acad. Sci., India Sect. B: Biol Sci.* 91 (2): 455–470.
<https://doi.org/10.1007/s40011-021-01244-z>
- [Mirosavov] Мирославов Е.А. 1994. Структурные адаптации растений к холодному климату. — *Бот. журн.* 79 (2): 20–26.
- [Mirosavov, Kravkina] Мирославов Е.А., Кравкина Е.М. 1990. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах. — *Бот. журн.* 75 (3): 368–375.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект Флоры Дагестана. Т. II. Махачкала. 222 с.
- [Pautov] Паутов А.А. 2009. Роль морфогенетических корреляций в возникновении гетеростоматности. — *Бот. журн.* 94 (6): 785–792.
- [Pautov] Паутов А.А. 2011. Расположение складок микрорельефа на побочных клетках устьиц *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae). — *Вестник СПбГУ*. 3 (2): 39–44.
- [Pautov, Vasilieva] Паутов А.А., Васильева В.А. 2010. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей Hamamelidaceae. — *Бот. журн.* 95 (3): 338–344.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Арбичева А.И., Яковлева О.В. 2010. Корреляции признаков строения листа *Agathis brownii* Lem. — *Вестник СПбГУ*. 3 (3): 21–28.
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Васильева В.А., Крылова Е.Г. 2015. Полиморфизм устьиц в эпидерме листа *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae) и его возможное значение. — *Бот. журн.* 100 (6): 540–549.
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Y., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. — *Trees*. 31 (1): 125–135.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — *Trees*. 33 (5): 1459–1474.
<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Сапач Ю.О., Иванова О.В., Крылова Е.Г. 2014. Микрорельеф поверхности листьев цветковых растений: устьичные кольца и выступы. — *Бот. журн.* 99 (6): 625–640.
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., ... and Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. — *Plant Syst. Evol.* 266 (1): 5–43.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9>
- [Ryabchenko, Babosha] Рябченко А.С., Бабоша А.В. 2011. Применение термопасты в качестве клеящего и теплопроводящего состава при исследовании биологических образцов на сканирующем электронном микроскопе с использованием замораживающей приставки. Патент РФ № 2445660, 20.03.2012. Бюл. № 8.
- [Taktajan et al.] Тахтаджян А.Л. и др. 1981. Жизнь растений (Цветковые растения). М. Т. 5 (2). С. 175–187.
- Takhtajan A. (ed.). 2009. Flowering plants. — Dordrecht, Netherlands. P. 293–324.
- Ullah F., Ayaz A., Saqib S., Parmar G., Bahadur S., Zaman W. 2021. Taxonomic implication of leaf epidermal anatomy of selected taxa of Scrophulariaceae from Pakistan. — *Microsc. Res. Tech.* 84 (3): 521–530.
<https://doi.org/10.1002/jemt.23608>

- Xiang Y., Huang C.H., Hu Y., Wen J., Li S., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. — *Mol. Biol. Evol.* 34 (2): 262–281.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>
- Zhang S.D., Jin J.J., Chen S.Y., Chase M.W., Soltis D.E., Li H.T., Yang J.B., Li D.Z., Yi T.S. 2017. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. — *New Phytol.* 214 (3): 1355–1367.
<https://doi.org/10.1111/nph.14461>
- [Zitte et al.] Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. 2007. Ботаника. Учебник для вузов. Т. 4. Экология. М. 256 с.

MICROMORPHOLOGY OF THE LEAF EPIDERMIS SURFACE IN SOME PYRINAE SPECIES (ROSACEAE)

A. V. Babosha^{a,#}, A. S. Ryabchenko^{a,##}, and T. Kh. Kumachova^{b,###}

^a Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

^b Russian State Agrarian University — Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Timiryazevskaya Str., 49, Moscow, 127550, Russia

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

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

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

Scanning electron microscopy (cryoSEM) was used to study the micromorphology of the leaf epidermis surface of species of 6 genera: *Sorbus* L., *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cydonia* Mill., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L. (Rosaceae). The surface of the leaves of the studied plants has two types of cuticular folding. In *C. melanocarpus* and *S. aucuparia*, larger and sometimes branched single cuticular strands, usually located on one cell, were observed. In other species, the folding has the form of numerous smaller parallel microstrands running along the long axis of the cell. Different degree of manifestation of both types of cuticular folding was observed on the surface of main epidermal cells on one or both sides of the leaf blades. In addition, the stomata and trichomes were surrounded by radial striations. Microstrands in *A. spicata* and *S. aucuparia* were also present on papillae in the area of stomata. All the studied species show stomatal dimorphism. Larger primary stomata with more pronounced cuticular strands are located at some distance or in the center of a group of several smaller secondary stomata. The proportion of primary stomata ranged from 5 to 17%. In the studied species, there is a negative correlation between the stomata length and stomata density, which is close to such correlation in other taxa.

Keywords: microrelief, cuticular striation, trichomes, papillae, stomata, epidermis

REFERENCES

- Akçin Ö.E., Şenel G., Akçin Y. 2013. Leaf epidermis morphology of some *Onosma* (Boraginaceae) species from Turkey. — *Turk. J. Bot.* 37: 55–64.
<https://doi.org/10.3906/bot-1202-33>
- Assaad H., Zhou L., Carroll R.J., Wu G. 2014. Rapid publication-ready MS-Word tables for one-way ANOVA. — *Springer Plus.* 3: 474.
- Babosha A.V., Kumachova T.K., Ryabchenko A.S., Komarova G.I. 2020. Stomata polymorphism in leaves of apple trees (*Malus domestica* Borkh.) growing under mountain and plain conditions. — *Biology Bulletin.* 47 (4): 352–363.
<https://doi.org/10.1134/S1062359020040032>
- Blanke M.M., Höfer M., Pring R.J. 1994. Stomata and structure of tetraploid apple leaves cultured in vitro. — *Ann. of Bot.* 73 (6): 651–654.
- Boldt K.M., Rank B. 2010. Stomata dimorphism in dicotyledonous plants of temperate climate. — *Feddes Repertorium.* 121 (5–6): 167–183.
<https://doi.org/10.1002/fedr.201000023>
- Campbell C.S., Evans R.C., Morgan D.R., Dickinson T.A., Arsenault M.P. 2007. Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): limited resolution of a complex evolutionary history. — *Plant Syst. Evol.* 266: 119–145.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0545-y>
- Carr S.G.M., Carr D.G. 1990. Cuticular features of the Central Australian bloodwoods *Eucalyptus*, section *Corymbosae* (Myrtaceae). — *Bot. J. Linn.* 102: 123–156.
- Czerepanov S.K. 1995. *Plantae vasculares rossiae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim)*. St. Petersburg. 992 p.
- Dehgan B. 1980. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 257–278.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01989.x>
- Evert R.F., Eichhorn S.E. 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, 3rd ed. — Hoboken, New Jersey, USA. 601 p.

- Evert R.F. 2015. Anatomiya rasteniy Ezau. Meristemy, kletki i tkani rasteniy: stroenie, funkcii i razvitie. M. 600 p.
- Fontenelle G.B., Costa C.G., Machado R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). — Bot. J. Linn. Soc. 116: 111–133. <https://doi.org/10.1006/bojl.1994.1056>
- Franks P.J., Farquhar G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. — Plant Physiol. 143 (1): 78–87. <https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Franks P.J., Franks P.J., Drake P.L., Beerling D.J. 2009. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. — Plant Cell Environ. 32: 1737–1748. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.002031.x>
- Giday H. et al. 2013. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: a case study in *Rosa hybrida*. — J. Plant Physiol. 170: 1309–1316. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.04.007>
- Kamelin R.V. 2006. Rozotsvetnyye (Rosaceae) [Rosaceae (Rosaceae)]. Barnaul. 100 p. (In Russ.).
- Kumachova T.Kh., Beloshapkina O.O., Voronkov A.S., Ryabchenko A.S. 2019. Morphofunctional characteristics of leaves and fruits in Maloideae (Rosaceae): b. the role of surface tissues in the formation of resistance to fungal diseases. — Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 180 (2): 95–101 (In Russ.). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-95-101>
- Kumachova T.Kh. et al. 2021. Leaf epidermis in Rosaceae: diversity of the cuticular folding and microstructure. — Proc. Natl. Acad. Sci., India Sect. B: Biol. Sci. 91 (2): 455–470. <https://doi.org/10.1007/s40011-021-01244-z>
- Miroslavov Ye.A. 1994. Structural adaptations of plants to cold climates. — Bot. Zhurn. 79 (2): 20–26 (In Russ.).
- Miroslavov Ye.A., Kravkina Ye.M. 1990. Comparative anatomy of the leaf of plants growing in the mountains at different heights. — Bot. Zhurn. 75 (3): 368–375 (In Russ.).
- Murtazaliyev R.A. 2009. Konspekt Flory Dagestana. [Synopsis of the Flora of Dagestan]. Vol. II. Makhachkala. 222 p. (In Russ.).
- Pautov A.A. 2009. The role of morphogenetic correlations in the occurrence of heterostomacy. — Bot. Zhurn. 94 (6): 785–792 (In Russ.).
- Pautov A.A. 2011. The location of microrelief folds on the side cells of the stomata of *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. (Hydrangeaceae). — Vestnik SPbGU. 3 (2): 39–44 (In Russ.).
- Pautov A.A., Arbicheva A.I., Yakovleva O.V. 2010. Correlations of leaf structure features of *Agathis brownii* Lem. — Vestnik SPbGU. 3 (3): 21–28 (In Russ.).
- Pautov A.A., Vasil'yeva V.A. 2010. The role of the shape of the main cells of the epidermis in the morphogenesis of the leaf of representatives of Hamamelidaceae. — Bot. Zhurn. 95 (3): 338–344 (In Russ.).
- Pautov A.A., Vasil'yeva V.A., Krylova Ye.G. 2015. Stomatal polymorphism in the leaf epidermis of *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae) and its possible significance]. — Bot. Zhurn. 100 (6): 540–549 (In Russ.).
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Y., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. — Trees. 31 (1): 125–135. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O., Sapach Y., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — Trees. 33 (5): 1459–1474. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- Pautov A.A., Sapach Y.O., Ivanova O.V., Krylova E.G., 2014. Surface ornamentation in leaves of flowering plants: stomatal rims and ledges. — Bot. Zhurn. 99 (6): 625–640 (In Russ.).
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., ... and Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. — Plant Syst. Evol. 266 (1): 5–43. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9>
- Ryabchenko A.S., Babosha A.V. 2011. Using thermal compound as adhesive and heat-conducting composition when analysing biological samples on scanning electron microscope using freezing attachments. RU patent 2445660.
- Takhtajan A.L. et al. 1981. Zhizn' rasteniy (Tsvetkovye rasteniya) [Plant life (Flowering plants)]. Moscow. Vol. 5 (2). P. 175–187 (In Russ.).
- Takhtajan A. (ed.). 2009. Flowering plants. — Dordrecht, Netherlands. P. 293–324.
- Ullah F., Ayaz A., Saqib S., Parmar G., Bahadur S., Zaman W. 2021. Taxonomic implication of leaf epidermal anatomy of selected taxa of Scrophulariaceae from Pakistan. — Microsc. Res. Tech. 84 (3): 521–530. <https://doi.org/10.1002/jemt.23608>
- Xiang Y., Huang C.H., Hu Y., Wen J., Li S., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. 2017. Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. — Mol. Biol. Evol. 34 (2): 262–281. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw242>
- Zhang S.D., Jin J.J., Chen S.Y., Chase M.W., Soltis D.E., Li H.T., Yang J.B., Li D.Z., Yi T.S. 2017. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. — New Phytol. 214 (3): 1355–1367. <https://doi.org/10.1111/nph.14461>
- Zitte, P., Vailer, E.V., Kaderait, I.V., Brezinski, A., Kerner, K. 2007. Botanika. Uchebnik dlya vuzov. Tom 4: Ekologiya. M. 256 p. (In Russ.).

СТРОЕНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА И ОПЫЛЕНИЕ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *RIBES* (GROSSULARIACEAE)

© 2023 г. Л. Ф. Яндовка^{1,*}, И. В. Барабанов¹

¹Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
Наб. реки Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

*e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

Поступила в редакцию 29.10.2022 г.

После доработки 11.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Изучено строение пыльцевого зерна и опыление у ряда представителей рода *Ribes*, которые произрастают на территории ботанических садов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург). У исследуемых растений пыльца пороово-оровая. Встречаются нарушения ее морфологии, причем более всего у *Ribes mandshuricum*, *R. ussuriense*, *R. alpinum*, *R. dikusha*, *R. pauciflorum*. Выявлен высокий процент морфологически сформированной (фертильной) пыльцы (80.3 ± 1.9 – $96.4 \pm 1.0\%$) и невысокая ее жизнеспособность при прорастивании. Лучше прочих прорастает пыльца *R. sanguineum*, *R. spicatum*, *R. nigrum*, *R. ussuriense*, *R. aureum* (45.0 ± 2.8 – $29.0 \pm 2.5\%$). Установлено, что у некоторых видов пыльца способна прорасти внутри пыльника. Выявлены опылители цветков *Ribes* – представители *Apis*, *Bombus* и *Chrysopa oculata*. Прорастание пыльцевого зерна на рыльце пестика активное. Прохождение пыльцевой трубки до семязачатка длится 3–5 суток. В завязи развиваются 4 геми-ортотропных семязачатка в 6–10 “этажей”. Пыльца попадает на рыльце в двухклеточном состоянии, деление генеративной клетки с образованием спермиев происходит в пыльцевой трубке. Менее всего нарушений, касающихся структуры пыльцы и процессов опыления в условиях Санкт-Петербурга, у *R. sanguineum*, *R. spicatum*, *R. nigrum*, *R. aureum*.

Ключевые слова: *Ribes*, Grossulariaceae, пыльцевое зерно, опыление

DOI: 10.31857/S000681362301009X, **EDN:** LOEBPP

В роде *Ribes* L. насчитывается 100–150 видов, обитающих в северной умеренной зоне обоих полушарий, горах Центральной Америки и Северной Африки (Firsov, Yandovka, 2018). Это листопадные, реже вечнозеленые кустарники, имеющие гладкие или колючие побеги с очередными лопастными листьями. Цветки собраны в кистях, реже пучках или одиночные. Представители рода *Ribes* – обоеполые, реже раздельнополые растения.

Познание закономерностей организации и функционирования генеративных органов растений, определяющих специфику процессов воспроизведения, размножения, возобновления и репродуктивную стратегию, как отдельного растения, так и популяции, является актуальным для любого семейства цветковых растений. Представители сем. Grossulariaceae (Крыжовниковые) в этом отношении не являясь исключением. Важным компонентом исследования процессов репродукции является изучение механизмов и эффективности опыления. Опыление поддерживает высокий уровень гетерозиготности в популяции,

определяя целостность вида. Основным структурным элементом опыления является пыльцевое зерно. Изучение его структуры и качества важно при исследовании репродукционных процессов у растений.

Систематика рода *Ribes* и положение отдельных видов рода является предметом дискуссий. В решении этого вопроса анализ пыльцы также может иметь значение. Изучение морфологии, фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен является необходимым показателем и при определении филогенетических связей в роде *Ribes*. Сравнительный пороово-оровый анализ пыльцы, скульптуры поверхности у изученных видов позволяет определить черты сходства и различия у разных видов, и, следовательно, определить степень генетического родства сравниваемых форм.

Изучение пыльцы и процессов опыления у представителей *Ribes* важно и с практической точки зрения. Выявление видов, образующих пыльцу высокого качества, имеет значение в генетико-селекционной работе.

Наиболее полно пыльца смородины изучена Huang Pu-Hwa, Ye Wan-hui (Huang P.H., Ye W.-h., 1989), Ю.В. Бурменко и др. (Burmenko et al., 2009), О.А. Гавриловой и О.А. Тихоновой (Gavrilova, Tikhonova, 2013, 2016). Сведения о морфологии пыльцы отдельных представителей сем. Grossulariaceae имеются в работах Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешинной (Kupriyanova, Aleshina, 1972), A.A.M.L. Verbeek-Reuvers (Verbeek-Reuvers, 1977), Hesse et al. (Hesse et al., 2009). У видов рода *Ribes* жизнеспособность пыльцы определяется исследователями как высокая — подавляющее большинство пыльцевых зерен нормально развиты и характеризуются высокой оплодотворяющей способностью (Gavrilova, Tikhonova, 2016).

Процессы опыления и прорастания пыльцы в столбике пестика по крыжовниковым в литературе слабо освещены. Имеются лишь отдельные сведения об эмбриологических аспектах этих процессов у смородины. В.Ю. Мандрик и М.А. Андрусак (Mandrik, Andrusyak, 1969a, b) изучили фазы деления ядра генеративной клетки при прорастании пыльцы на искусственной питательной среде. А.Я. Радионенко (Radionenko, 1970) рассмотрены процессы образования пыльцевой трубки возле верхушки столбика пестика и процессы вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок у *Ribes nigrum*. А.А. Мелехина и Л.И. Якобсон (Melekhina, Yakobson, 1971) проследили ход процессов опыления и оплодотворения при скрещиваниях *Ribes*. В литературе отсутствует детальное описание прорастания пыльцы *in vivo* после ее попадания на рыльце пестика.

Перечисленные проблемы стали основанием для исследования, целью которого было определение особенностей пыльцевых зерен, опыления и прорастания пыльцы на рыльце пестика и искусственной питательной среде у видов *Ribes* для выявления видов, характеризующихся пыльцой максимальной жизнеспособности, пригодной для селекционной работы в условиях г. Санкт-Петербурга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были растения видов *Ribes* L. из коллекции открытого грунта Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (*Ribes sachalinense* (F. Schmidt) Nakai, *R. sanguineum* Purch., *R. rubrum* L., *R. mandschuricum* (Maxim.) Kom., *R. spicatum* E. Robson, *R. saxatile* Pall., *R. aureum* Pursh., *R. alpinum* L., *R. nigrum* L.). Их характеристика приводится в статье Г.А. Фирсова и Л.Ф. Яндовка (Firsov, Yandovka, 2018). Использовались также виды, произрастающие в питомнике Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова: *Ribes dikuscha* Fisch. ex Turcz., *R. hudsonianum* Rich., *R. nigrum* ssp. *europaeum*

Zanez, *R. nigrum* ssp. *sibiricum* (Wolf.), *R. pauciflorum* Turcz. ex Pojark., *R. usuriense* Jancz ex M. Vilm.

Все исследуемые растения — многолетние листопадные кустарники, стелющиеся или крупные прямостоячие. Цветки обоеполые (у *Ribes alpinum* раздельнополые цветки), собраны в кистевидные соцветия.

Для определения фертильности и жизнеспособности пыльцы использовали свежую пыльцу (срок хранения не более 10 суток). Фертильность пыльцы оценивали окрашиванием ацетокармином, жизнеспособность — прорастанием на искусственной питательной среде (Romanova et al., 1988). Для изучения морфологии пыльцевых зерен их обрабатывали с использованием ацетолитического метода (Erdtman, 1952). Затем просматривали пыльцу на сканирующем электронном микроскопе Zeiss EVO-40 в Центре коллективного пользования “Атомно-силовой и электронной микроскопии” РГПУ им. А.И. Герцена. Прохождение пыльцевой трубки в столбике пестика изучали, приготовив анатомические срезы, которые просматривали также на сканирующем электронном микроскопе.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У исследуемых растений *Ribes* нормально развитые пыльцевые зерна сферической, реже эллипсоидной формы, с вогнутыми латеральными плоскостями. Пыльца является порово-оровой. Она характеризуется сложными апертурами. У такой пыльцы в поре видна экваториально вытянутая ора. Ора образована в результате утончения или полного отсутствия в поре слоев экзины. Обычно ора имеет линзовидные очертания (Punt et al., 2007). По диаметру ора больше ширины экзоапертуры (поры), поэтому как бы прикрывает пору (рис. 1g), при этом очертания эндопоры и эктопоры не соответствуют друг другу. У изученных растений порово-оровая пыльца в очертании округлая (рис. 1a) или округло-угловатая (рис. 1b). У смородин между двумя обозначенными типами пыльцевых зерен имеются переходные формы, выражающиеся, как правило, в аномальном расположении оры и ее размерах. Плоскости пыльцевого зерна имеют околооровые зоны (рис. 1c), различающиеся у разных видов по форме и размерам. Оры в околооровой зоне располагаются или в ее центре, или смещены к периферии зоны (рис. 1f, g). Околооровые зоны у ряда видов хорошо обособленные, но в некоторых случаях они способны сливаться между собой (рис. 1d). Структура околооровых зон у большинства исследуемых видов мелкозернистая, однако, у *R. usuriense* она гладкая, а у *R. sanguineum*, *R. rubrum* и *R. saxatile* крупнозернистая. У изученных видов оры выпуклые (рис. 1a–h), прикрывают пору, располагаются по 1 или 2 (реже, рис. 1f) на

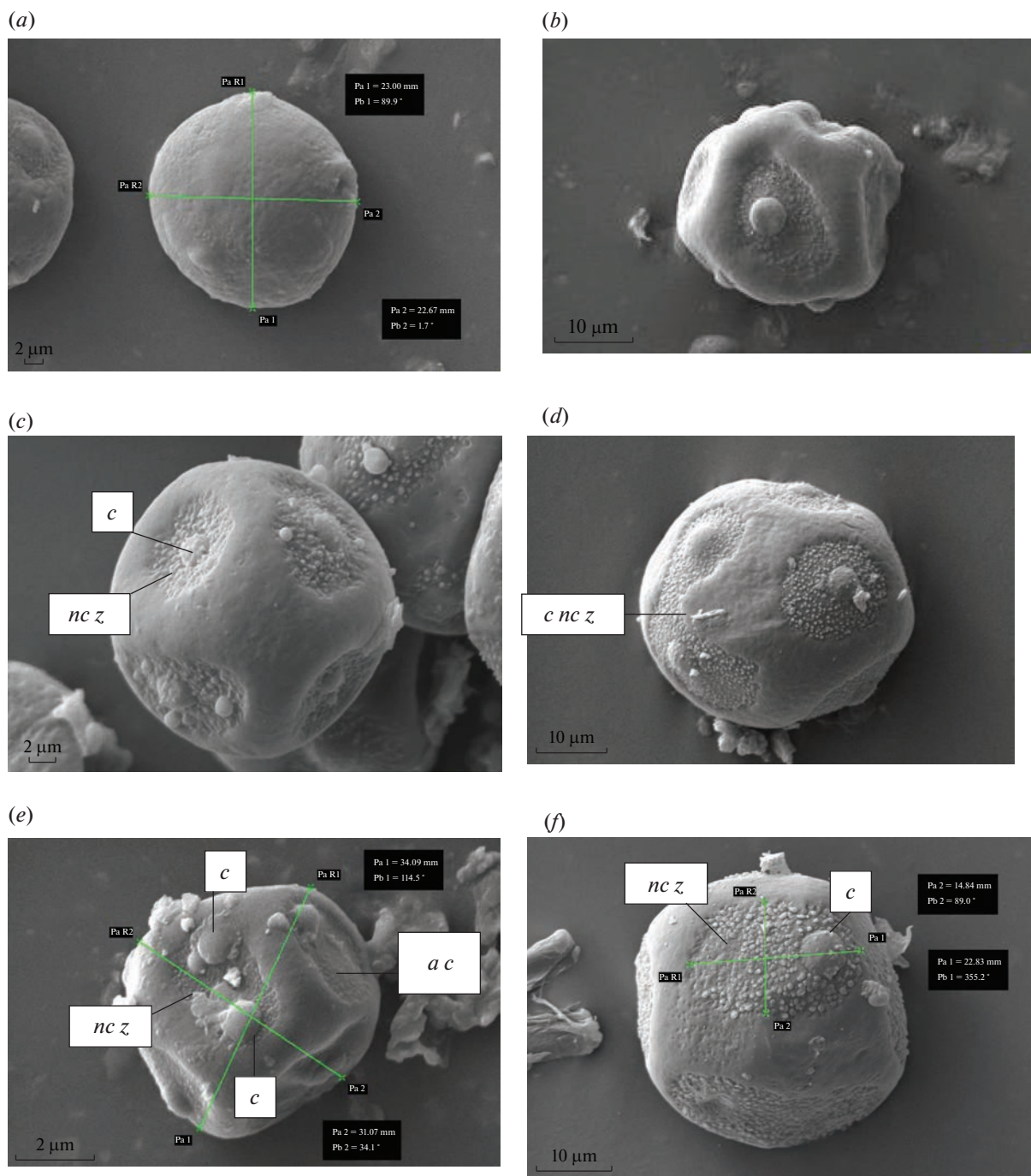


Рис. 1. Пыльца у представителей *Ribes*. *a* – *Ribes alpinum*; *b* – *R. hudsonianum*; *c* – *R. saxatile*; *d* – *R. aureum*; *e* – *R. hudsonianum*; *f, g* – *R. rubrum*; *h* – *R. sanguineum*; *i* – *R. saxatile*; *j* – *R. ussuriense*; *k* – *R. mandshuricum*; *l* – *R. nigrum*. *c nc z* – слияние околооровых зон; *spg* – сморщивание пыльцевого зерна; *bp* – граница поры под орой; *c* – ора; *nc z* – околооровая зона; *lp* – крупная пыльца; *mp* – пыльца средних размеров; *a c* – отсутствие оры.

Fig. 1. Pollen of the representatives of *Ribes*. *a* – *Ribes alpinum*; *b* – *R. hudsonianum*; *c* – *R. saxatile*; *d* – *R. aureum*; *e* – *R. hudsonianum*; *f, g* – *R. rubrum*; *h* – *R. sanguineum*; *i* – *R. saxatile*; *j* – *R. ussuriense*; *k* – *R. mandshuricum*; *l* – *R. nigrum*. *c nc z* – confluence of the zones surrounding colpi; *spg* – shrinkage of pollen grains; *bp* – the pore boundary under the colpus; *c* – colpus; *nc z* – zone around colpus; *lp* – large pollen; *mp* – medium-sized pollen; *a c* – absence of colpus.

одну зону. Поверхность оры может быть ровной (рис. 1*b, e, h*) или мелкобугорчатой (рис. 1*c, d, i*).

Скульптура поверхности пыльцевого зерна различная – от гладкой до гранулярной, мелко-сетчатой либо струйчатой.

Краткая характеристика пыльцевых зерен у видов Ribes.

Ribes alpinum. Пыльцевое зерно шарообразное, диаметром около 22 мкм. Зоны вокруг оры обособленные, округлые, со слабо зернистой по-

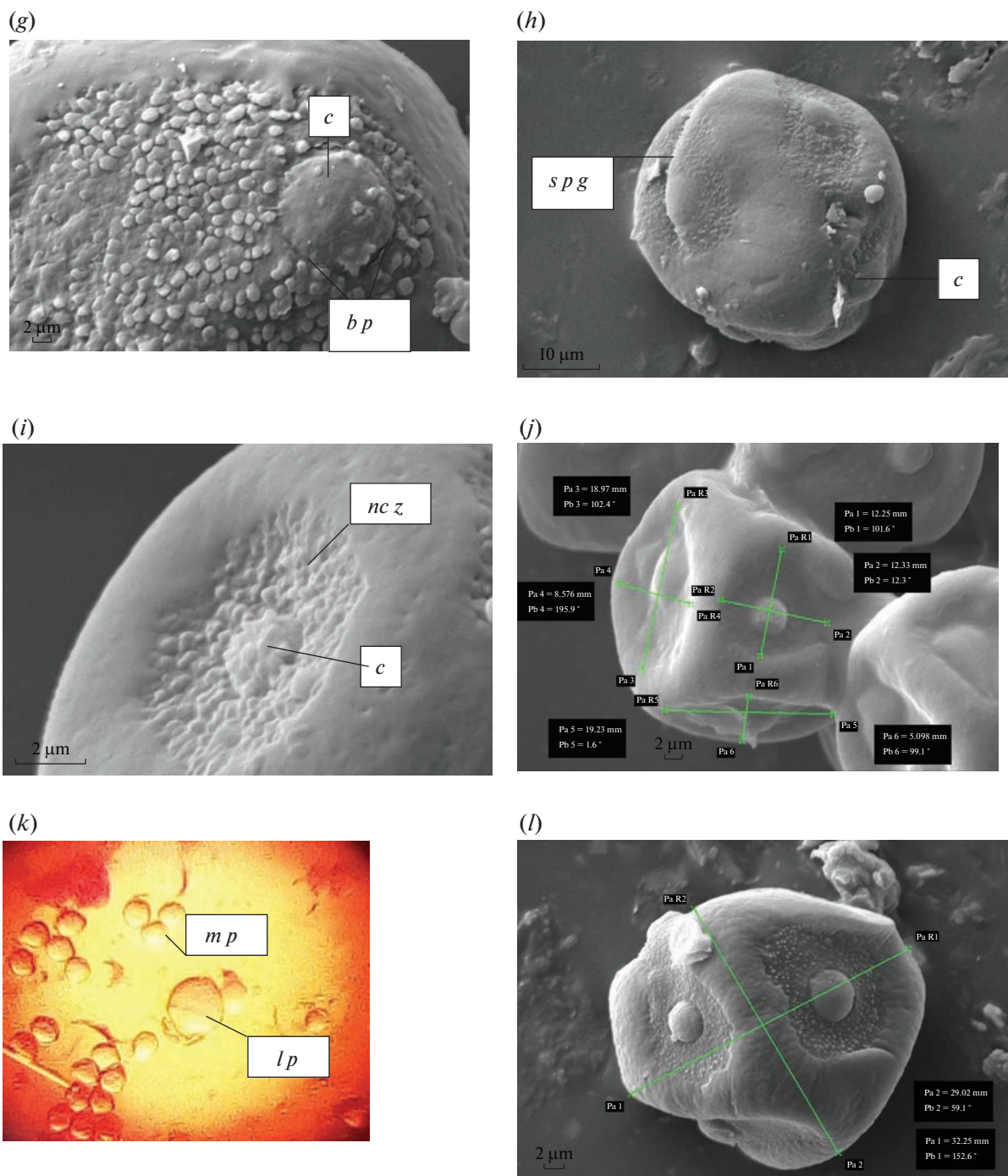


Рис. 1. Окончание.

верхностью. Таких зон 5–6 на одно зерно, в центре содержат по одной выпуклой оре с невыраженной структурой. Скульптура поверхности пыльцы слабо морщинистая.

Ribes aureum. Пыльцевое зерно шаровидное, диаметр достигает 36 мкм. Околооровых зон 6–8 на одно пыльцевое зерно, встречаются обособленные зоны округлой формы (диаметр от 13 до 17 мкм) и сливающиеся зоны, приобретающие

подковообразную форму. Скульптура поверхности пыльцевого зерна напоминает таковую у *R. alpinum* – слабо морщинистая, поверхность зон вокруг оре с ярко выраженной зернистостью. Оры выпуклые, расположены в центре зон, характеризуются зернистой поверхностью.

Ribes dikusha. Пыльцевое зерно шаровидное, диаметром до 29 мкм, несет от 5 до 7 околооровых зон округлой формы, не имеющих тенденции к

слиянию. Поверхность пыльцевого зерна гладкая, скульптура поверхности околооровых зон слабо зернистая. Околооровые зоны диаметром около 15 мкм, в их центре находится сильно выпуклая крупная ора (5–6 мкм в диаметре).

Ribes hudsonianum. Пыльцевое зерно неправильной формы, но приближающейся к шаровидной форме, с ярко выраженными вогнутыми плоскостями. Диаметр пыльцевого зерна около 27 мкм. Зоны вокруг оры эллипсоидной формы (около 15 мкм в длину и 11 мкм в ширину), 7–9 на пыльцевое зерно. Структура поверхности пыльцевого зерна гладкая, поверхность зоны вокруг оры зернистая. Оры выпуклые, с невыраженной структурой, располагаются в центре околооровых зон, однако некоторые зоны лишены ор и пор.

Ribes mandshuricum. Пыльцевое зерно шарообразное, до 30 мкм в диаметре, поверхность морщинистая либо слабо морщинистая. Пыльцевые зерна несут 4–5 крупных околооровых зон с выраженной зернистой скульптурой, имеющих тенденцию к слиянию. Оры слабо выпуклые, их структура не выражена, расположены ближе к периферии зоны. Часть зон лишена оры.

Ribes nigrum. Пыльцевые зерна неправильной формы, оры (5–6 на пыльцевое зерно) располагаются на вогнутых гранях, некрупные (12–14 мкм в длину и 8–10 мкм в ширину), околооровые зоны имеют тенденцию к слиянию. Диаметр зерна до 30 мкм. Скульптура поверхности пыльцевого зерна слабоморщинистая, оровых зон – выражено зернистая. Оры расположены центрально, имеют правильную округлую форму, выпуклые.

Ribes pauciflorum. Пыльцевое зерно имеет форму, приближающуюся к шаровидной, грани вогнутые, несут некрупные (около 10 мкм в диаметре) округлые околооровые зоны в количестве 5 или 6, имеющие тенденцию к слиянию и образованию зон подковообразной формы. Поверхность пыльцевого зерна выемчатая, зоны вокруг оры имеют слабо зернистую структуру, расположены центрально. Диаметр пыльцевого зерна около 29 мкм.

Ribes rubrum. Пыльцевое зерно крупное (диаметр 36 мкм), шарообразное, с гладкой поверхностью. Несет 6 крупных (до 22 мкм в длину и 14 мкм в ширину) эллипсоидных околооровых зон с выраженной крупнозернистой структурой. Оры расположены ближе к периферии зоны, выпуклые, не имеют выраженной структуры.

Ribes sanguineum. Пыльцевое зерно широкояйцевидной формы, его длина 33 мкм, ширина 29 мкм. Околооровых зон 3–4 на зерно. Скульптура поверхности пыльцевого зерна струйчатая.

Ribes saxatile. Пыльцевое зерно некрупное (диаметр до 22 мкм), шаровидное, несет до 8 маленьких (~8 мкм в диаметре), округлых околооровых зон, не сливающихся между собой, крупно-

зернистой структуры. Оры выпуклые, расположены в зоне центрально, их структура не отличается от общей структуры зоны. Поверхность пыльцевого зерна не имеет выраженных скульптурных особенностей, гладкая.

Ribes ussuriense. Форма пыльцевого зерна неправильная, приближается к кубической форме, с выраженными вогнутыми гранями. Диаметр пыльцевого зерна 30–31 мкм. Оры (5–7 на одно зерно) выпуклые, расположены центрально, либо смещены к периферии. Скульптура поверхности пыльцевого зерна, околооровых зон и ор гладкая (рис. 1а–л).

Эти характеристики согласуются со сведениями О.А. Гавриловой и О.А. Тихоновой (Gavrilova, Tikhonova, 2013) о морфологии пыльцы видов сем. Grossulariaceae.

Анализируя полученные данные, среди изученных видов можно выделить две группы, различающиеся по морфологии пыльцевого зерна:

I. *Ribes hudsonianum*, *R. nigrum*, *R. pauciflorum*, *R. ussuriense* – пыльцевое зерно неправильной формы, с явно выраженными вогнутыми латеральными плоскостями.

II. *Ribes aureum*, *R. mandshuricum*, *R. dikusha*, *R. saxatile*, *R. spicatum*, *R. rubrum*, *R. sanguineum* – пыльцевое зерно шарообразной формы, без вогнутых плоскостей, зоны вокруг оры часто сливаются.

Предполагается, что виды, принадлежащие к одной группе, характеризуются большей степенью родства по сравнению с видами из разных групп.

Пыльца смородины характеризуется широким полиморфизмом не только между разными видами, но и внутри одного вида. Иную скульптуру поверхности пыльцы у некоторых пыльцевых зерен от типичной для вида скульптуры следует рассматривать как аномальность. Нарушения морфологической структуры пыльцевых зерен разнообразны. Деформации пыльцы, встречающиеся чаще всего, проявляются в значительном (рис. 1h) или небольшом сжатии клеточного содержимого (рис. 1l). Значительно сжатая пыльца не окрашивается ацетокармином, что свидетельствует о ее морфологической несформированности; такая пыльца не прорастает на искусственной питательной среде. Как нарушение морфологии пыльцы встречаются также: наличие одной оры в апертурной области (околооровой зоне) вместо двух ор (рис. 1e), отсутствие симметрии в расположении пор и ор, неравномерное распределение по пыльцевому зерну ор, различие размеров околооровых зон в пределах одного пыльцевого зерна (рис. 1j). У всех видов встречается слишком крупная пыльца (рис. 1k). Чрезмерно крупная пыльца (более 50 мкм) у видов *Ribes* почти вся деформированная, что выражается в ее

Таблица 1. Фертильность пыльцевых зерен видов *Ribes*, определяемая окрашиванием ацетокармином
Table 1. Fertility of pollen grains of *Ribes* species as determined by acetocarmine staining

Вид Species	Пыльцевые зерна/Pollen grains							
	всего total	с измененной формой of modified form		окрашенные stained		крупные large	средние medium	мелкие small
	шт./pcs.	шт./pcs.	%	шт./pcs.	% $\pm m$	%		
<i>Ribes sanguineum</i>	314	1	0.3	280	89.2 $\pm$ 1.7	1.9	92.7	5.4
<i>R. aureum</i>	606	3	0.5	529	87.3 $\pm$ 1.3	2.0	94.6	3.4
<i>R. spicatum</i>	549	14	2.6	480	87.4 $\pm$ 1.4	3.3	91.3	5.4
<i>R. mandschuricum</i>	427	54	12.7	363	85.1 $\pm$ 1.7	2.6	80.7	3.0
<i>R. alpinum</i>	396	36	10.0	318	80.3 $\pm$ 1.9	4.5	81.8	13.6
<i>R. nigrum</i>	286	6	2.1	268	93.7 $\pm$ 1.4	6.3	86.7	7.0
<i>R. hudsonianum</i>	300	11	3.6	289	96.4 $\pm$ 1.0	7.8	89.2	3.0
<i>R. dikusha</i>	220	15	6.9	203	92.2 $\pm$ 1.8	5.2	90.5	4.3
<i>R. ussuriense</i>	280	23	10.4	251	89.6 $\pm$ 1.8	5.4	92.6	2.0
<i>R. pauciflorum</i>	300	20	6.7	265	88.2 $\pm$ 1.9	3.2	87.4	9.4
<i>R. saxatile</i>	324	16	5.0	284	87.7 $\pm$ 1.7	1.0	91.8	7.2
<i>R. rubrum</i>	260	3	1.2	234	90.0 $\pm$ 0.6	4.3	79.9	15.8

вытягивании вдоль полярной оси, сжатию, в редких случаях чрезмерной бугристости. Такая пыльца обычно не окрашивается ацетокармином (не является фертильной) и не прорастает на искусственной питательной среде. Как видно из таблицы 1, более всего деформированной пыльцы у *R. mandschuricum* (12.7%), *R. ussuriense* (10.4%), *R. alpinum* (10.0%), *R. dikusha* (6.9%) и *R. pauciflorum* (6.7%). У всех видов встречается также слишком мелкая пыльца (менее 20 мкм), которая обычно, как и крупная пыльца, деформированная и не способная к оплодотворению. При проращивании на искусственной питательной среде она либо не прорастает, либо дает пыльцевые трубки, быстро останавливающиеся в росте (короткие). Больше всего мелкой пыльцы у *R. rubrum* (15.8%) и *R. alpinum* (13.6%).

Наиболее пригодной для оплодотворения считается пыльца средних размеров (21–49 мкм; рис. 1к). Больше всего пыльцы средних размеров у *R. saxatile* (91.8%), *R. sanguineum* (92.7%), *R. ussuriense* (92.6%) и *R. aureum* (94.6%) (табл. 1).

Нормально сформированная (фертильная) пыльца окрашивается ацетокармином. Как видно из таблицы 1, изученные растения имеют высокий процент окрашивания пыльцы: 80.3 $\pm$ 1.9% (*R. alpinum*), 85.1 $\pm$ 1.7% (*R. mandschuricum*), 87.3 $\pm$ 1.3%–87.7 $\pm$ 1.7% (*R. aureum*, *R. spicatum*, *R. saxatile*), 88.2 $\pm$ 1.9% (*R. pauciflorum*), 89.2 $\pm$ 1.7% (*R. sanguineum*), 89.6 $\pm$ 1.8% (*R. ussuriense*), 90.0 $\pm$ 0.6% (*R. rubrum*), 92.2 $\pm$ 0.8% (*R. dikusha*), 93.7 $\pm$ 1.4% (*R. nigrum*), 96.4% (*R. hudsonianum*).

Несмотря на то что пыльца смородины в большинстве своем нормально сформирована, прорастание ее на искусственной питательной среде демонстрирует довольно низкие результаты. Наиболее ценными для оплодотворения считаются пыльцевые зерна, образующие пыльцевые трубки средней длины (5–6 диаметров пыльцевого зерна); короткие пыльцевые трубки не способны обеспечить доставку спермиев к зародышевому мешку, а длинные трубки, как показали наблюдения, часто прорастают с аномалиями — изгибаются, закручиваются в столбике пестика и также часто не способны дорасти до микропиле. Процент проросших на искусственной питательной среде пыльцевых зерен у изученных видов показан в таблице 2. Лучше всего прорастает пыльца *R. sanguineum* (45.0 $\pm$ 2.8%), *R. spicatum* (41.0 $\pm$ 2.4%), *R. nigrum* (36.1 $\pm$ 2.6%), *R. aureum* (29.0 $\pm$ 2.5%). Наибольшее количество пыльцевых зерен, проросших пыльцевыми трубками средней длины, наблюдается у видов *R. sanguineum* (60.6%), *R. spicatum* (51.2%), *R. nigrum* (47.8%).

У части видов *Ribes* пыльца способна прорастать, находясь еще внутри пыльника. Проросшая внутри пыльника пыльца в основном образует неправильно ориентированные пыльцевые трубки. Часто они изгибаются, быстро останавливаются в росте и лопаются, образуя на конце булавоподобные утолщения (рис. 2а–с). В таблице 3 приведены виды, у которых в пыльнике наблюдали прорастание пыльцы. Обычно прорастание неполное, однако у некоторых видов (*R. mandschuricum*, *R. sachalinense*, *R. spicatum*) пыльцевые зерна проросли как пыльцевыми трубками

Таблица 2. Жизнеспособность пыльцевых зерен *Ribes*, определяемая проращиванием на искусственной питательной среде**Table 2.** Viability of *Ribes* pollen grains as determined by germination on an artificial nutrient medium

Вид Species	Всего просмотрено пыльцевых зерен, шт. Number of examined pollen grains	Пыльцевых зерен, из них проросших пыльцевыми трубками Share of germinated pollen grains; of them germinated with pollen tubes			
		всего, % $\pm m$ total, % $\pm m$	длинными, % long, %	средней длины, % medium, %	короткими, % short, %
<i>Ribes aureum</i>	320	29.0 $\pm$ 2.5	3.2	27.1	69.5
<i>R. alpinum</i>	230	16.0 $\pm$ 2.4	0	32.4	67.5
<i>R. hudsonianum</i>	256	21.9 $\pm$ 2.6	10.7	32.1	57.1
<i>R. mandshuricum</i>	295	11.8 $\pm$ 1.8	0	0	100.0
<i>R. dikuscha</i>	200	19.0 $\pm$ 2.7	0	5.0	94.7
<i>R. nigrum</i>	324	36.1 $\pm$ 2.6	33.3	47.8	18.8
<i>R. sanguineum</i>	300	45.0 $\pm$ 2.8	17.9	60.6	36.7
<i>R. saxatile</i>	182	14.8 $\pm$ 2.6	0	0	100.0
<i>R. spicatum</i>	200	41.0 $\pm$ 2.4	27.0	51.2	31.0
<i>R. usuriense</i>	200	17.0 $\pm$ 2.6	0	26.5	73.5

Таблица 3. Проращение пыльцевых зерен внутри пыльника у некоторых видов *Ribes* (окрашивание ацетокармином)**Table 3.** Germination of pollen grains of some *Ribes* species inside the anther (acetocarmine staining)

Вид Species	Зона соцветия Inflorescence zone	Всего просмотрено пыльцевых зерен, шт. Number of examined pollen grains	Пыльцевых зерен, из них проросших пыльцевыми трубками Share of germinated pollen grains; of them germinated with pollen tubes			
			всего, % $\pm m$ total, % $\pm m$	длинными, % long, %	средней длины, % medium, %	короткими, % short, %
<i>Ribes spicatum</i>	ЦЗ/с з i	41	34/82.9	32.4	50.0	17.6
	ОкС/е i	79	3/3.8	0	100.0	0
<i>R. sachalinense</i>	ЦЗ/с з i	75	21/28.0	0	71.4	28.6
	ОкС/е i	55	2/3.6	0	100.0	0
<i>R. sanguineum</i>	ОС/ b i	91	7/7.7	0	100.0	0
	ЦЗ/с з i	33	24/72.7	0	100.0	0
	ОкС/е i	118	59/50.0	0	100.0	0
<i>R. mandshuricum</i>	ОС/ b i	71	1/1.4	0	100.0	0
	ЦЗ/с з i	104	22/21.2	0	100.0	0
	ОкС/е i	179	1/0.6	0	0	100.0
<i>R. aureum</i>	ОС/ b i	95	15/15.8	46.7	53.3	0
	ЦЗ/с з i	98	15/15.3	0	100.0	0
	ОкС/е i	90	10/11.1	0	100.0	0

Примечание. Зоны соцветия: ОС — основание соцветия, ЦЗ — центральная зона, ОкС — окончание соцветия.

Note. Inflorescence zones: b i — inflorescence base, c z i — central zone, e i — end of inflorescence.

средней длины, способными к оплодотворению, так и короткими пыльцевыми трубками (табл. 3).

Установлено, что процент проращивания пыльцы внутри пыльника неодинаковый в цветках, взятых из разных участков соцветия. В связи с этим условно соцветия (кисти) были разделены

на три зоны: основание соцветия, центральная часть и окончание соцветия (рис. 2d). Из каждой зоны отдельно собирали пыльники и просматривали их под микроскопом. Полученные результаты представлены в таблице 3, из которой видно, что почти у всех видов (исключение — *R. sanguineum*)

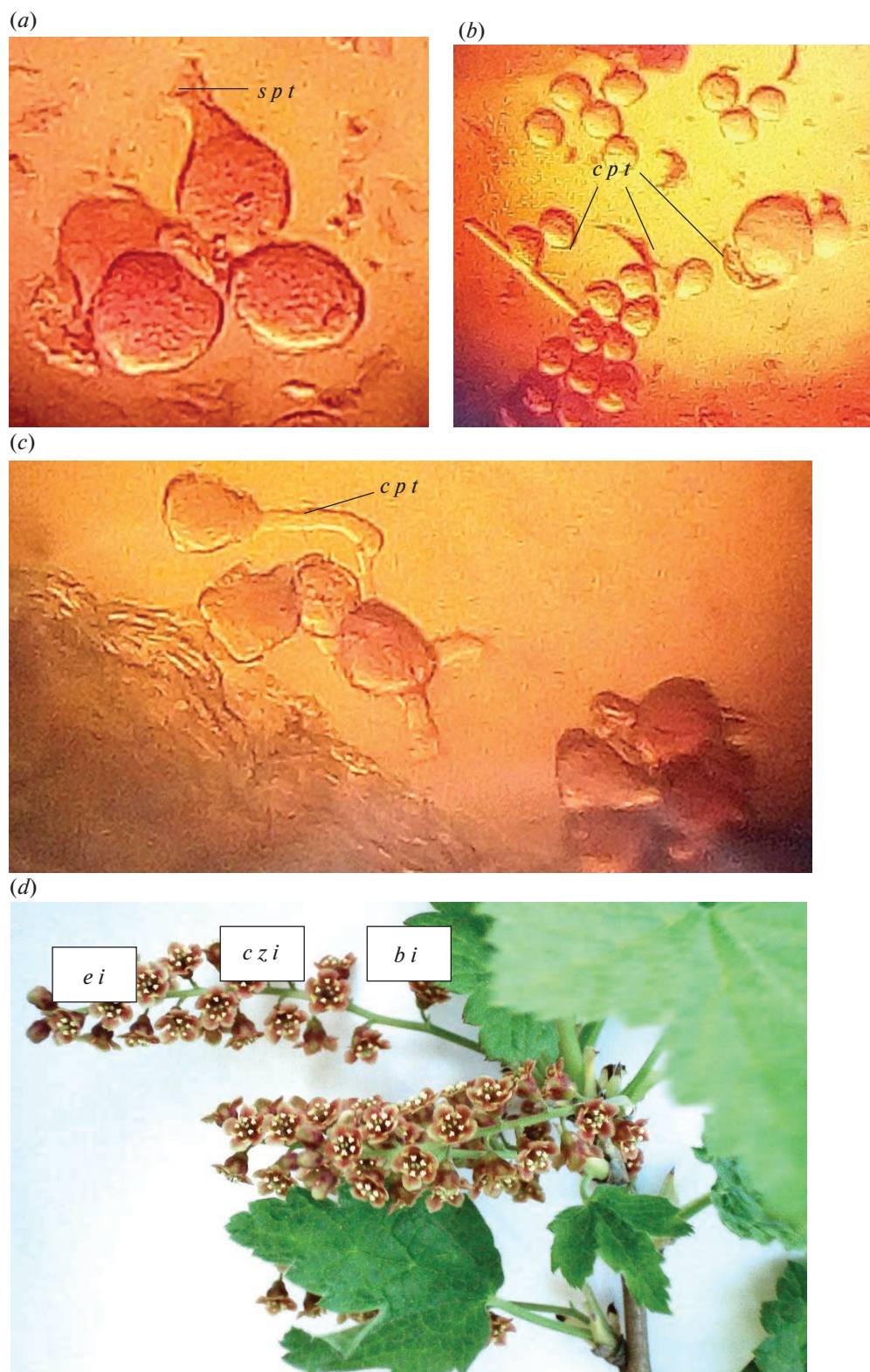


Рис. 2. Прорастание пыльцы внутри пыльника у *Ribes spicatum*. *a–c* — прорастание пыльцы внутри пыльника; *d* — части соцветия (*bi* — основание соцветия, *ei* — окончание соцветия, *czi* — центральная зона соцветия); *spt* — остановка роста пыльцевой трубки; *cpt* — изогнутые пыльцевые трубки.

Fig. 2. Pollen germination inside the anther in *Ribes spicatum*. *a–c* — pollen germination inside the anther; *d* — parts of the inflorescence; (*bi* — the base of the inflorescence, *ei* — the end of the inflorescence, *czi* — the central zone of the inflorescence); *spt* — stop of pollen tube growth; *cpt* — curved pollen tubes.

наилучшее прорастание внутри пыльника (образование пыльцевых трубок средней длины) имеется у пыльцы из цветков центральной зоны и в ряде случаев — основания соцветия.

Высокая доступность генеративных структур цветка смородины и расположение их в хорошо заметных соцветиях делает цветки *Ribes* доступными для многих видов насекомых-опылителей, поэтому в опылении четкой специализации не замечено. Выявлено, что среди опылителей цветков *Ribes* в условиях Санкт-Петербурга представители родов *Apis*, *Bombus* и златоглазки *Chrysopa osculata*. Представители отрядов *Coleoptera*, *Diptera* и *Hemiptera* периодически переползают по растению. Насекомые активно посещают цветки в светлое время суток, при этом наблюдаются 2 пика активности: в утренние (между 10 и 11) и вечерние (между 17 и 18) часы.

Поверхность рыльца пестика у смородины сильно выемчатая, поэтому пыльца, попадающая на него, прочно задерживается (рис. 3с, d). После попадания пыльцевого зерна на рыльце пестика даже при невысоких положительных температурах воздуха почти все находящиеся на рыльце пыльцевые зерна начинают прорастать (рис. 3d). При этом пыльцевое зерно может провалиться сразу в канал столбика пестика, в этом случае оно также способно к прорастанию (рис. 3м, n). Согласно А.С. Афанасьевой (Afanas'eva, 1964), для прохождения пыльцевой трубки в столбике пестика до завязи растениям *Ribes* требуется 96–120 часов после распускания цветка. А.Ф. Попова (Ророва, 1965) отмечает, что слияние гамет в семязачатке происходит через 2 суток. Проведенное нами исследование позволяет лишь отчасти согласиться с авторами. Северо-Западный регион, где проводили исследование, отличается возможностью резкого изменения температуры среды, даже в течение суток. При относительно высокой температуре воздуха прохождение пыльцевой трубки до семязачатка происходит в среднем за 3–5 суток, что согласуется с данными А.А. Радионенко (Radionenko, 1970). При понижении температуры рост пыльцевой трубки в тканях столбика может задержаться до 10–12 дней, или вообще остановиться, или остановиться на некоторое время (до 3 суток), после чего пыльцевая трубка дегенерирует.

В семязачатках уже в первый день цветения наблюдаются зрелые зародышевые мешки, готовые к оплодотворению. Согласно В.Ю. Мандрик и М.А. Андрусак (Mandrik, Andrusyak, 1969b), моноспорический зародышевый мешок у *Ribes* вьюсьеядерный и в зрелом состоянии состоит из яйцевого аппарата из двух синергид и яйцеклетки, центральной клетки, трех антипод. В каждом гнезде завязи развиваются по 4 геме-ортотропных семязачатка гинецея, согласно представле-

ниям И.И. Шамрова (Shamrov, 2017), расположенных в 6–10 “этажей” (рис. 3а).

По литературным данным (Ророва, 1965; Mandrik, Andrusyak, 1969a; Radionenko, 1970; Kobasnidze, 1983) и нашим наблюдениям, пыльца попадает на рыльце в двухклеточном состоянии. Деление генеративной клетки на два спермия происходит в пыльцевой трубке во время роста пыльцевой трубки. Вегетативное ядро движется вместе с ними. Э.Я. Кобаснидзе (Kobasnidze, 1983) как у смородины, так и у крыжовника, наблюдала вхождение в зародышевый мешок сразу до трех пыльцевых трубок. Несмотря на присутствие добавочных пыльцевых трубок и спермиев в зародышевом мешке, диспермия автором не наблюдалась.

Попав в полость завязи, пыльцевая трубка продолжает активный рост, пока не дорастет до микропиле семязачатка. Поверхность пыльцевой трубки у представителей *Ribes* мелкобугорчатая, диаметр пыльцевой трубки 12–17 мкм, ее окончание имеет вздутия (рис. 3d–h). По мере прохождения спермиев в пыльцевой трубке к области микропиле, она из цилиндрической формы приобретает сплюсненную форму (рис. 3b). Следует отметить, что мелкие пыльцевые зерна, попав на рыльце пестика, часто даже не начинают роста, быстро сморщиваются и погибают. Часть пыльцы может начать рост через 2–3 дня после попадания на рыльце. Пыльцевые зерна, которые долго не прорастают, сморщиваются (рис. 3с). Многие нормально сформированные пыльцевые зерна, начав прорастать в столбике пестика, быстро останавливаются, образуя лишь короткие пыльцевые трубки и затем дегенерируют. Другая часть пыльцы во время роста в канале столбика пестика проходит дальше, затем пыльцевые трубки могут остановиться на разной длине столбика, или пыльцевые трубки продолжают активный рост, но при этом изгибаются, складываются “в гармошку” (рис. 3b, e), скручиваются между собой (рис. 3j). Впоследствии такие пыльцевые трубки обычно дегенерируют, но иногда дорастают до микропиле семязачатка. У всех видов выявлены случаи, когда пыльца, попав не на рыльце, а на стенку столбика пестика, прорастала в его канале сбоку (рис. 3k, l).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У исследуемых растений *Ribes* нормально развитые пыльцевые зерна сферической или эллипсоидной формы, с вогнутыми латеральными плоскостями, порово-оровые. Плоскости пыльцевого зерна имеют околооровые зоны. Оры в околооровой зоне располагаются или в ее центре, или смещены к периферии зоны. Околооровые зоны хорошо обособленные (чаще) или сливаются между собой.

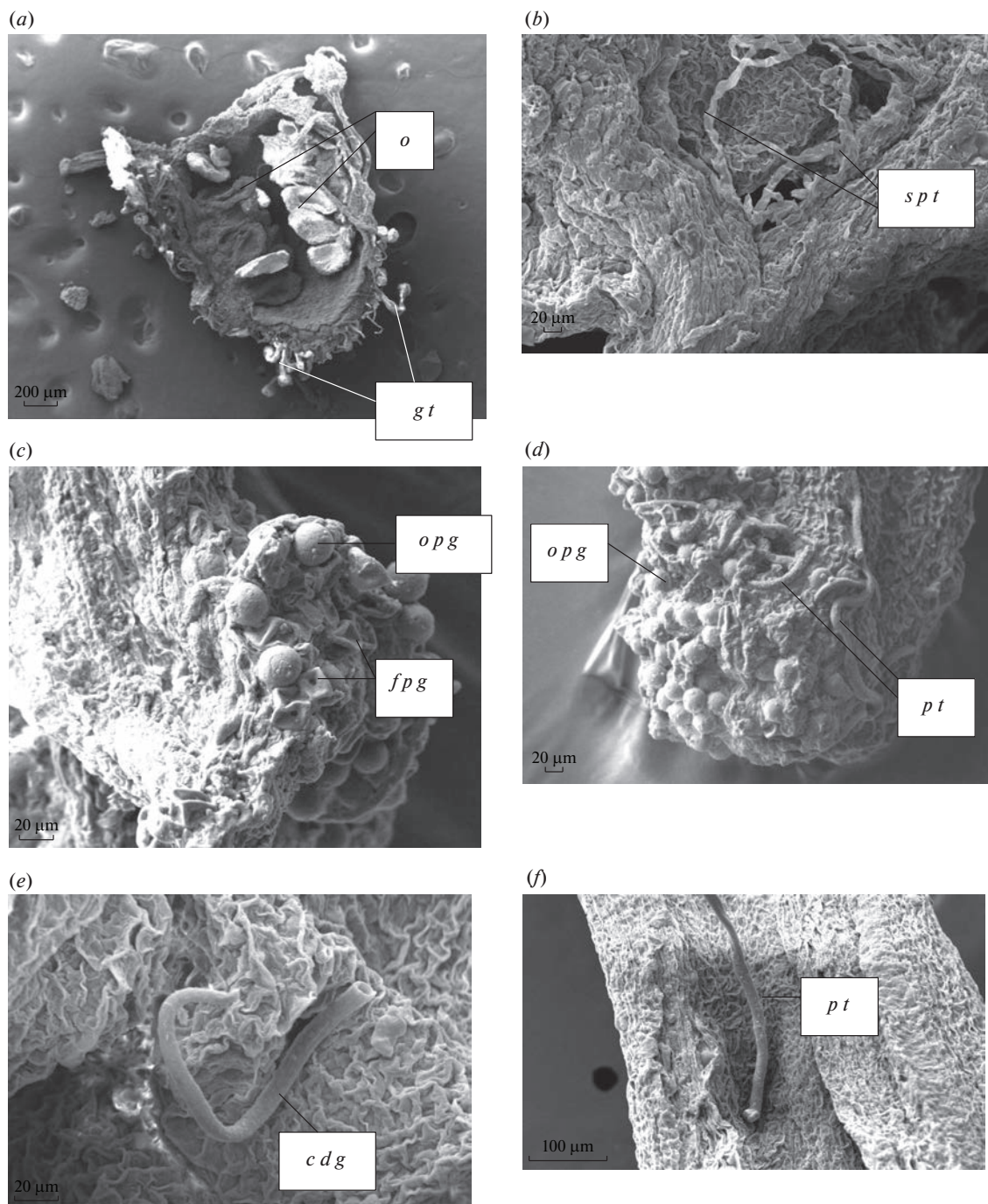


Рис. 3. Проращание пыльцы в столбике пестика у видов *Ribes*. *a* – *Ribes sachalinense* (срез завязи пестика); *b* – *R. alpinum*; *c, d, e* – *R. sachalinense* (*c, d* – рыльце пестика); *f, g* – *R. aureum*; *h, i, j* – *R. sachalinense*; *k* – *R. nigrum*; *l* – *R. sachalinense*; *m, n* – *R. sanguineum* (пыльцевые зерна в канале столбика пестика). *opg* – нормальное пыльцевое зерно; *fpg* – сплющенное пыльцевое зерно; *pt* – пыльцевая трубка; *csp* – канал столбика пестика; *o* – семязачаток; *gt* – железистые трихомы на поверхности пестика; *spt* – сморщенные пыльцевые трубки, изменившие направление роста в канале столбика пестика; *cdg* – изменение направления роста пыльцевой трубки; *tpt* – скручивания пыльцевых трубок между собой; *sp* – столбик пестика; *pg* – пыльцевое зерно.

Fig. 3. Pollen germination within the pistil style in the *Ribes* species. *a* – *Ribes sachalinense* (ovary section); *b* – *R. alpinum*; *c, d, e* – *R. sachalinense* (*c, d* – stigma); *f, g* – *R. aureum*; *h, i, j* – *R. sachalinense*; *k* – *R. nigrum*; *l* – *R. sachalinense*; *m, n* – *R. sanguineum* (pollen grains in the canal of the pistil style). *opg* – normal pollen grain; *fpg* – flattened pollen grain; *pt* – pollen tube; *csp* – channel of the pistil style; *o* – ovule; *gt* – glandular trichomes on the pistil surface; *spt* – shrunk pollen tubes which changed the direction of growth in the canal of the pistil style; *cdg* – change in the direction of growth of the pollen tube; *tpt* – intertwining pollen tubes; *sp* – pistil style; *pg* – pollen grain.

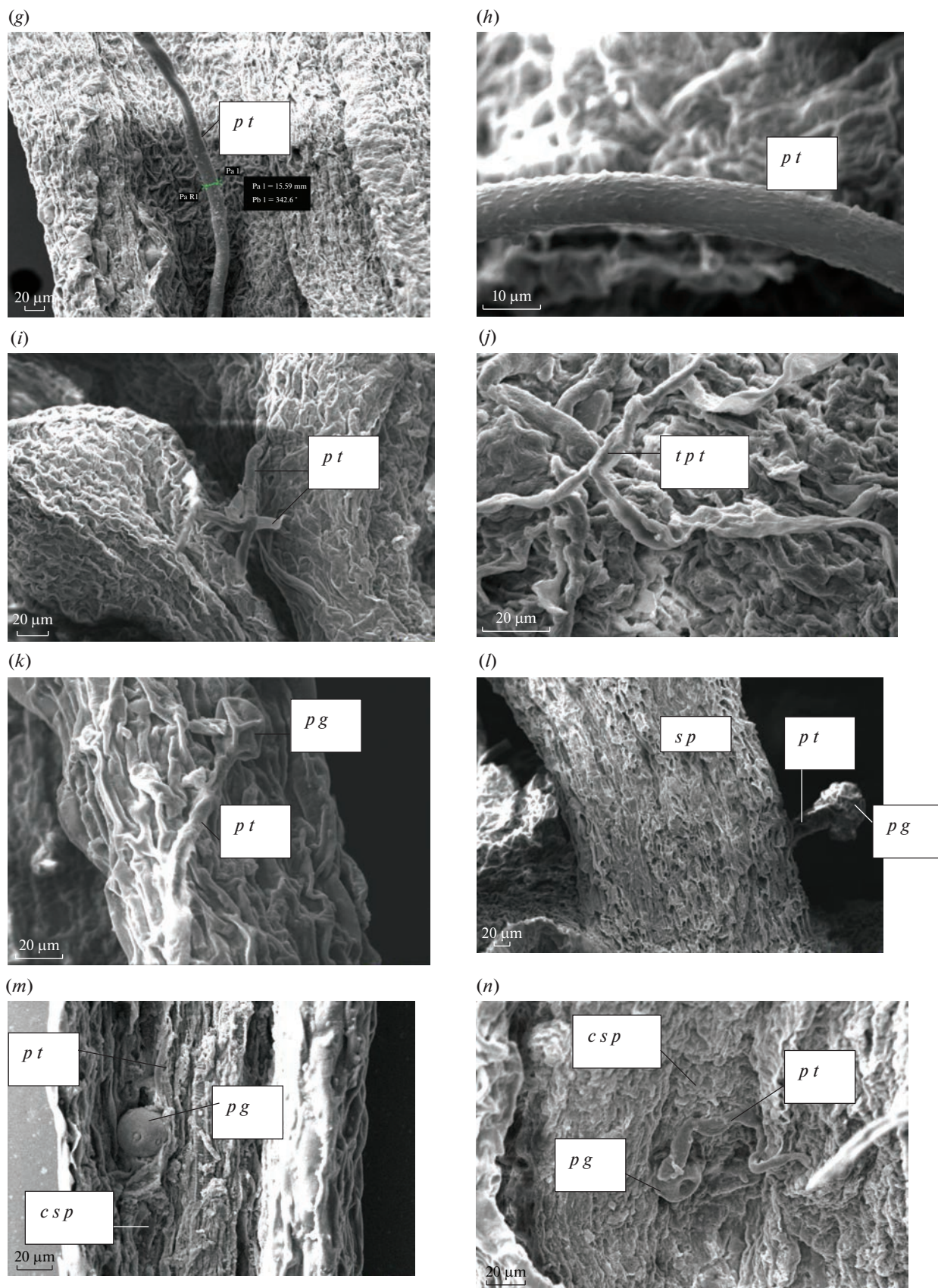


Рис. 3. Окончание.

Пыльца смородины характеризуется широким полиморфизмом размеров и формы, как между разными видами, так и в пределах одного вида. У всех изученных видов встречаются нарушения морфологической структуры пыльцевых зерен; такая пыльца не прорастает на искусственной питательной среде. Более всего деформированной пыльцы у *Ribes mandshuricum*, *R. ussuriense*, *R. alpinum*, *R. dikusha* и *R. pauciflorum* (12.7–6.7%). Наиболее пригодной для оплодотворения является пыльца средних размеров (21–49 мкм). Больше всего пыльцы средних размеров у *R. sanguineum*, *R. ussuriense*, *R. saxatile* и *R. aureum* (91.8–94.6%).

Изученные растения имеют высокий процент морфологически сформированной (фертильной) пыльцы, окрашивающейся ацетокармином (80.3–96.4%). При этом обычно пыльца имеет довольно низкую жизнеспособность во время ее прорастания на искусственной питательной среде. Лучше всего прорастает пыльца *R. sanguineum*, *R. spicatum*, *R. nigrum*, *R. ussuriense*, *R. aureum* (45–29%). При этом пыльцевые зерна могут прорастать с нарушениями.

У части видов *Ribes* пыльца способна прорастать, находясь еще внутри пыльника. Процент прорастания пыльцы внутри пыльника неодинаковый в цветках, взятых из разных участков соцветия; наилучшее прорастание имеется у пыльцы из цветков центральной зоны соцветия (15.3–82.9%).

Опылителями цветков *Ribes* в условиях Санкт-Петербурга являются представители *Apis*, *Bombus* и *Chrysopa oculata*. Наблюдаются 2 пика активности опылителей: в утренние часы (10.00–11.00) и вечерние часы (17.00–18.00).

Прорастание пыльцы видов *Ribes* на рыльце пестика (*in situ*) происходит активно, но может сопровождаться нарушениями. При относительно высокой температуре воздуха прохождение пылевой трубки до семязачатка происходит за 3–5 суток. В семязачатках уже в первый день цветения наблюдаются зрелые зародышевые мешки, готовые к оплодотворению. В гнездах завязи развиваются по 4 геме-ортотропных семязачатка, расположенных в 6–10 “этажей”. Пыльца попадает на рыльце в двухклеточном состоянии. Деление генеративной клетки на два спермия происходит в пылевой трубке во время роста пылевой трубки.

Проведенные исследования позволяют рекомендовать *R. sanguineum*, *R. spicatum*, *R. nigrum*, *R. aureum* для использования в экспериментах по селекции *Ribes* в условиях Санкт-Петербурга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность директору Ботанического института РАН им. В.Л. Кома-

рова Д.В. Гельтману, старшему научному сотруднику, куратору дендрологической коллекции БИН РАН Г.А. Фирсову; старшему научному сотруднику, заведующей отделом генетических ресурсов плодовых культур Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова Н.Г. Тихоновой, за предоставленную возможность работать с материалами лекций *Ribes*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afanas'eva] Афанасьева А.С. 1964. Роль дополнительного опыления в процессе оплодотворения. — Тр. института генетики АН СССР. 31: 34–42.
- [Burmenko et al.] Бурменко Ю.В., Сорокопудов В.Н., Колесников Д.А., Маслова Н.Н. и др. 2009. Дополнение к морфологии пыльцы сем. Grossulariaceae Dumort. — Вестник КрасГАУ. 1: 25–31.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- [Firsov, Yandovka] Фирсов Г.А., Яндовка Л.Ф. 2018. Смородины (*Ribes* L., Grossulariaceae) Ботанического сада Петра Великого. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 179 (2): 31–43. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-2-31-43>
- [Gavrilova, Tikhonova] Гаврилова О.А., Тихонова О.А. 2013. Разнообразие форм пыльцевых зерен и их распределение у некоторых видов и гибридов крыжовниковых. — Труды Кар НЦ. Сер. Экспериментальная биология. 3: 82–92.
- [Gavrilova, Tikhonova] Гаврилова О.А., Тихонова О.А. 2016. Качество пыльцы видов и отдаленных гибридов в семействе Grossulariaceae DC. — Успехи современного естествознания. 12: 68–73.
- URL:<https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36263> (дата обращения: 09.10.2022).
- Hesse M., Halbritter H., Zetter R. et al. 2009. Pollen terminology. An illustrated handbook. New York. 261 p.
- Huang P.H., Ye W.-h. 1989. Pollen morphology of *Ribes* L. and its taxonomic significance. — Acta Phytotaxonomica Sinica. 27 (5): 378–385.
- [Kobasnidze] Кобаснидзе Э.Я. 1983. Эмбриология представителей сем. Grossulariaceae в условиях высокогорья Грузии: Дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси. 201 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л. 171с.
- [Mandrik, Andrusyak] Мандрик В.Ю., Андрусак М.А. 1969a. Изучение пыльцы, пылевых трубок и спермиогенеза у крыжовника *Grossularia reclinata* Mill. и смородины *Ribes alpinum* L. — Бот. журн. 54 (7): 1112–1117.
- [Mandrik, Andrusyak] Мандрик В.Ю., Андрусак М.А. 1969b. Макроспорогенез и развитие женского гаметофита у крыжовника (*Grossularia reclinata* Mill.) и альпийской смородины (*Ribes alpinum* L.). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 74 (5): 101–108.
- [Melekina, Yakobson] Мелехина А.А., Якобсон Л.И. 1971. Ход процессов опыления и оплодотворения при скрещивании *Ribes nigrum* L. × *R. aureum* Pursh.

- в связи с их несовместимостью. — Изв. Академии наук Латвийской ССР. 6 (287): 23–28.
- [Ророва] Попова А.Ф. 1965. Заложение и развитие генеративных органов у черной смородины *Ribes nigrum* L. — Укр. бот. журн. 22 (6): 83–89.
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S. et al. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. — Rev. Palaeobot. Palynol. 143 (1–2): 1–81.
- [Radionenko] Радионенко А.Я. 1970. Процесс оплодотворения у *Ribes nigrum* L. — Бот. журн. 55 (5): 807–813.
- [Romanova et al.] Романова Н.П., Шелаботин Г.П., Леонченко В.Г., Ханина Н.П. 1988. Методические рекомендации по применению цитологических методов в плодоводстве. М. 52 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 102 (2): 129–146.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020016>
- Verbeek-Reuvers A.A.M.L. 1977. The Northwest European Pollen Flora, 12. Grossulariaceae. — Rev. Palaeobot. Palynol. 24 (3): 107–116.

POLLEN GRAIN STRUCTURE AND POLLINATION IN THE *RIBES* (GROSSULARIACEAE) REPRESENTATIVES

L. F. Yandovka^{a, #} and I. V. Barabanov^a

^aThe Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

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

Currant is an important small-fruit crop that has long been used for medicinal purposes. The systematic position of the genus *Ribes* in the kingdom Plantae is perceived by researchers unambiguously. However, the internal taxonomy of the genus *Ribes* and the systematic position of some species in the genus remains a matter of debate. The study of the morphology, fertility and viability of pollen grains is also an important indicator in determining phylogenetic relationships in the genus *Ribes*. Comparative poral-colpus analysis of pollen makes it possible to determine the similarities and differences in different species and the degree of genetic relatedness of the compared forms. The processes of pollination and germination of pollen in the pistil style in the Grossulariaceae are poorly covered in the cited literature.

These problems became the ground for the study, the purpose of which was to determine the characteristics of pollen grains, pollination and germination of pollen on both the pistil stigma and artificial nutrient medium in *Ribes* species in order to identify species characterized by pollen of maximum viability, suitable for breeding work in the conditions of St. Petersburg.

The objects of the study were plants of the *Ribes* species from the open ground collection of the Komarov Botanical Institute RAS (*R. sachalinense*, *R. sanguineum*, *R. rubrum*, *R. mandschuricum*, *R. spicatum*, *R. saxatile*, *R. aureum*, *R. alpinum*, *R. nigrum*), as well as the species growing in nursery of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources: *R. dikuscha*, *R. hudsonianum*, *R. nigrum* subsp. *europaeum*, *R. nigrum* subsp. *sibiricum*, *R. pauciflorum*, *R. ussuriense*. Pollen was examined using a Zeiss EVO-40 scanning electron microscope at the Center for Collective Use of Atomic Force and Electron Microscopy, Herzen University.

It was revealed that the studied *Ribes* plants have normally developed pollen grains of a spherical or elliptical shape, with concave lateral planes, the pollen is porate-colpate. Currant pollen is characterized by wide polymorphism both between different species and within the same species. In all studied species, there are deviations in morphological structure of pollen grains; such pollen does not germinate on an artificial nutrient medium. The most deformed pollen was observed in *Ribes mandschuricum*, *R. ussuriense*, *R. alpinum*, *R. dikuscha*, and *R. pauciflorum* (12.7–6.7%). The pollen of medium size (21–49 µm) is the most suitable for fertilization. The largest share of the medium-sized pollen is found in *Ribes sanguineum*, *R. ussuriense*, *R. saxatile* and *R. aureum* (91.8–94.6%). The studied plants have a high percentage of morphologically formed (fertile) pollen (the share of stained pollen is 80.3–96.4%). At the same time, the pollen has a rather low viability when germinated on an artificial nutrient medium, with the pollen of *Ribes sanguineum*, *R. spicatum*, *R. nigrum*, *R. ussuriense*, *R. aureum* germinates germinating better than the others (45–29%). Often, the pollen grains germinate with disturbances, which is reflected in the direction of their growth. In some species of *Ribes*, pollen is able to germinate while still inside the anther. The percentage of pollen germination inside the anther is unequal in the flowers taken from different parts of the inflorescence; the best germination is found in the pollen from the flowers of the central zone of the inflorescence.

The pollinators of the *Ribes* flowers in St. Petersburg are representatives of genera *Apis*, *Bombus* and a lacewing *Chrysopa oculata*. There are 2 peaks of pollinators' activity: in the morning (10–11 a.m.) and in the evening (5–6 p.m.).

The germination of pollen grains on the pistil stigma in the studied plants is active. At a relatively high air temperature, the passage of the pollen tube to the ovule takes 3–5 days. In the ovules on the first day of flowering, mature embryo sacs ready for fertilization are observed. On the walls of the ovary, 4 hemi-orthotropic ovules develop, arranged in 6–10 "levels". The pollen enters the stigma in a two-celled state. The division of the gen-

erative cell into two spermia occurs in the pollen tube during the growth of the latter. The germination of the pollen tube in the canal of the pistil style often occurs with disturbances.

The conducted studies allow to recommend the species *Ribes sanguineum*, *R. spicatum*, *R. nigrum*, *R. aureum* for use in *Ribes* breeding in the conditions of St. Petersburg.

Keywords: *Ribes*, Grossulariaceae, pollen grain, pollination

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their deep gratitude to the Director of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences D.V. Geltman and researcher, curator of the dendrological collection of the Komarov Botanical Institute RAS G.A. Firsov, to N.G. Tikhonova, Senior Researcher, Head of the Department of Genetic Resources of Fruit Crops of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, for the opportunity to work with materials from the *Ribes* collections.

REFERENCES

- Afanas'eva A.S. 1964. Rol' dopolnitel'nogo opyleniya v protsesse oplodotvoreniya [The role of additional pollination in the process of fertilization]. — Trudy instituta genetiki AN SSSR. 31: 34–42 (In Russ.).
- Burmenko Yu.V., Sorokopudov V.N., Kolesnikov D.A., Maslov N.N. 2009. Dopolnenie k morfologii pyl'tsy sem. Grossulariaceae Dumort [Addition to the pollen morphology of the fam. Grossulariaceae Dumort]. — Vestnik KrasGAU. 1: 25–31 (In Russ.).
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Firsov G.A., Yandovka L.F. 2018. Smorodiny (*Ribes* L., Grossulariaceae) Botanicheskogo sada Petra Velikogo [Currants of Botanical Garden of Peter the Great]. — Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. 179 (2): 31–43 (In Russ.). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-2-31-43>
- Gavrilova O.A., Tikhonova O.A. 2013. Raznoobraziye form pyl'tsevyh zeren i ikh raspredeleniye u nekotorykh vidov i gibridov kryzhovnikovykh. [Variety of forms of pollen grains and their distribution in some gooseberry species and hybrids] — Trudy Kar NC. Ser. Eksperimental'naya biologiya. 3: 82–92 (In Russ.).
- Gavrilova O.A., Tikhonova O.A. 2016. Kachestvo pyl'tsy vidov i otdalyonnykh gibridov v semeistve Grossulariaceae DC. [Pollen quality of species and distant hybrids in the family of Grossulariaceae DC.] — Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. 12: 68–73 (In Russ.).
- URL: <https://natural-sciences.ru/ru/article/view?id=36263>. (accessed: 09.10.2022)
- Hesse M., Halbritter H., Zetter R. et al. 2009. Pollen terminology. An illustrated handbook. New York. 261 p.
- Huang Puhwa and Ye Wanhui. 1989. Pollen morphology of *Ribes* L. and its taxonomic significance. — Acta Phytotaxonomica Sinica. 27 (5): 378–385.
- Kobasnidze E.Y. 1983. Embriologiya predstavitelej sem. Grossulariaceae v usloviyah vysokogor'ya Gruzii [Embryology in the family of Grossulariaceae in the conditions of the highlands of Georgia]: Diss. ... Kand. Sci. Tbilisi. 201 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. Pyl'tsa i spory ras-teniy flory Evropeyskoy chasti SSSR [Pollen and spores of plants of the European part of the USSR]. Lenin-grad. 171 p. (In Russ.).
- Mandrik V.Yu., Andrusyak M.A. 1969a. Study of pollen, pollen tubes and spermiogenesis in the gooseberry *Grossularia reclinata* Mill. and currant *Ribes alpinum* L. — Bot. Zhurn. 54 (7): 1112–1117 (In Russ.).
- Mandrik V.Yu., Andrusyak M.A. 1969b. Makrosporogenez i razvitie zhenskogo gametofita u kryzhovnika (*Grossularia reclinata* Mill.) i al'piyskoy smorodiny (*Ribes alpinum* L.) [Macrosporogenesis and development of female gametophyte in gooseberry (*Grossularia reclinata* Mill.) and alpine currant (*Ribes alpinum* L.)]. — Byulleten' MOIP. Otd. biol. 74 (5): 101–108 (In Russ.).
- Melekhina A.A., Yakobson L.I. 1971. Hod protsessov opyleniya i oplodotvoreniya pri skreshchivanii *Ribes nigrum* L. × *R. aureum* Pursh. v svyazi s ikh nesovmestimost'yu [The course of pollination and fertilization processes when crossing *Ribes nigrum* L. × *R. aureum* Pursh. due to their incompatibility]. — Izvestiya Akademii Nauk Latvyskoy SSR. 6 (287): 23–28 (In Russ.).
- Popova A.F. 1965. The laying and development of generative organs in black currant *Ribes nigrum* L. — Ukr. Bot. Zhurn. 22 (6): 83–89 (In Russ.).
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S. et al. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. — Rev. Palaeobot. Palynol. 143 (1–2): 1–81.
- Radionenko A.Ya. 1970. The process of fertilization in *Ribes nigrum* L. — Bot. Zhurn. 55 (5): 807–813 (In Russ.).
- Romanova N.P., Shelabotin G.P., Leonchenko V.G., Khanina N.P. 1988. Metodicheskiye rekomendatsii po primeneniyu tsitologicheskikh metodov v plodovodstve [Guidelines for the use of cytological methods in fruit growing]. Moscow. 52 p. (In Russ.).
- Shmarov I.I. 2017. Morphological types of ovules of flowering plants. — Bot. Zhurn. 102 (2): 129–146 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617020016>
- Verbeek-Reuvers A.A.M.L. 1977. The Northwest European Pollen Flora, 12. Grossulariaceae. — Rev. Palaeobot. Palynol. 24 (3): 107–116.

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ГРЯЗЕВОГО ВУЛКАНА ГЫЗМЕЙДАН (АЗЕРБАЙДЖАНСКАЯ РЕСПУБЛИКА)

© 2023 г. Ш. Г. Исаева^{1,*}, В. В. Григорьева^{2,**}

¹Министерство науки и образования АР Институт ботаники
Бадамдарское шоссе, 40, Баку, Аз1004, Азербайджан

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

*e-mail: isayeva.shabnam@outlook.com

**e-mail: mikhailov_val@mail.ru

Поступила в редакцию 13.09.2021 г.

После доработки 24.11.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

С помощью светового, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов изучена морфология пыльцы 20 видов из 14 семейств двудольных растений, произрастающих на грязевом вулкане Гызмейдан (Шамахи) в Азербайджанской Республике. Существенных отклонений основных морфологических признаков пыльцы (форма, очертания, размер пыльцевых зерен, тип и число апертур, скульптура экзины, толщина и ультраструктура спородермы) не выявлено. Большинство изученных видов имеют низкий процент деформированных, недоразвитых, морфологически стерильных и атипичных пыльцевых зерен.

Ключевые слова: грязевой вулкан, морфология пыльцы, пыльцевые зерна

DOI: 10.31857/S0006813623010052, **EDN:** LNPLHX

Азербайджанская Республика является мировым лидером по числу известных грязевых вулканов. Большинство извержений в Азербайджане и особенно в Шамахи-Гобустанском районе связано с сейсмическими событиями. При каждом крупном извержении вулканом из недр выносятся около 100–200 тыс. м³ грязевулканической брекчии, в которой установлено около 90 минералов и 30 микроэлементов. Непременными, весьма характерными микроэлементами брекчии являются: бор, ртуть, марганец, барий, стронций; щелочные металлы: литий, рубидий, цезий. Извержение вулкана может привести к рассеиванию и разбросу не только грязевулканического материала, но и других весьма нежелательных потенциальных загрязнителей воздуха и почвы. С другой стороны, деятельность грязевых вулканов сопровождается образованием ландшафтов с особым типом засоления почвы. Последние иногда пропитываются нефтью. Эти ландшафты относятся к геохимически редким и представляют интерес для изучения влияния на живые организмы избыточного содержания ряда микроэлементов (бора, молибдена, стронция), приводящего к эндемическим заболеваниям животных и т.д. Как

отмечает А.Г. Ахмедов (Akhmedov, 1985), каждый грязевулканический конус представляет собой выраженную борно-молибденовую геохимическую аномалию, что проявляется не только в брекчии, но и в почвах, золе растений и животных. При этом влияние вулканической деятельности на геохимические характеристики окружающей среды особенно ошутимо проявляется в зоне полупустынь, где площади, занимаемые вулканическими ландшафтами, сравнительно велики и аридный климат способствует накоплению выносимых вулканами микроэлементов (Aliiev, 2006).

Грязевой вулкан Гызмейдан располагается в 4–5 км к северо-западу от одноименного селения. Слегка выпуклое грязевулканическое поле, достигающее в поперечнике 1 км, представляет собой бугор с относительной высотой 20 м, рассеченный оврагами и промоинами. Вулкан расположен на отложениях верхнего мела и приурочен к северному крылу одноименной антиклинали. Площадь грязевулканической брекчии достигает 345 га при средней мощности 25 м (Abbasov et al., 2015). За последние 25 лет грязевой вулкан Гызмейдан, извергался в 1987 и 2011 гг. Грязевулка-

ническое поле вулкана Гызмейдан характеризуется действующими микрофорами — крупными сопками высотой 15 м, небольшими грифонами и лужеобразными сальзами, выделяющими газ, воду и грязь. В Шамахи-Гобустанском р-не почти все грязевулканические структуры перспективно нефтегазоносны. Газы вулканов Шамахи-Гобустанского р-на характеризуются большими значениями CO_2 — до 10%. Количество азота изменяется в диапазоне от 0.06 до 11.7%, инертные газы иногда достигают в среднем 0.012%, в небольшом количестве присутствует H_2 (0.006%). Локальная флора грязевого вулкана Гызмейдан насчитывает 46 видов из 21 семейства сосудистых растений. Наибольшим числом видов характеризуются семейства Asteraceae (9 видов — 19.6%) и Rosaceae (7 видов — 15%). Параллельно с комплексным изучением флоры и растительности грязевого вулкана Гызмейдан и в связи с изучением влияния грязевых вулканов на живые организмы начато изучение палиноморфологии основных видов данной территории.

В классических трудах по палиноморфологии считается, что признаки пыльцы консервативны, мало изменяются и практически не зависят от мест обитания конкретного вида, что позволяет определять таксономическую принадлежность дисперсной пыльцы и использовать палинологический метод (метод спорово-пыльцевого анализа) для решения как фундаментальных задач (уточнение вопросов систематики и филогении растений, динамики палеофлор и палеоклимата и т.д.), так и для прикладных аспектов медицины, сельского хозяйства, криминалистики и т.д. (Erdtman, 1952; Kupriyanova, Aleshina, 1972).

В связи с ростом техногенного загрязнения окружающей среды возникло новое направление палинологических исследований — палиноиндикация (Dzuba, 2006, Dzuba et al., 2006 и др.). В этих работах приводятся данные, свидетельствующие о том, что морфологические особенности пыльцевых зерен зависят от воздействия таких факторов, как пожары, радиация, повышенные концентрации ионов тяжелых металлов, пестицидов и т.д. Сторонники этого направления считают, что в неблагоприятных условиях растения продуцируют большое количество нежизнеспособной, неспособной к прорастанию и оплодотворению, уродливой (тератоморфной) пыльцы. Процент естественного полиморфизма, в зависимости от таксона, обычно не превышает 5–10%, тогда как при техногенных загрязнениях он значительно выше (45%), а может достигать и 100% (Dzuba, 2006). Тяжелые металлы могут привести к различным изменениям морфологических и физиологических особенностей пыльцевых зерен; изменяют их плоидность, меняют форму пыльцевого зерна, число апертур, симметрия меняется

от симметричной на асимметричную, изменения могут затрагивать скульптуру наружной оболочки зерна (экзины). Есть предположение, что утолщение оболочки пыльцевых зерен может быть вызвано избыточным ультрафиолетовым излучением и обеспечивает таким образом лучшую защиту пыльцы от повреждения (Yeloff et al., 2008). Кроме того, изменяются функциональные физиологические процессы, обеспечивающие прорастание пыльцевой трубки (Shivanna et al., 1991; Albooghobaich, Zarinkamar, 2011). В условиях техногенного загрязнения отмечают снижение фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен, а также резкое уменьшение или резкое увеличение размеров пыльцевых зерен (Nilan et al., 1981). При воздействии электромагнитных излучений от высоковольтных линий ингибируются белки мембран и нарушаются процессы формирования спородермы (оболочки пыльцевого зерна). Пыльцевые зерна с очень тонкой оболочкой часто деформируются (Amjad, Shafighi, 2010). Показано, что засоление почвы увеличивает процент стерильных пыльцевых зерен, снижает жизнеспособность пыльцы и нарушает рост пыльцевых трубок (Dhingra, Varghese, 1993; Gull, Achmad, 2006).

Пыльца является частью жизненного цикла растений и изменение основных (базовых) характеристик пыльцевых зерен может существенно сказаться на репродуктивной биологии всего растения (Batygina, Vasilyeva, 1999).

В настоящее время, несмотря на актуальность, сведения о влиянии техногенных загрязнений и аномальных природных факторов на пыльцу растений остаются фрагментарными и часто противоречивыми. Пыльца растений, произрастающих в условиях, обусловленных деятельностью грязевых вулканов, до сих пор не изучалась.

Цель данного палинологического исследования — оценка влияния неблагоприятных условий, созданных деятельностью вулкана, на морфологию пыльцы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна 20 видов из 14 семейств двудольных растений, произрастающих на грязевом вулкане Гызмейдан. Растительный материал был собран Ш.Г. Исаевой во время 2-х полевых сезонов в рамках изучения локальной флоры данного вулкана. Для изучения пыльцы отобраны широко представленные в данном фитоценозе виды, массово цветущие в момент сбора материала, с типичными неизменными макроморфологическими признаками.

Дополнительно для 10 видов проведен сравнительный анализ морфологии пыльцы растений,

произрастающих на вулкане и в типичных местах обитания. Пыльцу для сравнения брали с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE): *Archanthemis fruticulosa* (M. Bieb.) Lo Presti et Oberpr. Абхазия. Рицинский заповедник. 5 VIII 1973. Максимов; *Artemisia alpina* Pall. ex Willd. (*A. caucasica* Wild.). Transcaucasia. Azerbajdzhan. 11 VI 1928. M. Sachokia, A. Grossheim; *Convolvulus lineatus* L. Закавказье. № 052. 28 VI 1903. И. Бородин; *Euphorbia seguieriana* Neck. Армения. Вайоцзорский р-н. № 218. 20 VI 1919. М. Оганесян, И. Табаков, В. Иванова, Д. Гельтман; *Filipendula vulgaris* Moench. Дагестанская АССР. Буйнакский р-н. № 2134. 7 VI 1961. Н.Н. Цвелев; *Hypericum linarioides* Bosse. Грузинская ССР. Дманисский р-н. 25 VI 1971. Ю. Меницкий, Т. Леонова; *Lappula barbata* Gürke. Mortarasuni. 1837; *Linum corymbulosum* Rchb. Закавказье. Арешский у. 18 V 1908. Ю. Воронов; *Polygala anatolica*. Южно-Карабахская флористическая экспедиция 1948 г. Азербайджан, Карягинский р., между с. Туг и г. Карягино, каменистый кустарниковый склон. Собр. М.И. Кирпичников и Л.А. Смольянинова, 2 VI 1948 г. Определ. С. Тамашян; *Potentilla pedata* Willd. ex Hornem. Armenia №187. А. Kechaykin.

В работе использовали методы световой (СМ), сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной (ТЭМ) электронной микроскопии. Для светооптического исследования применяли классический ацетолитный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии получены при увеличении 1000 на микроскопе Micmed-6 (ЛОМО, St. Petersburg, Russia) с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 20D.

Особенности строения поверхности пыльцевых зерен исследовали на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования предварительно обработанную ацетолитной смесью пыльцу закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплав золота и палладия в вакуумной установке.

Описания проводили по общепринятой схеме. Учитывали форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси, экваториального диаметра, толщину экзины и характер скульптуры. Измерения проводили с помощью окулярмикрометра. В каждом образце измеряли не менее 25 пыльцевых зерен. После каждого описания пыльцы помещена краткая характеристика типичных мест обитания изученного вида, составленная на основании данных, приведенных во “Флоре СССР” (Flora URSS, 1937, 1939, 1945, 1946, 1948, 1949, 1953, 1954, 1961, 1962, 1963) и “Флоре Кавказа” (Grossgeim, 1950, 1952, 1962).

Подсчет деформированных пыльцевых зерен проведен на выборках не менее 500 зерен.

Ультратруктуру оболочки пыльцевых зерен изучали на сколах с помощью сканирующего микроскопа и ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Hitachi-600 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования с помощью ТЭМ пыльники, содержащие пыльцевые зерна, фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8–7.2 при комнатной температуре в течение 24 часов, затем в 1%-ном растворе OsO₄ на том же буфере в течение 2 часов. Материал обезвоживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в смесь эпона с арадитом. Ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме LCB. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 минут) и цитратом свинца (10 минут).

Список использованных сокращений: п. з. — пыльцевые зерна; п. о. — полярная ось пыльцевого зерна; э. д. — экваториальный диаметр пыльцевого зерна.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая морфология пыльцевых зерен изученных видов по данным СМ и СЭМ

Archanthemis fruticulosa (M. Bieb.) Lo Presti et Oberpr. [Asteraceae Dumort.] (рис. 3, 1–6)

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые, с полюса почти округлые или слабо 3-лопастные. Борозды длинные, неширокие, суженные на полюсах с острыми концами. Оры овальные или округлые, большей частью плохо различимые. Скульптура шиповатая. Данные СЭМ: шипы широко-конические, крупные, более 1 мкм высотой с шероховатой поверхностью.

Типичными местами обитания являются сухие скалы в горном поясе.

Artemisia alpina Pall. ex Willd. [Asteraceae] (рис. 3, 8–15, 17)

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые, с полюса 3-лопастные. Борозды длинные, неширокие, суженные у полюсов, с острыми концами, оры часто нечеткие. Скульптура при светооптическом методе изучения просматривается плохо. Данные СЭМ: скульптура гранулярно-мелкошиповатая, шипы широко-конические, менее 1 мкм высотой, между шипами многочисленные округлые мелкие гранулы.

Таблица 1. Количественные характеристики пыльцы растений, произрастающих на грязевом вулкане и за его пределами
Table 1. Quantitative characteristics of pollen of the plants growing on the mud volcano and beyond

Исследованный образец Studied sample	Количественные характеристики Quantitative characteristics									
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
	Грязевой вулкан Mud volcano					Другое место обитания Other habitat				
Asteraceae <i>Archanthemis fruticulosa</i>	32.7–43.3	32.5–44.0	0.9–1	4.5–5.5	<1	32.4–43.5	32.4–43.6	0.9–1	4.5–5.4	<1
<i>Artemisia alpina</i>	28.5–31.4	30.0–34.5	0.9–1	4.0–5.0	<1	26.5–29.8	27.2–29.8	0.9–1	4.3–4.9	3
Convolvulaceae <i>Convolvulus lineatus</i>	51.3–57.5	51.0–60.2	0.9–1	5.1–5.5	5	57.6–64.0	53.8–63.1	0.9–1	5.2–5.7	1
Euphorbiaceae <i>Euphorbia seguieriana</i>	40.0–50.0	41.0–50.0	0.8–1.1	4.0–4.5	3	38.9–49.7	40.7–49.8	0.9–1.1	4.0–4.5	5
Rosaceae <i>Filipendula vulgaris</i>	21.0–24.3	20.0–24.3	1	1.5–1.8	10	19.0–23.7	17.4–21.7	1–1.15	1.5–1.7	32
<i>Potentilla pedata</i>	22.7–26.8	23.5–24.8	0.97–1.1	1.8–2.0	56	23.0–25.1	21.6–23.0	1–1.2	1.5–1.9	88
Boraginaceae <i>Lappula barbata</i>	13.4–16.5	6.7–8.0	1.7–2.4	1.0	1	14.8–17.4	7.1–9.0	1.7–2.4	1	1
Linaceae <i>Linum corymbulosum</i>	56.8–66.0	59.5–69.8	0.8–1	5–5.4	3	54.8–62.0	54.9–59.0	0.9–1.0	4.7–5.4	9
Clusiaceae <i>Hypericum linarioides</i>	19.0–20.0	16.4–18.5	1.1–1.2	1.3–1.6	1	25.8–27.1	20.3–23.6	1.1–1.3	1.3–1.6	5
Polygalaceae <i>Polygala anatolica</i>	44.2–50.0	40.2–50.0	0.97–1.2	2.8–3.4	<1	40.0–45.5	40.0–45.6	1	2.5–3.0	1

Примечание. 1 – Длина полярной оси (мкм); 2 – Длина экваториального диаметра (мкм); 3 – Р/Е – соотношение длины полярной оси к длине экваториального диаметра; 4 – Толщина экзины (мкм) (СМ); 5 – процент деформированный пыльцевых зерен.

Note. 1 – polar axis length (P, μm); 2 – equatorial axis length (E, μm); 3 – P/E; 4 – exine thickness (μm) (LM); 5 – percentage of deformed pollen grains.

Типичными местами обитания являются степные останцовые холмы и низкогорья.

Jurinea arachnoidea Bunge [Asteraceae] (рис. 4, 1, 2)

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров или немного крупнее, п. о. 47.6–55.9 мкм, э. д. 44.0–52.0 мкм, в очертании с экватора почти округлые, с полюса почти округлые или слабо 3-лопастные. Борозды длинные, неширокие, суженные у полюсов, с острыми концами, оры не всегда ясно очерченные. Толщина экзины 7.2–7.4 мкм. Скульптура шиповатая. Дан-

ные СЭМ: шипы широко-конические, крупные, более 1 мкм высотой. Между шипами и по основаниям шипов расположены округлые довольно крупные перфорации. В препарате 1% деформированных пыльцевых зерен.

Типичными местами обитания являются ковыльные степи и остепненные каменистые склоны.

Xeranthemum cylindraceum Sm. [Asteraceae] (рис. 4, 3, 4)

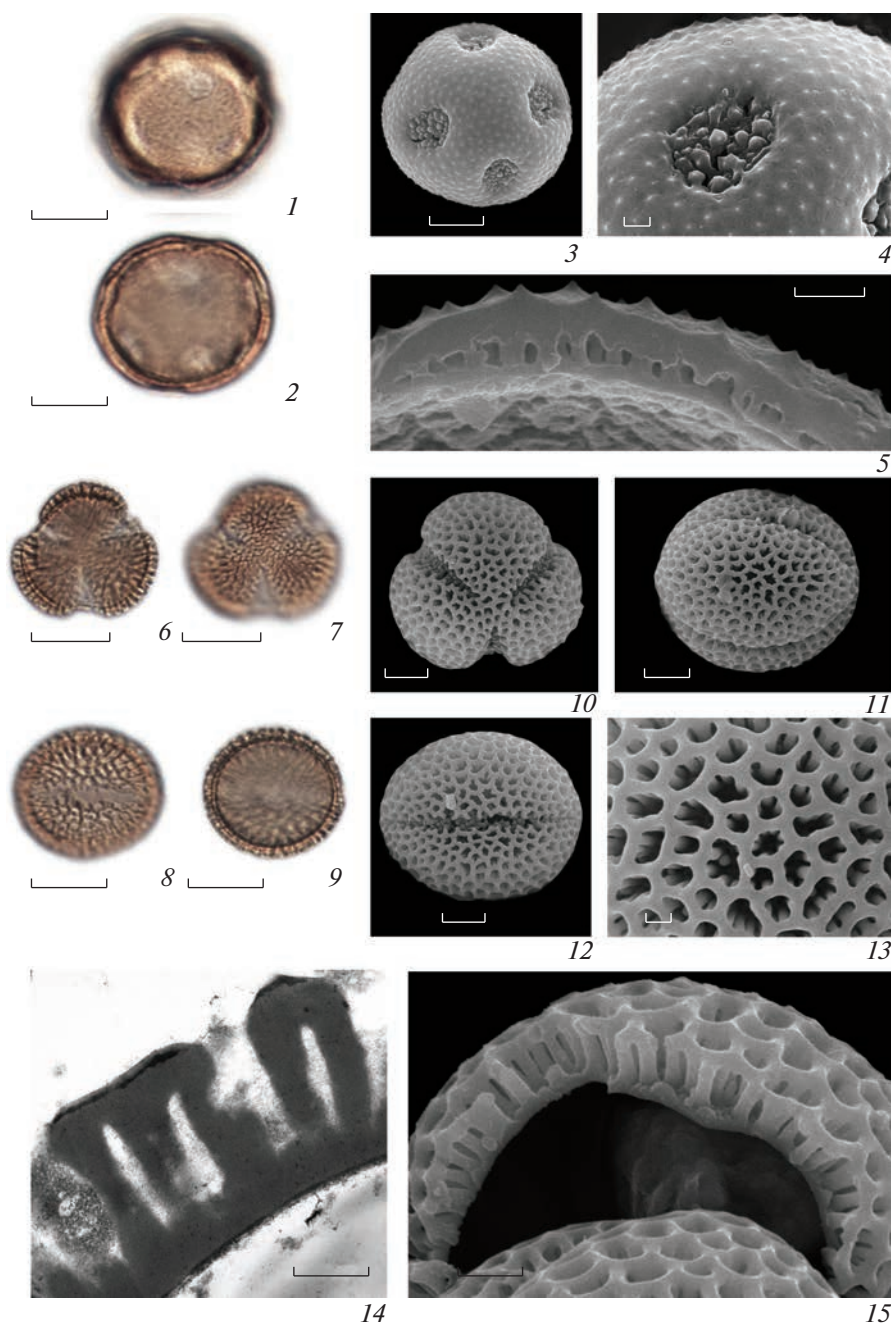


Рис. 1. Морфология пыльцы видов с грязевого вулкана Гызмейдан (Шамахи). 1–5 – *Thalictrium simplex*, 6–15 – *Rapistrum rugosum*. 1–5 – общий вид пыльцевого зерна. 6, 7, 10 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 8, 9, 11, 12 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 4, 13 – скульптура поверхности. 5, 15 – скол оболочки. 14 – ультратонкий срез оболочки. Масштабные линейки, мкм: 1, 2, 5, 6–9, 14, 15 – 1; 3, 10–12 – 5.

Fig. 1. Pollen morphology of the species from the Gyzmeidan mud volcano. 1–5 – *Thalictrium simplex*; 6–15 – *Rapistrum rugosum*. 1–5 – view of pollen grain. 6, 7, 10 – polar view of pollen grain. 8, 9, 11, 12 – equatorial view of pollen grain. 4, 13 – detail of ornamentation. 5, 15 – broken pollen wall (exine). 14 – ultrathin section of sporoderm. Scale bar, μm : 1, 2, 5, 6–9, 14, 15 – 1; 3, 10–12 – 5.

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров, п. о. 38.8–43.5 мкм, эд. 37.8–40.9 мкм, в очертании с экватора почти округлые, с полюса округлые или слабо 3-лопастные. Борозды длинные, неширокие, суженные у

полюсов, с острыми концами, оры часто неотчетливые. Толщина экзины 7–7.4 мкм. Скульптура перфорировано-шиповатая, шипы широко-конические, крупные, более 1 мкм высотой. В препарате 1% деформированных п. з.

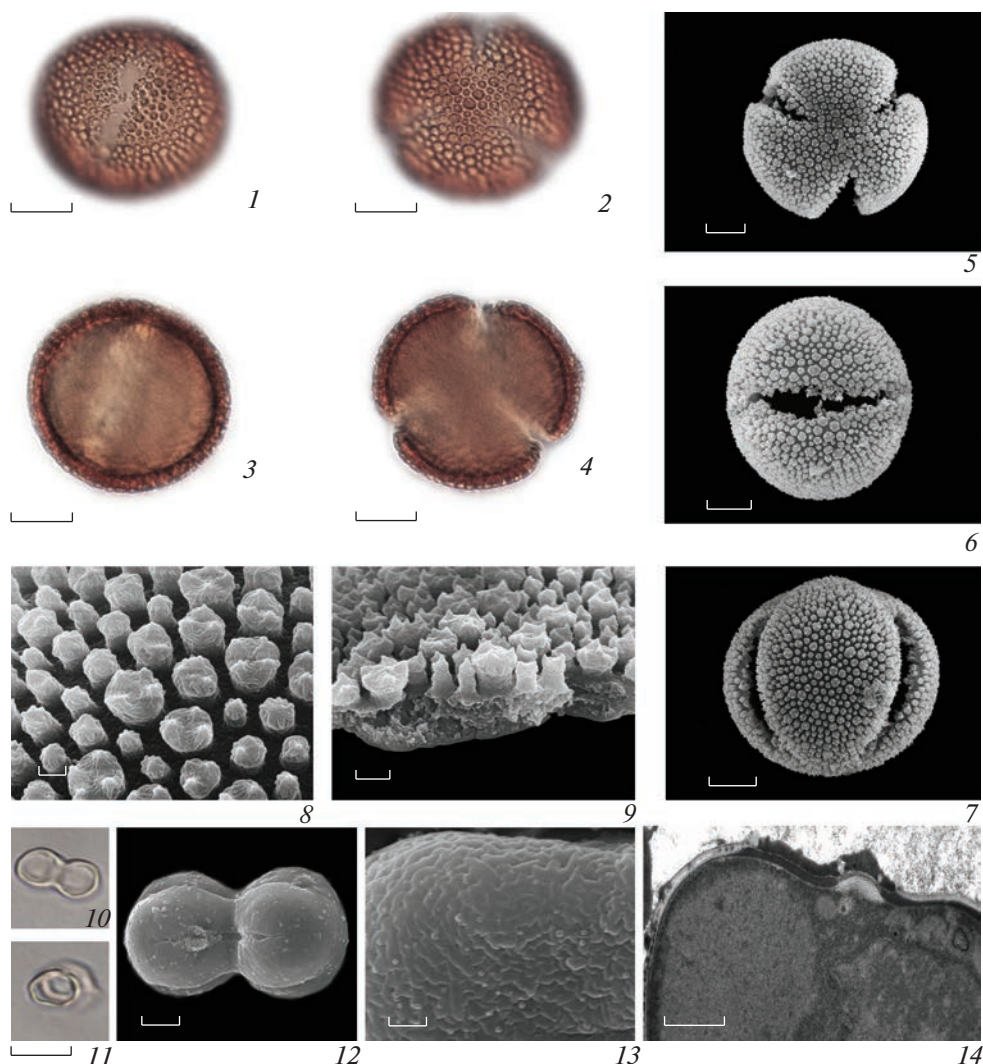


Рис. 2. Морфология пыльцы видов с грязевого вулкана Гызмейдан (Шамахи). 1–9 – *Linum corymbulosum*. 10–14 – *Lappula barbata*. 1, 3, 6, 7, 10, 12 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 2, 4, 5, 11 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 8, 13 – скульптура поверхности. 9 – скол оболочки. 14 – ультратонкий срез оболочки. Масштабные линейки, мкм: 1–4, 8–14 – 1; 5–7 – 5.

Fig. 2. Pollen morphology of the species from the Gyzmeidan mud volcano. 1–9 – *Linum corymbulosum*. 10–14 – *Lappula barbata*. 1, 3, 6, 7, 10, 12 – equatorial view of pollen grain. 2, 4, 5, 11 – polar view of pollen grain. 8, 13 – detail of ornamentation. 9 – broken pollen wall (exine). 14 – ultrathin section of sporoderm. Scale bar, μm : 1–4, 8–14 – 1; 5–7 – 5.

Типичными местами обитания являются каменистые, песчаные склоны холмов, остепненные луга, обочины дорог.

Lappula barbata Gürke [Boraginaceae Juss.] (рис. 2, 10–13)

П. з. 6-бороздно-оровые, гантелевидные, мелкие (табл. 1), в очертании с экватора сжато-эллиптические, с полюса округло-6-угольные. Борозды щелевидные, длинные. Оры плохо различимые, экваториально-вытянутые. При светооптическом исследовании скульптура не просматривается. Данные СЭМ: скульптура неясно морщинистая, с редкими орбикулами на поверхности.

Типичными местами обитания являются каменистые склоны, скалы. Редко встречаются в дубовых лесах.

Rapistrum rugosum (L.) All. [Brassicaceae Burnet] (рис. 1, 6–13)

П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные или эллипсоидальные, средних размеров, п. о. 29.0–31.5 мкм, э. д. 27.5–29.7 мкм, в очертании с экватора почти округлые или эллиптические, с полюса 3-лопастные. Борозды длинные, суженные у полюсов, с острыми концами, мембрана борозд часто разрушается при ацетолитной обработке. Толщина экзины 2.5–2.7 мкм. Скульптура крупно-сетчатая, хорошо просматривается при свето-

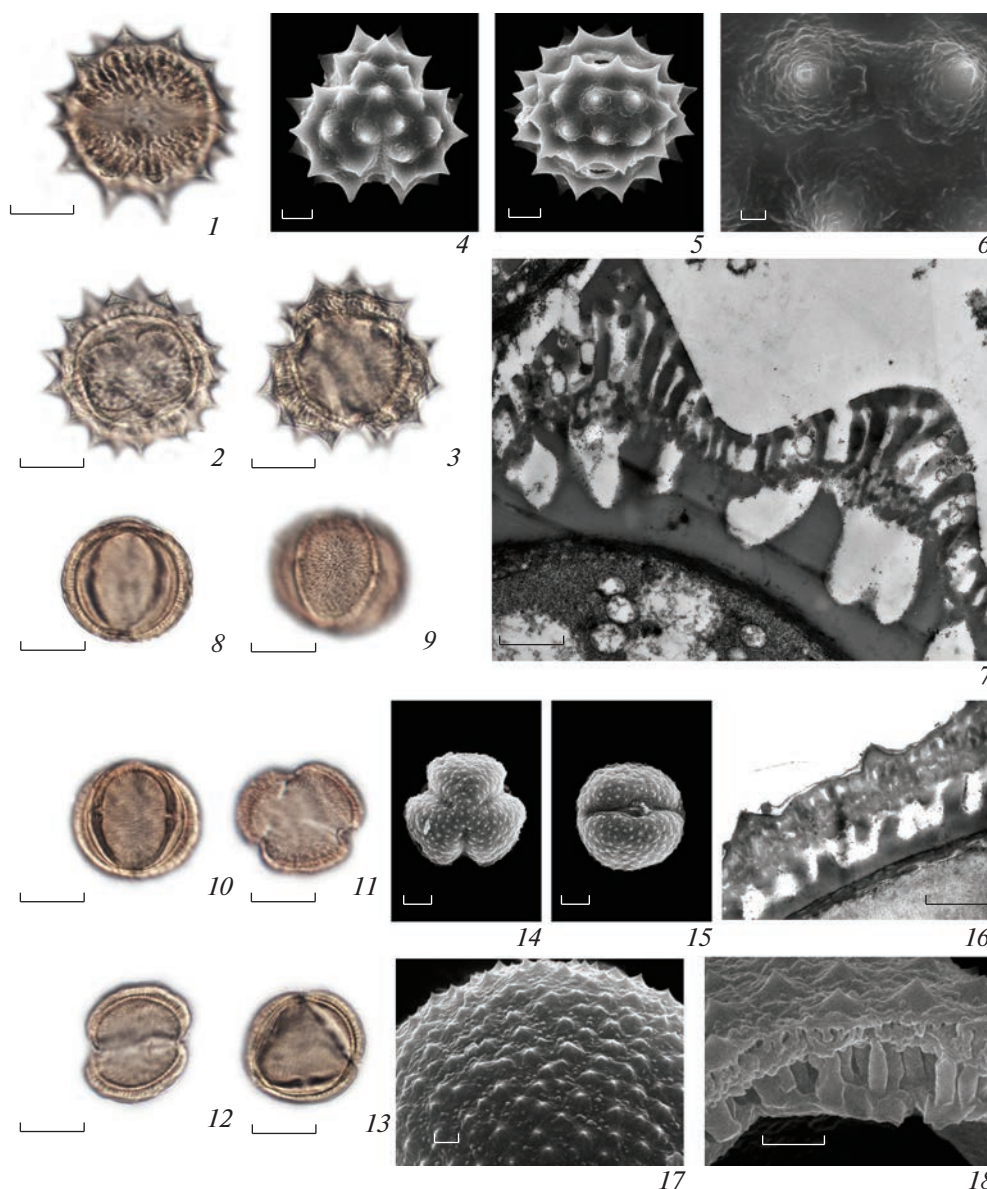


Рис. 3. Морфология пыльцы видов с грязевого вулкана Гызмейдан (Шамахи). 1–7 – *Archanthemis fruticulosa*; 8–18 – *Artemisia alpina*. 1, 2, 5, 8, 9, 15 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 4, 14 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 12, 13 – атипичные пыльцевые зерна. 6, 17 – скульптура поверхности. 7, 16 – ультратонкие срезы оболочки. Масштабные линейки, мкм: 1–3, 6–13, 16, 18 – 1; 4, 5, 14, 15 – 5.

Fig. 3. Pollen morphology of the species from the Gyzmeidan mud volcano. 1–7 – *Archanthemis fruticulosa*; 8–18 – *Artemisia alpina*. 1, 2, 5, 8, 9, 15 – equatorial view of pollen grain. 3, 4, 14 – polar view of pollen grain. 12–13 – atypical pollen grains. 6, 17 – detail of ornamentation. 7, 16 – ultrathin section of sporoderm. 18 – broken pollen wall (exine). Scale bar, μm : 1–3, 6–13, 16, 18 – 1; 4, 5, 14, 15 – 5.

оптическом исследовании. Данные СЭМ: ячей сетки глубокие, округлые или округло-угловатые в очертании, более или менее одинакового размера. Стенки ячеек ровные, гладкие. В препарате 2% деформированных п. з.

Типичными местами обитания являются полынные степи, солончаки, сухие склоны, сорные места, пастбища, обочины дорог.

Helianthemum salicifolium (L.) Mill. [Cistaceae Juss.] (рис. 4, 5, 6)

П. з. 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, средних размеров или немного крупнее, п. о. 44.7–52.5 мкм, э. д. 39.2–50.0 мкм, в очертании с экватора эллиптические, с полюса округло-треугольные. Борозды длинные, неширокие, оры округлые или экваториально вытянутые. Толщи-

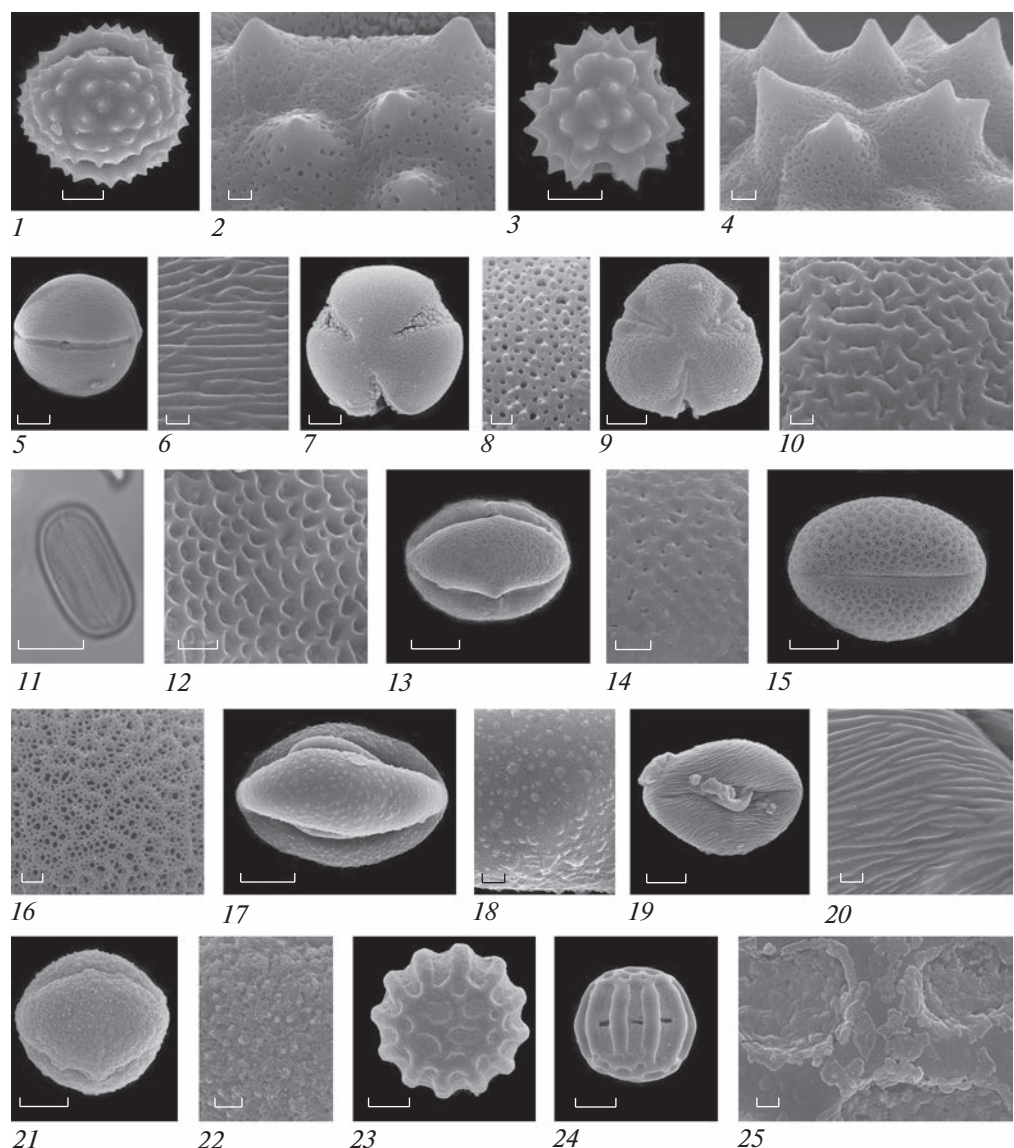


Рис. 4. Морфология пыльцы видов с грязевого вулкана Гызмейдан (Шамахи). 1, 2 – *Jurinea arachnoidea*. 3, 4 – *Xeranthemum cylindraceum*. 5, 6 – *Helianthemum salicifolium*. 7, 8 – *Convolvulus lineatus*. 9, 10 – *Euphorbia seguieriana*. 11, 12 – *Hedysarum sericeum*. 13–14 – *Hypericum linarioides*. 15–16 – *Scutellaria orientalis*. 17–18 – *Teucrium polium*. 19–20 – *Potentilla pedata*. 21–22 – *Filipendula vulgaris*. 23–25 – *Polygala anatolica*. 1, 5, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 24 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 7, 9, 23 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 25 – скульптура поверхности. Масштабные линейки, мкм: 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 25 – 1; 13, 15, 17, 19, 21 – 5; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 23, 24 – 10.

Fig. 4. Pollen morphology of the species from the Gyzmeidan mud volcano. 1, 2 – *Jurinea arachnoidea*. 3, 4 – *Xeranthemum cylindraceum*. 5, 6 – *Helianthemum salicifolium*. 7–8 – *Convolvulus lineatus*. 9, 10 – *Euphorbia seguieriana*. 11–12 – *Hedysarum sericeum*. 13, 14 – *Hypericum linarioides*. 15–16 – *Scutellaria orientalis*. 17–18 – *Teucrium polium*. 19, 20 – *Potentilla pedata*. 21, 22 – *Filipendula vulgaris*. 23–25 – *Polygala anatolica*. 1, 5, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 24 – equatorial view of pollen grain. 3, 7, 9, 23 – polar view of pollen grain. 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 25 – detail of ornamentation. Scale bar, μm : 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 25 – 1; 13, 15, 17, 19, 21 – 5; 1, 3, 5, 7, 9, 11, 23, 24 – 10.

на экины 2 мкм. Скульптура при светооптическом исследовании неясная. Данные СЭМ: скульптура струйчатая. Струи тонкие короткие, широко расставленные, переплетающиеся. Между струями мелкие округлые ячеи. В целом поверхность п.з. выглядит сглаженной.

Типичными местами обитания являются сухие каменистые места, горные склоны, степи.

Hypericum linarioides Bosse [Clusiaceae Lindl.] (рис. 4, 13, 14)

П. з. 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, среднего размера или немного меньше (табл. 1), в

очертании с экватора эллиптические, с полюса 3-лопастные. Борозды неширокие, длинные. Оры экваториально вытянутые, неясно заметные. Скульптура при светооптическом исследовании неясная. Данные СЭМ: скульптура ямчато-перфорированная.

Типичными местами обитания являются открытые каменистые склоны гор, горные пастбища.

Convolvulus lineatus L. [Convolvulaceae Juss.] (рис. 4, 7, 8)

П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, реже эллипсоидальные, крупные (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые или эллиптические, с полюса 3-лопастные. Борозды широкие, суженные к полюсам, с ровными краями, мембрана борозд с большим количеством неравномерно расположенных крупных гранул. Скульптура при использовании светооптического микроскопа неясная. Данные СЭМ: скульптура мелкосетчатая (почти перфорированная) с редкими очень мелкими шипиками, мембрана борозды с крупными гранулами.

Типичными местами обитания являются каменистые склоны, меловые обнажения, полупустыни, степи, сухие луга, обочины дорог, пустыри.

Euphorbia seguieriana Neck. [Euphorbiaceae Juss.] (рис. 4, 9, 10)

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные, средних размеров (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые, с полюса 3-лопастные. Борозды длинные, неширокие, суженные у полюсов с острыми концами. Ора крупная, прямоугольная, экваториально вытянутая. Данные СЭМ: скульптура крупно-складчатая, по краям борозд слегка шероховатая, почти гладкая.

Типичными местами обитания являются песчаные, каменистые склоны, известняковые и меловые обнажения, ковыльно-разнотравные и кустарниковые степи. Иногда растут на выгонах и по речным галечникам.

Astragalus bungeanus Boiss. [Fabaceae Lindl.]

П. з. 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с экватора округло-4-угольные, с полюса округло-треугольные или слабо 3-лопастные, средних размеров, п. о. 31.2–38.6 мкм, э. д. 16.8–20.0 мкм. Борозды длинные, узкие, оры нечеткие. Толщина экзины 1.5–1.9 мкм. Скульптура сетчатая. Данные СЭМ: ячеи неглубокие, округлые или округло-угловатые в очертании, ширина стенок меньше диаметра просветов. В препарате менее 1% деформированных п. з.

Типичными местами обитания являются сухие каменистые, песчано-каменистые, щебнистые и травяные склоны, тимьянниковые и разнотравно-злаковые степи.

Hedysarum sericeum M. Bieb. [Fabaceae] (рис. 4, 11, 12)

П. з. 3-бороздные, эллипсоидальные, в очертании с экватора округло-прямоугольные, средних размеров или немного меньше, п. о. 24.5–25.5 мкм, э. д. 15.8–20.0 мкм. Борозды длинные, узкие. Толщина экзины 1.5–1.9 мкм. Скульптура мелко сетчатая, плохо различима при использовании светооптического микроскопа. Данные СЭМ: ячеи округлые или округло-угловатые, с мелкими перфорациями или гранулами на дне, стенки ячеек узкие, гладкие. В препарате около 5% деформированных п. з.

Типичными местами обитания являются выходы мела и известняка.

Medicago monspeliaca (L.) Trautv. [Fabaceae]

П. з. 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с экватора округло-4-угольные, с полюса округлые или округло-треугольные, среднего размера, п. о. 35.0–36.6 мкм, э. д. 23.5–26.6 мкм. Борозды узкие, оры округлые или широкоэллиптические, слабо заметные. Скульптура при использовании светооптического микроскопа неясная. Толщина экзины 1.4–1.7 мкм. Данные СЭМ: скульптура мелкосетчатая.

Типичными местами обитания являются каменистые и щебнистые склоны, степи, обочины дорог.

Scutellaria orientalis L. [Lamiaceae Lindl.] (рис. 4, 15, 16)

П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные или эллипсоидальные, средних размеров или немного меньше, п.о. 22.5–27.6 мкм, э.д. 21.5–24.0 мкм. В очертании с экватора почти округлые или эллиптические, с полюса 3-лопастные. Борозды длинные, неширокие. Толщина экзины 1.5–1.8 мкм. Скульптура неясно сетчатая. Данные СЭМ: скульптура дважды сетчатая. Стенки ячеек первого порядка очень тонкие, ячеи крупные, округло-угловатые в очертании, неглубокие. На дне ячеек первого порядка многочисленные округлые, разноразмерные ячеи второго порядка. В препарате 1% деформированных п. з.

Типичными местами обитания являются сухие травянистые места и пастбища, открытые каменистые и известняковые склоны, глинистые обрывы, щебень.

Teucrium polium L. [Lamiaceae] (рис. 4, 17, 18)

П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные или эллипсоидальные, средних или немного меньше среднего размеров, п.о. 22.0–26.0 мкм, э.д. 22.0–25.6 мкм, в очертании с экватора почти округлые или эллиптические, с полюса 3-лопастные или округло-треугольные. Борозды длинные, неширокие, суженные у полюсов. Толщина экзины 1.5–1.9 мкм. Скульптура при светооптическом

исследовании неясно сетчатая. Данные СЭМ: скульптура бородавчато-перфорированная. Бородавки довольно крупные, разноразмерные, между ними многочисленные очень мелкие перфорации. В препарате менее 1% деформированных п. з.

Типичными местами обитания являются сухие глинистые и каменистые склоны, осыпи, известняковые и меловые обнажения.

Linum corymbulosum Rchb. [Linaceae Perleb.] (рис. 2, 1–8)

П. з. 3-бороздные, почти сфероидальные, крупные (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые, с полюса 3-лопастные. Борозды длинные, широкие, суженные у полюсов, с острыми концами. Мембрана борозд часто разрушается при ацетолизной обработке. Скульптура столбиковая. Столбики одинаковой высоты, но разного диаметра (двух типов: крупные и мелкие) плотно прилегают друг к другу. Данные СЭМ: поверхность столбиков морщинистая. Мелкие столбики с одним микроскопическим шипиком в центре, крупные с 3–4 шипиками по краям.

Типичными местами обитания являются песчаные и щебнистые поймы, равнинные участки, невысокие горы, сухие луга.

Polygala anatolica Boiss. et Heldr. [Polygalaceae Hoffmanns. et Link] (рис. 4, 23–25)

П. з. 11–13-бороздные, эллипсоидальные, с орой в виде экваториального пояса, крупные или слегка меньшего размера (табл. 1). Борозды длинные, с закругленными концами, широкие. Ширина борозд равна ширине мезокольпиума. Скульптура на полюсах сетчатая с крупными округлыми ячейками, на мезокольпиумах гладкая. Данные СЭМ: поверхность мезокольпиумов и стенок ячеек почти гладкая, дно ячеек и мембрана борозд шероховатые.

Типичными местами обитания являются луга, опушки, травянистые склоны.

Thalictrum simplex L. [Ranunculaceae Juss.] (рис. 1, 1–4)

П. з. многопоровые, сфероидальные, почти среднего размера, диаметр 23.0–25.1 мкм, толщина экзины 1.4–1.5 мкм, в очертании округлые. Поры округлые, без ободка, погруженные, 3.5–4 мкм в диаметре, на расстоянии 5–7 мкм друг от друга, с зернистой мембраной. Скульптура при свето-оптическом исследовании неясная. Данные СЭМ: скульптура мелко шипиковатая с редкими микроскопическими перфорациями между шипиками. Мембрана пор с крупными плотно прилегающими друг к другу бугорками, покрытыми мелкими шипиками. В препарате менее 1% деформированных п. з.

Типичными местами обитания являются разреженные леса, опушки, суходольные и пойменные луга.

Filipendula vulgaris Moench. [Rosaceae Juss.] (рис. 4, 21–22)

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные или широкоэллипсоидальные, средних размеров или немного меньше (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые или широкоэллиптические, с полюса 3-лопастные. Борозды длинные, узкие, часто с неровными краями, над орой края борозд часто смыкаются. Оры плохо просматриваются. При светооптическом исследовании скульптура неясная. Данные СЭМ: скульптура шероховатая.

Типичными местами обитания являются луга, лесные опушки, поляны, степные склоны.

Potentilla pedata Willd. ex Hornem. [Rosaceae Juss.] (рис. 4, 19, 20)

П. з. 3-бороздно-оровые, почти сфероидальные или эллипсоидальные, средних размеров или немного меньше (табл. 1), в очертании с экватора почти округлые или эллиптические, с полюса округло-3-лопастные. Борозды длинные, узкие, края сближаются в области оры. Оры довольно крупные, экваториально вытянутые, овальные. Скульптура неясно струйчатая. Данные СЭМ: струи на поверхности зерна длинные, тонкие, широко расставленные.

Типичными местами обитания являются каменистые пустоши, засушливые луга, подлески, фруктовые сады.

Сравнительный анализ основных количественных характеристик пылевых зерен у растений, произрастающих на грязевом вулкане, и у растений из типичных мест обитания представлен в табл. 1.

Ультроструктура спородермы по данным СЭМ и ТЭМ

Для решения вопроса о влиянии последствий извержения вулкана на ультроструктуру спородермы был проведен сравнительный анализ особенностей строения оболочек пылевых зерен у 6 видов, произрастающих как на грязевом вулкане, так и в типичных местах обитания.

Archanthemis fruticulosa (рис. 3, 7)

По данным ТЭМ экзина тектатно-колумеллятного типа представлена сложно устроенной эктэксиной и ламеллятной эндэксиной. Наружный слой эктэксины образован одним рядом широко расставленных тонких (около 0.1–0.2 мкм толщиной) столбиков, коротких (0.5–0.7 мкм высотой) между шипами и довольно длинных (1–2 мкм высотой) в шипах, которые опираются на относительно тонкий гранулярный инфратектум

(не более 0.5 мкм). Столбики внутреннего ряда крупные, заметно длиннее и толще столбиков наружного ряда (0.5–0.7 мкм толщиной и до 2.5 мкм высотой), часто разветвленные в верхней части, опираются на сплошной гомогенный, довольно толстый (0.5–0.7 мкм) подстилающий слой. Ламеллярная эндэкина на срезах выглядит более электронно плотной по сравнению с эктэкиной, по толщине равна подстилающему слою, на межапертурных участках ламеллы плотно прилегают друг к другу и эндэкина выглядит гомогенной, в области апертур видны отдельные ламеллы.

Artemisia alpina (рис. 3, 16, 18)

По данным ТЭМ экзина тектатно-колумеллярного типа представлена сложно устроенной эктэкиной и ламеллярной эндэкиной. Столбики наружного слоя эктэкины тонкие (не более 0.1 мкм толщиной и не более 0.5 мкм высотой), располагаются плотно друг к другу. Инфратектум толстый (около 1 мкм толщиной), часто этот слой выглядит гранулярным или сетчатым. Столбики внутреннего слоя высокие (около 1.5 мкм высотой), нетолстые (около 0.5 мкм толщиной), иногда раздвоенные в верхней части. На сколах оболочки, исследованных при помощи СЭМ, наружный слой столбиков выглядит губчатым, и отдельные столбики в большинстве случаев не просматриваются.

Lappula barbata (рис. 2, 14)

По данным ТЭМ экзина тектатно-колумеллярного типа, тонкая, менее 1 мкм толщиной. Все слои эктэкины (тектум, колумеллы и подстилающий слой) имеют почти одинаковую толщину. Эндэкина (контрастно темная на срезах) очень тонкая на межапертурных участках, около апертур сильно утолщается и по толщине становится равной эктэкине.

Linum corymbulosum (рис. 2, 9)

По данным СЭМ экзина атектатного, колумеллярного типа представлена столбиками эктэкины и эндэкиной. Эктэкина и эндэкина почти равны по толщине. Эндэкина гранулярного типа, гранулы плотно прилегают друг к другу.

Rapistrum rugosum (рис. 1, 14, 15)

По данным ТЭМ и СЭМ экзина тектатно-колумеллярного типа. Столбики высокие, ровные, слегка расширяются в верхней части. Головки столбиков сливаются и образуют прерывистый тектум, характерный для пыльцы с сетчатой скульптурой. Подстилающий слой толстый, по толщине равен или слегка превышает толщину тектума. Эндэкина очень тонкая, представлена одной электронно-плотной ламеллой.

Thalictrum simplex (рис. 1, 5)

Экзина тектатно-колумеллярного типа. На сколах (СЭМ) экзина представлена толстым тек-

тумом, низкими, короткими столбиками и подстилающим слоем. На сколах оболочки эндэкина не просматривается.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пыльца изученных видов относится к 5 палитипам:

1. 3-бороздный (виды из семейств Brassicaceae, Convolvulaceae, Fabaceae (*Hedysarum sericeum*), Lamiaceae, Linaceae) (рис. 1, 6–15; рис. 2, 1–9; рис. 4, 7, 8, 11, 12, 15–18).

2. 3-бороздно-оровый (Asteraceae, Cistaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Rosaceae) (рис. 3; рис. 4, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 19–22).

3. 6-гетеробороздный (Boraginaceae) (рис. 2, 10–14).

4. Многобороздно-оровый (Polygalaceae) (рис. 4, 23–25)

5. Многопоровый (Ranunculaceae) (рис. 1, 1–5).

Сопоставление полученных данных с материалами палинологической базы данных PALDAT и сведениями из литературных источников (Sánchez Agudo et al., 1998; Grigoryeva et al., 2015; Kluz-Wieloch et al., 2015; Humphrey, 2016; Tekin, Yilmaz, 2016; Marzouk et al., 2017; Kamel et al., 2018 и др.) показало, что пыльца всех изученных видов, произрастающих на грязевом вулкане Гызмейдан (Шамахи) обладает чертами соответствующих таксонов (семейств и родов).

Сравнительное палиноморфологическое исследование 10 видов, произрастающих на грязевом вулкане, с соответствующими видами из типичных мест обитания не выявило никаких различий в морфологии пыльцевых зерен. Это касается как качественных палинологических характеристик (тип пыльцевого зерна, форма, очертания, строение, апертур, скульптура и ультраструктура спородермы), так и количественных признаков (размеры полярной оси, экваториального диаметра, толщина экзины) (табл. 1). Выявленные незначительные различия касаются только размеров пыльцевых зерен. Однако, во всех случаях разница в размерах пыльцы исследованных видов из разных мест обитания (вулкан и другие местообитания) соответствует размаху внутривидовой изменчивости, не превышает 10 мкм и всегда остается в рамках размерной группы по классификации G. Erdtman (1952).

Признаки пыльцевых зерен считаются консервативными (Erdtman, 1952). Однако нередко, в препаратах (обычно из одного цветка, реже соцветия) наряду с типичными (значительно преобладающими) встречаются пыльцевые зерна с отличным от типичного числом и (или) расположением апертур. Обычно это единичные зерна и их количество исчисляется долями процента (Pozhi-

daev, 1998, 2000), хотя для некоторых таксонов характерна и более частая встречаемость атипичных по этому признаку пыльцевых зерен (Pozhidaev, 1993, 1995). В большинстве случаев такие атипичные пыльцевые зерна являются фертильными и жизнеспособными (Pire, Dematteis, 2007). Как уже отмечалось ранее, имеются данные, согласно которым техногенные загрязнения окружающей среды, в том числе повышенный уровень радиации, приводят к появлению и увеличению числа аномальных (в том числе по признаку числа и расположения апертур) пыльцевых зерен у ряда древесных и травянистых растений (Dzyuba, 2006; Dzyuba et al., 2006). Из 20 изученных видов флоры вулкана Гызмейдан (Шамахи) только у 2 представителей семейства Asteraceae (*Archanthemis fruticulosa* и *Artemisia alpina*) были обнаружены единичные атипичные зерна. У них выявлено 2 варианта таких зерен: с одной кольцевой апертурой и с 6 апертурами. Следует отметить, что такие единичные атипичные зерна встречаются как у растений, произрастающих на грязевом вулкане, так и за его пределами в типичных для видов местах обитания. Наличие атипичной пыльцы у сложноцветных — обычное явление и уже было описано ранее (Grigoryeva et al., 2015). Так, например, у некоторых полыней (*Artemisia*), произрастающих в благоприятных, привычных для них местах обитания количество атипичных зерен может достигать 8% (Grigoryeva et al., 2018).

Важным морфологическим показателем функционального состояния пыльцы является процент деформированных пыльцевых зерен в образце (цветке, тычинке или пыльнике). Уменьшение или полное разрушение клеточного содержания приводит к появлению разнообразных вмятин на поверхности, нарушению формы зерна, т. е. к ее деформации. Деформированными также считают недоразвитые, очень мелкие (по сравнению с обычными) пыльцевые зерна (Shishova et al., 2019). Деформация пыльцевых зерен может быть обусловлена разными факторами, среди которых называют гибридизацию, полиплоидию, клейстогамию, апомиксис. Иногда к сильной деформации могут привести резкие нарушения условий существования вида (Kurpianova, Aleschina, 1972). При техногенном загрязнении число деформированных пыльцевых зерен значительно возрастает и может достигать 45–100%. (Dzyuba, 2006). Параллельное изучение морфологии и фертильности пыльцевых зерен в разных таксонах цветковых растений свидетельствует о том, что стерильные пыльцевые зерна, как правило, сильно деформированы или имеют очень маленькие по сравнению с обычными для вида размеры. Для большинства исследованных видов, произрастающих на грязевом вулкане Гызмейдан (Шамахи) характерен низкий про-

цент (не более 1%) деформированной пыльцы. У *Rapistrum rugosum* выявлено 2% деформированных пыльцевых зерен, у *Euphorbia seguieriana* и *Linum corymbulosum* — 3%, а у *Hedysarum sericeum* — 5%. Сравнительный анализ пыльцы у растений с вулкана и у растений из других мест обитания показал, что процент деформированных пыльцевых зерен не зависит от места произрастания растения (табл. 1). Незначительные расхождения были отмечены у *Euphorbia seguieriana*, *Linum corymbulosum*, *Hypericum linarioides*. Следует отметить, что у некоторых растений, произрастающих за пределами грязевого вулкана, число деформированной пыльцы немного больше по сравнению с теми же видами из флоры вулкана (табл. 1). Самый высокий процент деформированных пыльцевых зерен был выявлен у представителей семейства Rosaceae (*Filipendula vulgaris* и *Potentilla pedata*). Так у растений *Filipendula vulgaris*, произрастающих на грязевом вулкане, выявлено 10% деформированной пыльцы, а у контрольных растений 32%. У *Potentilla pedata* 56 и 88% соответственно. Полученные данные не являются показателями влияния окружающей среды на морфологию пыльцы этих растений, поскольку для многих родов семейства Rosaceae, и в частности для рода *Potentilla*, всегда характерно большое количество деформированной пыльцы, что традиционно связывают с высокой степенью гибридизации представителей этого таксона.

Таким образом, в ходе проведенного палиноморфологического изучения некоторых видов флоры грязевого вулкана Гызмейдан (Шамахи) негативного влияния условий произрастания на морфологию их пыльцы не выявлено. Никаких нарушений развития основных палиноморфологических характеристик не обнаружено. С высокой степенью уверенности можно предположить, что исследованные растения, продуцируя морфологически полноценную пыльцу, имеют высокий потенциал для опыления, оплодотворения и дальнейшего семенного размножения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения государственного задания по теме “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений, AAA-A18-118031690084-9”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abbasov O.R., Mammadova A.N., Akhundov R.V., Bagloglanov E.E., Huseynov A.R., Yagubov A.R. 2015. Atlas of the World Mud Volcanoes. Baku. P. 44.

- [Akhmedov] Ахмедов А.Г. 1985. Грязевые вулканы и окружающая среда. 49 с.
- Albooghobaich N., Zarinkamar F. 2011. Effect of lead toxicity on pollen grains in *Matricaria chamomilla*. — In: IPCBEE. Vol. P. 292–295.
- [Aliiev] Алиев Ад.А. 2006. Грязевой вулканизм южно-каспийского нефтегазоносного бассейна. — Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 3: 35–51.
- Amjad L., Shafighi M. 2010. Effect of electromagnetic fields on structure and pollen grain development in *Chenopodium album* L. — International Journal of Bio-engineering and Life Sciences. 4 (10): 763–765.
- [Batygina, Vasilyeva] Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 1999. Размножение растений. СПб. 230 с.
- Dhingra H.R., Varghese T.M. 1993. Flowering and male reproductive functions of chick pea (*Cicer arietinum* L.) genotypes as affected by salinity. — Biol. Plantarum. 35 (3): 447–452.
- [Dzyuba] Дзюба О.Ф. 2006. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб. 197 с.
- Dzyuba O.F., Shrekova O.V., Tokarev P.I. 2006. On the natural polymorphism of pollen grains of *Acer tataricum* L. — Paleontol. J. 40 (5): 590–594.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- [Flora URSS] Флора СССР. 1937, 1939, 1945, 1946, 1948, 1949, 1953, 1954, 1961, 1962, 1963. Т. 7, 8, 11–15, 19, 20, 26–28. М., Л.
- [Grigoryeva et al.] Григорьева В.В., Коробков А.А., Брицкий Д.А., Михайлова Л.В. 2015. Морфология пыльцы представителей трибы Anthemideae (Asteraceae). — Бот. журн. 100 (10): 1040–1047. <https://doi.org/10.1134/S000681361510004X>
- [Grigoryeva et al.] Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Коробков А.А. 2018. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Artemisia* (Asteraceae) Дальнего Востока России. — Бот. журн. 103 (10): 1255–1264. <https://doi.org/10.7868/S0006813618100046>
- [Grossgeim] Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Издание 2-е. 1950, 1952, 1962. Т. IV, V, VI. Л.
- Gull H., Achmad R. 2006. Effect of salinity on pollen viability of different canola (*Brassica napus* L.) cultivars as reflected by the formation of fruits and seeds. — Pak. J. Bot. 38 (2): 237–247.
- Humphrey R.P. 2016. Pollen heteromorphism is pervasive in *Thalictrum* (Ranunculaceae). — Plant Syst. Evol. 302 (8): 1171–1177. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1312-8>
- Kamel M.A., El Hadidy A.M.H., Hamed S.T., Hussein N.R.A. 2018. A Palynological Review for Some Species of Family Boraginaceae Juss. from the Egyptian Flora. — Annual Research and Review in Biology. 30 (3): 1–16. <https://doi.org/10.9734/ARRB/2018/46408>
- Kluza-Wieloch M., Maciejewska-Rutkowska I., Wójtowicz W., Wiland-Szymańska J. 2015. Pollen morphology of rare species of *Linum* L. (Linaceae) from Poland. — Biodiv. Res. Conserv. 40: 1–12. <https://doi.org/10.1515/biorc-2015-0028>
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. 172 с.
- Marzouk R.I., El-Darier S.M., Askar A.B.M. 2017. Pollen morphology of *Teucrium* L. (Lamiaceae, Ajugoideae) in Libya. — Bangladesh J. Plant Taxon. 24 (2): 219–226.
- Nilan R.A., Rosichan J.L., Arenaz P., Hodgdon A.L., Kleinhofs A. 1981. Pollen genetic markers for detection of mutagens in the environment. — Environ. Health Perspect. 37: 19–25. <https://doi.org/10.1289/ehp.813719>
- PalDat – Palynological Database, an online publication on recent pollen. <https://www.paldat.org/>
- Pire S.M., Dematteis M. 2007. Pollen aperture heteromorphism in *Centaureum pulchellum* (Gentianaceae). — Grana. 46 (1): 1–12. <https://doi.org/10.1080/00173130601101245>
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — Grana. 32: 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — Grana. 34 (2): 10–20.
- Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — Rev. Palaeobot. Palynol. 104 (1): 67–83.
- Pozhidaev A.E. 2000. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry. — Rev. Palaeobot. Palynol. 109 (3–4): 235–254. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(99\)00057-3](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(99)00057-3)
- Sánchez Agudo J.A., Rico E., Sánchez Sánchez J. 1998. Palynological study of *Potentilla* subg. *Potentilla* (Rosaceae) in the Western Mediterranean. — Grana. 37 (5): 276–284. <https://doi.org/10.1080/00173139809362679>
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K., Yemelyanov V., Pendinen G., Shavarda A., Gavrilenko T. 2019. Metabolic Alterations in Male-Sterile Potato as Compared to Male-Fertile. — Metabolites. 9 (2): 24. <https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Shivanna K.R., Linskens H.F., Cresti M. 1991. Pollen viability and pollen vigor. — Theoret. Appl. Genetics. 81 (1): 38–42. <https://doi.org/10.1007/BF00226109>
- Tekin M., Yilmaz G. 2016. Palynological Studies of the Genus *Convolvulus* L. (Convolvulaceae) from Turkey. — Botanical Sciences. 94 (3): 543–549.
- Yeloff D., Blokker P., Boelen P., Rozema J. 2008. Is Pollen Morphology of *Salix polaris* Affected by Enhanced UV-B Irradiation? Results from a Field Experiment in High Arctic Tundra. — Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 40 (4): 770–774. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(07-045\)\[YELOFF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(07-045)[YELOFF]2.0.CO;2)

POLLEN MORPHOLOGY OF SOME PLANTS FROM THE GYZMEIDAN MUD VOLCANO (REPUBLIC OF AZERBAIJAN)

Sh. G. Isayeva^a and V. V. Grigoryeva^{b,##}

^a*Institute of Botany of Ministry of Sciences and Education of Republic of Azerbaijan
Badamdar, 40, Baku, Azerbaijan*

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

[#]*e-mail: isayeva.shabnam@outlook.com*

^{##}*e-mail: mikhailov_val@mail.ru*

The aim of this study was to assess the influence of unfavorable conditions of the mud volcano on the morphological features of pollen. Using light, scanning and transmission electron microscopes, the morphology of pollen of 20 species from 14 families of dicotyledonous plants growing on the Gyzmeidan mud volcano (Shamakhi) in the Republic of Azerbaijan has been studied. According to the aperture patterns of the pollen grains in the studied species, there are 5 pollen types: 3-colpate (Brassicaceae, Convolvulaceae, Fabaceae (*Hedysarum sericeum*), Lamiaceae, Linaceae), 3-colporate (Asteraceae, Cistaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Rosaceae), stepanocolporate (Polygalaceae), heteroaperturate (Boraginaceae), pantoporate (Ranunculaceae).

No significant deviations of the main morphological features of pollen (shape, outline, size of pollen grains, type and number of apertures, exine sculpture, thickness and ultrastructure of the sporoderm) were found. Most of the studied species have a low percentage of deformed, underdeveloped, morphologically sterile, and atypical pollen grains. The number of deformed pollen grains differs between taxa. It can vary from single grains (most of the studied samples) to 56% in *Potentilla pedata*. However, its plants from the mud volcano produce less deformed pollen than the control ones (88%). This is most likely a feature of the taxon, rather than the influence of growing conditions.

Keywords: mud volcano, pollen morphology, pollen grains

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Center “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) in the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Structural and functional bases of development and adaptation of higher plants, AAA-A18-118031690084-9”.

REFERENCES

- Abbasov O.R., Mammadova A.N., Akhundov R.V., Baloglanov E.E., Huseynov A.R., Yagubov A.R. 2015. Atlas of the World Mud Volcanoes. Baku. P. 44.
- Akhmedov A.G. Mud volcanoes and the environment. Baku. 49 p. (In Russ.).
- Albooghobaich N., Zarinkamar F. 2011. Effect of lead toxicity on pollen grains in *Matricaria chamomilla*. — In: IPCBEE. Vol. 5. P. 292–295.
- Aliev Ad.A. 2006. Mud volcanism of the South Caspian oil and gas basin. — Geology and minerals of the World Ocean. 3: 35–51 (In Russ.).
- Amjad L., Shafighi M. 2010. Effect of electromagnetic fields on structure and pollen grain development in *Chenopodium album* L. — International Journal of Bio-engineering and Life Sciences. 4 (10): 763–765.
- Batygina T.B., Vasileva V.E. 1999. Razmnozhenie rasteniy. [Reproduction of plants]. St. Petersburg. 230 p.
- Dhingra H.R., Varghese T.M. 1993. Flowering and male reproductive functions of chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes as affected by salinity. — Biol. Plantarum. 35 (3): 447–452.
- Dzyuba O.F. 2006. Palynoindication of the environmental quality. St. Petersburg. [Palynoindication of environmental quality]. 197 p. (In Russ.).
- Dzyuba O.F., Shrekova O.V., Tokarev P.I. 2006. On the natural polymorphism of pollen grains of *Acer tataricum* L. — Paleontol. J. 40 (5): 590–594.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Flora URSS. 1937, 1939, 1945, 1946, 1948, 1949, 1953, 1954, 1961, 1962, 1963. Vol. 7, 8, 11–15, 19, 20, 26–28. Moscow, Leningrad.
- Grigoryeva V.V., Korobkov A.A., Britsky D.A., Mikhaylova L.V. 2015. Pollen morphology in representatives of the subtribe Anthemideae (Asteraceae). — Bot. Zhurn. 100 (10): 1040–1047 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S000681361510004X>
- Grigoryeva V.V., Britski D.A., Korobkov A.A. 2018. Pollen morphology of *Artemisia* species (Asteraceae) of the Russian Far East. — Bot. Zhurn. 103 (10): 1255–1264 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618100046>
- Grossgeim A.A. Flora of the Caucasus. 2nd edition. 1950, 1952, 1962. T. IV, V, VI. Leningrad.
- Gull H., Achmad R. 2006. Effect of salinity on pollen viability of different canola (*Brassica napus* L.) cultivars as

- reflected by the formation of fruits and seeds. — Pak. J. Bot. 38 (2): 237–247.
- Humphrey R.P. 2016. Pollen heteromorphism is pervasive in *Thalictrum* (Ranunculaceae). — Plant Syst. Evol. 302 (8): 1171–1177. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1312-8>
- Kamel M.A., El Hadidy A.M.H., Hamed S.T., Hussein N.R.A. 2018. A Palynological Review for Some Species of Family Boraginaceae Juss. from the Egyptian Flora. — Annual Research and Review in Biology. 30 (3): 1–16. <https://doi.org/10.9734/ARRB/2018/46408>
- Kluza-Wieloch M., Maciejewska-Rutkowska I., Wójtowicz W., Wiland-Szymańska J. 2015. Pollen morphology of rare species of *Linum* L. (Linaceae) from Poland. — Biodiv. Res. Conserv. 40: 1–12. <https://doi.org/10.1515/biocr-2015-0028>
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1972. Pollen and spores of plants from European part of URSS. Vol. 1. Leningrad. 172 p. (In Russ.).
- Marzouk R.I., El-Darier S.M., Askar A.B.M. 2017. Pollen morphology of *Teucrium* L. (Lamiaceae, Ajugoideae) in Libya. — Bangladesh J. Plant Taxon. 24 (2): 219–226.
- Nilan R.A., Rosichan J.L., Arenaz P., Hodgdon A.L., Kleinhofs A. 1981. Pollen genetic markers for detection of mutagens in the environment. — Environ Health Perspect. 37: 19–25. <https://doi.org/10.1289/ehp.813719>
- PalDat — Palynological Database, an online publication on recent pollen. <https://www.paldat.org/>
- Pire S.M., Dematteis M. 2007. Pollen aperture heteromorphism in *Centaurium pulchellum* (Gentianaceae). — Grana. 46 (1): 1–12. <https://doi.org/10.1080/00173130601101245>
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — Grana. 32 (2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — Grana. 34 (1): 10–20.
- Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — Rev. Palaeobot. Palynol. 104 (1): 67–83.
- Pozhidaev A.E. 2000. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry. — Rev. Palaeobot. Palynol. 109 (3–4): 235–254. [https://doi.org/10.1016/s0034-6667\(99\)00057-3](https://doi.org/10.1016/s0034-6667(99)00057-3)
- Sánchez Agudo J.A., Rico E., Sánchez Sánchez J. 1998. Palynological study of *Potentilla* subg. *Potentilla* (Rosaceae) in the Western Mediterranean. — Grana. 37 (5): 276–284. <https://doi.org/10.1080/00173139809362679>
- Shivanna K.R., Linskens H.F., Cresti M. 1991. Pollen viability and pollen vigor. — Theoret. Appl. Genetics. 81 (1): 38–42. <https://doi.org/10.1007/BF00226109>
- Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K., Yemelyanov V., Pendinen G., Shavarda A., Gavrilenko T. 2019. Metabolic Alterations in Male-Sterile Potato as Compared to Male-Fertile. Metabolites. 9 (2): 24. <https://doi.org/10.3390/metabo9020024>
- Tekin M., Yilmaz G. 2016. Palynological Studies of the Genus *Convolvulus* L. (Convolvulaceae) from Turkey. — Botanical Sciences. 94 (3): 543–549.
- Yeloff D., Blokker P., Boelen P., Rozema J. 2008. Is pollen morphology of *Salix polaris* affected by enhanced uv-b irradiation? Results from a Field Experiment in High Arctic Tundra. — Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 40 (4): 770–774. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(07-045\)\[YEL-OFF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(07-045)[YEL-OFF]2.0.CO;2)

СООБЩЕНИЯ

ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ И АНАЛИЗ ФЛОРЫ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2023 г. А. С. Третьякова^{1,2*}, Н. Ю. Груданов^{1,2**}, Д. С. Шилов^{3***}

¹Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина
ул. Мира, 19, Екатеринбург, 620003, Россия

²Ботанический сад Уральского отделения РАН
ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия

³Висимский государственный природный биосферный заповедник
ул. Степана Разина, 23, Кировград, Свердловская обл., 624140, Россия

*e-mail: alyona.tretyakova@urfu.ru

**e-mail: nickolai.grudanoff@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 26.10.2022 г.

После доработки 15.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Подведены итоги инвентаризации флоры сосудистых растений Висимского государственного природного биосферного заповедника. Во флоре Висимского заповедника выявлено 530 видов сосудистых растений, относящихся к 238 родам и 69 семействам. Из них 510 видов аборигенных растений и 20 видов — чужеродных (4% от общего видового состава). В аборигенной фракции ведущими семействами по числу видов являются Asteraceae, Rosaceae, Poaceae, Ranunculaceae. В родовом спектре доминируют роды *Alchemilla*, *Ranunculus*, *Carex*, *Poa*, *Hieracium*. Географический анализ в исследованной флоре выявил наряду с преобладанием бореальных и бореально-неморальных видов наличие растений, связанных своим распространением с высокогорьями. На территории заповедника произрастает 10 эндемичных и субэндемичных видов Урала. 2 вида занесены в Красную книгу Российской Федерации, 24 — в Красную книгу Свердловской области. Список видов сосудистых растений флоры Висимского заповедника доступен для ознакомления в репозитории GBIF.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, географический анализ, особо охраняемые природные территории, Средний Урал, таксономический анализ, флора, флористические находки

DOI: 10.31857/S0006813623010088, **EDN:** LOBOUV

Биоразнообразие — это один из фундаментальных феноменов, характеризующий проявление жизни на Земле, выполняющий ведущую роль в обеспечении стабильности, целостности экосистем и биосферы в целом (Chernov, 1991; Adrianov, 2004; Lebedeva et al., 2004; Turner et al., 2007). Одной из проблем, сопровождающих экономическое развитие и научно-технический прогресс человеческого общества на современном этапе развития, является сокращение биологического разнообразия, в частности видового разнообразия растений. В связи с этим становится особенно актуальным вопрос сохранения биологического разнообразия (Butchart et al., 2010; Rands et al., 2010).

Из множества подходов сохранения биоразнообразия наиболее простым и эффективным является организация особо охраняемых природных территорий, в первую очередь — заповедников.

На территории заповедника, полностью изъятая из хозяйственного использования, сохраняются все уровни биоразнообразия, поскольку охраняются не отдельные виды, а ландшафты и экосистемы в целом (Primak, 2002; Sokhraneniye..., 2002; Tishkov, 2005; Butchart et al., 2010; Gray et al., 2016). Кроме охраны на территории заповедника ведется научно-исследовательская деятельность, в том числе по изучению биологического разнообразия и его динамики, а также экологическое просвещение населения (Tishkov, 2005; 2021).

Важную роль в сохранении биологического разнообразия на Среднем Урале играет Висимский государственный природный биосферный заповедник (Fedorov, Kuznetsova, 2021). Начальным этапом изучения флоры заповедника можно считать ботанические исследования, которые проведены Натальей Максовной Грюнер. Именно она составила первый список видов растений с

территории заповедника и его окрестностей, насчитывающий 332 вида из 209 родов и 62 семейств (Gruener, 1977; 1979). Далее флористические исследования в Висимском заповеднике были продолжены Лидией Викторовной Мариной. В 1987 г. ею составлен аннотированный список сосудистых растений, который включал 407 видов (Marina, 1987). Позднее вышли еще четыре дополнения к флоре сосудистых растений заповедника (Marina, 1996, 2001, 2006; Belyayeva, Sibgatullin, 2017). В 2017 г. Д.В. Пакиной и А.В. Чкаловым выполнена инвентаризация видового разнообразия рода *Alchemilla* (Pakina, Chkalov, 2017).

Со времени публикации обобщающей работы Л.В. Мариной (Marina, 1987), прошло более 30 лет и накоплены новые данные по флоре этой территории. За этот период произошли существенные как природные, так и антропогенные изменения. В частности, после крупного ветровала в июне 1995 г. и пожаров 1998 г. и 2010 г. на ветровальных площадях пострадало около 50% площади лесов заповедника (Sibgatullin, Shlykova, 2000; Belyayeva, 2007). В результате увеличилась сила ветра и освещенность нижних ярусов, возросла прогреваемость приземного слоя воздуха и почвы, увеличилась высота травостоя и произошла смена его доминантов (Belyayeva, 2007).

Цель нашей работы – провести инвентаризацию видового состава флоры Висимского государственного природного биосферного заповедника и выявить ее особенности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Висимский заповедник (Свердловская область, 57.316446°–57.494638° с.ш., 59.356606°–59.807979° в.д.) расположен на западном склоне Уральских гор в низкогорной части Среднего Урала в пределах Чусовского ботанико-географического округа (жунгальская подзона). Площадь ООПТ составляет около 335 км². Рельеф западной части заповедника холмисто-увалистый и депрессионно-равнинный с максимальными высотами 500–520 м над ур. м. (горы Еловая, Кулига). Рельеф восточной части носит горный характер с абсолютными высотами от 550 до 700 м над ур. м., с перепадами высот 250–300 м (горы Большой Сутук, Малый Сутук, Долгая) (Turkov, Kolesnikov, 1977). На территории заповедника преобладает лесная растительность. Имеются леса как таежного, так и подтаежного типа (в наиболее теплообеспеченном высотном поясе – 450–550 м над ур. м.). В горной части заповедника, в привершинной части наиболее высоких возвышенностей встречаются субальпийские луга. В пойме р. Сулём и ее притоков небольшими включениями в общий ландшафт представлены участки болот и заболоченных лесов (Turkov, Kolesnikov, 1977; Radchenko, 1983).

Исследование флоры заповедника проводилось нами в 2019, 2020 гг. Полевые исследования выполнены маршрутным методом (110 флористических маршрутов протяженностью в среднем 10–15 км). Во время маршрутных исследований составлялись списки хорошо диагностируемых видов растений и велся сбор гербария. Собранный гербарий (500 листов) хранится в научных фондах Висимского заповедника. Кроме того, проводилась фотофиксация редких видов растений. Точки местонахождения редких видов фиксировались с помощью навигатора Garmin GPSmap 62s.

Гербарий сложных в таксономическом отношении видов родов *Hieracium*, *Alchemilla* был отсканирован с высоким разрешением и отправлен на определение ведущим специалистам по данным таксономическим группам. Проверка определения видов рода *Alchemilla* выполнена к.б.н., доцентом кафедры ботаники и зоологии ФГАОУ ВО “Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского” – А.В. Чкаловым, видов рода *Hieracium* – к.б.н., куратором коллекций апомиктических цветковых растений Ботанического музея Хельсинкского университета – А.Н. Сенниковым.

При составлении списка флоры заповедника были учтены гербарные материалы из коллекций Ботанического института имени В.Л. Комарова (LE), Музея Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), кафедры ботаники Нижнетагильского государственного социально-педагогического института и научных фондов Висимского заповедника (авторы сборов Н.М. Грюнер, Л.В. Марина, Н.В. Беляева, Р.С. Зубарева, Д.В. Пакина, Р.З. Сибгатуллин, А.Г. Троицкий, Л.А. Тырлышкина, В.Н. Тырлышкин, В.Г. Турков и др.), а также сведения из опубликованных литературных источников (Marina, 1987; 1996; 2001; 2006; Belyayeva, Sibgatullin, 2017; Pakina, Chkalov, 2017).

Нами был составлен сводный список видов сосудистых растений флоры Висимского заповедника, который доступен в репозитории GBIF (Shilov et al., 2022). Объем и систематическое положение таксонов сосудистых растений приведены в соответствии с международной базой данных The World Checklist of Vascular Plants (The World Checklist of Vascular Plants: URL: <https://wcvp.science.kew.org>).

Рассмотрены показатели таксономического богатства (общее число видов, родов и семейств), состав и последовательность расположения ведущих семейств по числу видов, родов по числу видов, а также соотношение долготных и широтных географических групп. Для проведения географического анализа использована система географиче-

ческих элементов, принятая в опубликованном “Конспекте флоры Свердловской области” (Knyazev et al., 2016; 2017; 2018; 2019a, b; 2020; 2021; 2022; Chkalov et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический анализ флоры заповедника

В результате проведенных натурных исследований, анализа гербарных материалов и литературных источников было установлено, что флора Висимского заповедника насчитывает 530 видов сосудистых растений, относящихся к 238 родам, 69 семействам и 5 отделам. Из них 510 видов аборигенных растений и 20 видов — чужеродных (4% от общего видового состава). Чужеродные виды в заповеднике произрастают в хозяйственных зонах вокруг зимовий, по лесным тропам и обочинам дорог, на сенокосных в прошлом лугах, на территории гарей после пожаров 1998 и 2010 гг. и минерализованных противопожарных полосах. В анализ таксономической и географической структуры флоры заповедника нами включены только аборигенные виды растений.

Из списка видового состава флоры заповедника нами исключен редкий вид — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes., который указан А.Н. Нестеровой с соавторами (Nesterova et al., 1982) для горы Долгой. При повторных обследованиях этого местонахождения вид не обнаружен. При этом отсутствуют гербарные сборы этого вида с территории заповедника (Shilov, Tret'yakova, 2021). Кроме того, после инвентаризации видового состава заповедника в список не вошел ряд видов, рассматриваемых в настоящее время в качестве синонимов. Например, *Polygonum neglectum* Bess. объединен с *P. aviculare* L., а *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó и *D. hebridensis* (Wilmott) Aver. рассматриваются нами как *D. maculata* (L.) Soó.

В то же время список видов дополнен 60 новыми видами. 24 вида выявлены благодаря специальному изучению труднодиагностируемых родов, таких как *Alchemilla*, *Pilosella*, *Ranunculus*, *Taraxacum* и *Calamagrostis*. Впервые диагностированы: *Alchemilla oxydonta* (Buser) C.G. Westerl., *Calamagrostis pavlovii* Roshev., *C. purpurea* (Trin.) Trin., *Pilosella cymosa* (L.) F.W. Schultz et Sch. Bip., *P. dubia* (L.) F.W. Schultz et Sch. Bip., *Taraxacum distantilobum* Lindb. и др. Существенно расширен список видов рода *Ranunculus*: *R. angustior* (Markl.) Ericss., *R. circinatifrons* (Markl.) Ericss., *R. permiensis* E. Chugaynova и др.

При исследовании флоры водоемов и водотоков на территории заповедника впервые было обнаружено 6 видов растений: *Cardamine pratensis* subsp. *paludosa* (Knaf) Čelak. (*C. dentata* Schult.), *Butomus umbellatus* L., *Eleocharis mamillata* Lindb., *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton berchtoldii*

Fieber, *P. crispus* L. и *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

Изучение флоры горных вершин в восточной части заповедника привело к находкам 5 новых для флоры арктоальпийских и альпийских видов: *Agrostis mertensii* Trin., *Avenella flexuosa* (L.) Drej., *Festuca richardsonii* Hook., *Poa alpigena* Lindm., *P. nemoralis* subsp. *lapponica* (Prokud.) Tzvelev (*P. lapponica* Prokudin). Основной ареал распространения этих видов находится в высокогорьях Северного Урала, обнаруженные местонахождения в заповеднике являются самыми южными на территории области (Knyazev et al., 2017).

Кроме того, список видов флоры заповедника пополнился находками *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (петрофитный вид), *Viola pumila* Chaix (лесостепной вид), *Galium intermedium* Schult. (европейский неморальный вид) и *Herminium monorchis* (L.) R.Br. (редкий вид, занесенный в Красную книгу Свердловской области). Произрастание *Herminium monorchis* на территории заповедника подтверждается гербарным сбором И.А. Бурдыгиной, хранящимся в гербарии Музея Института экологии растений и животных (Свердловская область, Висимский заповедник, юго-западная часть заповедника, кв. 44, 14 07 1991, И.А. Бурдыгина) (SVER).

Также нами обнаружено 9 синантропных видов, из них 4 чужеродных (*Epilobium collinum* C. C. Gmel., *Juncus tenuis* Willd., *Malus domestica* Borkh., *Solanum tuberosum* L.) и 6 апофитных (*Arc-tium tomentosum* Mill., *Equisetum arvense* L., *Juncus compressus* Jacq., *Rumex pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. и *Sagina procumbens* L.).

Таксономическая структура флоры Висимского заповедника по крупным таксономическим группам представлена в таблице 1. Сосудистые споровые растения составляют всего лишь 5% от общего количества видов флоры, тогда как семенные растения доминируют — 95%.

Ведущие по числу видов семейства представлены в таблице 2. Как видно из табл. 2 семейство Сурегасеае имеет во флоре заповедника достаточно низкий ранг, что не характерно для бореальных флор Евразии, но вполне объяснимо низкой заболоченностью исследованной территории и увеличением роли семейств Rosaceae и Ranunculaceae за счет выделения микровидов. В частности, семейство Rosaceae по богатству занимает 2 место среди ведущих семейств и это в значительной степени обусловлено высоким видовым разнообразием в роде *Alchemilla*. Число видов в семействах варьирует от 1 до 59, среднее число видов в семействе — 7.6. Самая большая часть семейств во флоре заповедника (24 семейства; 36%) — одновидовые, около трети семейств (22 семейства; 33%), представлены 2–6 видами, еще треть семейств (21 семейство; 31%) можно рассматри-

Таблица 1. Таксономическая структура флоры Висимского заповедника
Table 1. Taxonomic structure of the studied flora of the Visimskiy Reserve

Таксономические группы Taxonomic groups	Число семейств Number of families		Число родов Number of genera		Число видов Number of species	
	абс./abs.	%	абс./abs.	%	абс./abs.	%
Equisetophyta	1	1.5	1	0.4	6	1.2
Lycopodiophyta	1	1.5	2	0.9	4	0.8
Polypodiophyta	4	6.0	11	4.8	17	3.3
Pinophyta	2	3.0	5	2.2	6	1.2
Magnoliophyta всего Magnoliophyta total	59	88.1	208	91.6	477	93.5
в том числе of which: Magnoliopsida	44	65.7	154	67.8	345	67.6
Liliopsida	15	22.4	54	23.8	132	25.9
Всего Total	67	100	227	100	510	100

вать как многовидовые, в их составе отмечено более 6 видов.

Крупнейшими родами по числу видов являются роды *Alchemilla* — 32 вида, *Ranunculus* — 30, *Carex* — 28, *Poa* — 13, *Hieracium* — 12, *Salix* — 10, *Potamogeton* — 8, *Viola* — 7. Большая часть родов флоры заповедника монотипны, т.е. представлены всего одним видом (152 рода; 67%). Среднее число видов в роде — 2.2. Высокое видовое разнообразие родов *Salix*, *Ranunculus*, *Poa*, *Viola*, *Juncus* характерно для бореальных флор Голарктики, а высокое видовое разнообразие *Hieracium*, *Alchemilla*,

Ranunculus обусловлено тем, что для них Урал является одним из центров видообразования.

В настоящее время на территории Висимского заповедника под охраной находятся 24 вида сосудистых растений из 21 рода, занесенных в Красную книгу Свердловской области (Krasnaya..., 2018). Из их числа 2 вида — *Epipogium aphyllum* Sw. и *Anemonoides uralensis* (Fisch. ex DC.) Holub., занесены в Красную книгу Российской Федерации (Krasnaya..., 2008).

Географический анализ флоры заповедника

Соотношение широтных групп видов во флоре Висимского заповедника соответствует ее зональному положению в подзоне южной тайги (табл. 3). Преобладают группы видов, связанные с лесной зоной: бореально-неморальные (171 вид; 33.4%), бореальные (126; 24.6%) и неморальные (40; 7.8%). Отличительной чертой анализируемой флоры является высокое участие группы неморальных видов в ее составе, находящихся на данной территории на северо-восточной границе распространения.

Расположение Висимского заповедника в горной части Урала определяет наличие в составе его флоры видов, связанных с высокогорьями (арктоальпийские и альпийские — 0.8%) и нижними поясами гор (бореально-монтанные — 3.3%). Холодоустойчивые арктоальпийские и альпийские виды, основной ареал распространения которых находится значительно севернее территории заповедника (*Festuca richardsonii*, *Poa alpigena*, *Avenella flexuosa* и др.), сохраняются на каменистых россыпях, скальных останцах, разнотравных лугах на вершинах и в привершинной части самых высоких гор в восточной части заповедника.

Таблица 2. Головная часть семейственно-видового спектра флоры Висимского заповедника
Table 2. The top part of the family-species spectrum of the flora of the Visimskiy Reserve

Семейство Families	Ранг Rank	Количество видов Number of species	
		абс./abs.	%
Asteraceae	1	59	11.6
Rosaceae	2	53	10.4
Poaceae	3	51	10.0
Ranunculaceae	4	43	8.4
Cyperaceae	5	34	6.7
Caryophyllaceae	6	16	3.1
Apiaceae	7–10	13	2.5
Fabaceae	7–10	13	2.5
Orchidaceae	7–10	13	2.5
Polygonaceae	7–10	13	2.5
Всего в ведущих семействах Total in the top families	—	308	60.4

Таблица 3. Распределение видов по широтным (зональным) группам во флоре Висимского заповедника
Table 3. Composition of latitudinal (zonal) groups in the flora of the Visimskiy Reserve

Широтная (зональная) группа Latitudinal (zonal) groups	Количество видов Number of species	
	абс./abs.	%
Плюризональная Plurizonal	132	26.3
Альпийская Alpine	1	0.2
Арктоальпийская Arctoalpine	3	0.6
Арктобореальная Arctoboreal	4	0.8
Гипоаркто-бореальная Hypoarcto-boreal	14	2.7
Бореально-монтанная Boreal-montane	17	3.3
Бореальная Boreal	127	24.8
Бореально-неморальная Boreal-nemoral	170	33.1
Неморальная Nemoral	38	7.4
Лесостепная Forest-steppe	4	0.8
Всего Total	510	100.0

Группа бореально-монтанных видов (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Alchemilla cinerascens* Juz., *A. confertula*, *Hieracium albocostatum* (Norrl.) ex Juxip, *H. angustum* Lindeb., *H. condylodes* Brenn., *H. diminuens* (Norrl.) Norrl., *H. fulvescens* Norrl., *H. incurrens* Saelän ex Norrl., *H. krylovii* Nevski ex Schljak., *H. patale* Norrl., *H. reticulatum* (Lindeb.) Lindeb., *Woodsia ilvensis* (L.) R.Br.) приурочена в основном к горным таежным пихтово-еловым лесам в заповеднике.

В луговых сообществах, распространенных в северной равнинной части заповедника, произрастают виды, связанные с лесостепной зоной (4 вида; 0.8%): *Viola pumila* Chaix, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klásková, *Poa angustifolia* L., *Pedicularis uralensis* Vved.

По характеру долготного распространения во флоре заповедника преобладают виды с широким распространением в Голарктике и умеренной зоне Евразии: голарктические (146 видов; 29%), европейско-западноазиатские (112; 22%) и евразийские (76; 15%) виды (табл. 4). Во флоре заповедника представлены группы европейских

Таблица 4. Распределение видов по долготным группам во флоре Висимского заповедника
Table 4. Composition of longitudinal (sectoral) groups in the flora of the Visimskiy Reserve

Долготная (секторальная) группа Longitudinal (sectoral) groups	Количество видов Number of species	
	абс./abs.	%
Гемикосмополитная Hemicosmopolitan	6	1.2
Голарктическая Holarctic	146	28.8
Евразийская Eurasian	76	14.8
Европейская European	25	4.9
Европейско-западноазиатская European-West Asian	112	22.2
Европейско-западносибирская European-West Siberian	1	0.2
Евросибирская Eurosiberian	21	4.1
Восточноевропейская Eastern European	12	2.3
Восточноевропейско-азиатская Eastern European-Asian	16	3.1
Восточноевропейско-западноазиатская East European-West Asian	12	2.3
Восточноевропейско-сибирская Eastern European-Siberian	25	4.9
Североевропейская Northern European	10	1.9
Северовосточноевропейско-западноазиатская Northeast European-West Asian	23	4.5
Североазиатская North Asian	7	1.4
Сибирская Siberian	1	0.2
Уральская эндемичная Ural endemic	11	1.9
Уральско-западносибирская Ural-West Siberian	2	0.4
Уральско-южносибирская Ural-South Siberian	4	0.8
Всего Total	510	100.0

(европейские, восточноевропейские, североевропейские) и азиатских видов (сибирские, североазиатские), находящихся соответственно на восточном и западном пределах распространения,

либо вблизи них. Отметим, что доля европейских видов оказалась выше, чем доля азиатских видов — 47 видов, или 9% против 8 видов или 1.6%.

На территории Висимского заповедника произрастает 9 эндемичных видов Урала (*Anemonoides uralensis*, *Alchemilla confertula* Juz., *A. exsculpta* Juz., *A. malimontana* Juz., *A. oligantha*, *A. submamillata* Juz., *Gagea samojedorum* Grossh., *Pedicularis uralensis* Vved., *Trollius ilmensis* Sipliv.) и 2 субэндемичных (*Knautia tatarica* (L.) Szabó, *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd.).

Проведенный географический анализ показал, что соотношение широтных групп видов в анализируемой флоре соответствует ее зональному положению, но отражает наличие высотной поясности. Присутствие в ее составе как европейских, так и азиатских видов отражает принадлежность флоры к Североевропейско-Уралосибирской провинции на границе Восточной Европы и Западной Сибири (Kamelin, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, разнообразие флоры Висимского заповедника достаточно высокое, на его территории отмечено 510 аборигенных видов, что составляет 40% от общего флористического богатства аборигенных растений Свердловской области. Семейственно-видовой спектр анализируемой флоры, состав многовидовых родов, соотношение широтных и долготных групп видов характерны для бореальной флоры Голарктики. В то же время во флоре имеются специфические особенности, свойственные флорам горных районов Урала. К их числу можно отнести высокое видовое разнообразие в родах *Hieracium*, *Alchemilla*, *Ranunculus*, наличие групп видов, связанных с высокогорьями и нижними поясами гор.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность администрации Висимского государственного природного биосферного заповедника за помощь при проведении исследований, д.б.н., заведующему лабораторией Ботанического сада УрО РАН М.С. Князеву и д.б.н., ведущему научному сотруднику отдела Ботанический сад Петра Великого БИН РАН О.Г. Барановой за всестороннюю помощь при обсуждении публикации, к.б.н., доц. кафедры ботаники и зоологии ФГАОУ ВО “Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского” А.В. Чкалову и к.б.н., куратору коллекций апомиктических цветковых растений Ботанического музея Хельсинкского университета А.Н. Сенникову за помощь в определении гербария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Adrianov] Адрианов А.В. 2004. Современные проблемы изучения морского биологического разнообразия. — Биология моря. 30 (1): 3–19.
- [Belyayeva, Sibgatullin] Беляева Н.В., Сибгатуллин Р.З. 2017. Четвертое дополнение к флоре сосудистых растений Висимского заповедника. — В сб.: Материалы регион. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию заповед. системы России “Природные комплексы ООПТ Урала: изучение и проблемы сохранения”. Нижний Тагил. С. 18–27.
- [Belyayeva] Беляева Н.В. 2007. Динамика травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Висимского заповедника после ветровала и пожара. — Лесоведение. 4: 25–35.
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., Strien A.V., Scharlemann J.P.W., Almond R.E.A., Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J.F., Leverington F., Loh J., Mc Geoch M.A., Mc Rae L., Minasyan A., Morcillo M.H., Oldfield T.E.E., Pauly D., Quader S., Revenega C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanwell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vié J.C., Watson R. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. — Science. 328: 1164–1168.
<https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- [Chernov] Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы. — Успехи современной биологии. 11 (4): 499–507.
- [Chkalov et al.] Чкалов А.В., Третьякова А.С., Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пакина Д.В. 2019. Род *Alchemilla* L. во флоре Свердловской области. — Turczaninowia. 22 (4): 172–209.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.17>
- [Fedorov, Kuznetsova] Федоров М.Ю., Кузнецова И.А. 2021. Научные исследования в Висимском заповеднике: от заповедника “Висим” к биосферному резервату. — Вопросы географии. 152: 405–428.
<https://doi.org/10.24057/probl.geogr.152.15>
- Gray C.L., Hill S.L.L., Newbold T., Hudson L.N., Börger L., Contu S., Hoskins A.J., Ferrier S., Purvis A., Scharlemann J.P.W. 2016. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. — Nature Communications. 7: 12306. / <https://doi.org/10.1038/ncomms12306>
- [Gryuner] Грюнер Н.М. 1977. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилежащих к нему территорий южнотаяжного Среднего Урала. — В сб.: Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темных хвойных лесах Среднего Урала. Свердловск. С. 52–137.
- [Gryuner] Грюнер Н.М. 1979. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилежащих к нему территорий южнотаяжного Среднего Урала. — В сб.: Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темных

- хвойных лесах Среднего Урала. Свердловск. С. 5–32.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2004. Растительный мир. Флора. — В кн. Большая Российская энциклопедия. Т. “Россия”. М. С. 84–88.
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Третьякова А.С., Куликов П.В. 2016. Конспект флоры Свердловской области. Часть I: споровые и голосеменные растения. — Фиторазнообразии Восточной Европы. 10 (4): 11–41.
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Третьякова А.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В., Куликов П.В. 2017. Конспект флоры Свердловской области. Ч. II: однодольные растения. — Фиторазнообразии Восточной Европы. 11 (3): 4–108.
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Третьякова А.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В., Куликов П.В. 2018. Конспект флоры Свердловской области. Ч. III: двудольные растения (Aristolochiaceae — Monotrochaceae). — Фиторазнообразии Восточной Европы. 12 (2): 6–101.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10013>
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Третьякова А.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В., Куликов П.В. 2019a. Конспект флоры Свердловской области. Ч. IV: двудольные растения (Empetraceae — Droseraceae). — Фиторазнообразии Восточной Европы. 13 (2): 130–196.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10046>
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Чкалов А.В., Третьякова А.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пакина Д.В., Куликов П.В. 2019b. Конспект флоры Свердловской области. Ч. V: двудольные растения (Rosaceae). — Фиторазнообразии Восточной Европы. 13 (4): 305–352.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10056>
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Подгаевская Е.Н., Третьякова А.С., Золотарева Н.В., Куликов П.В. 2020. Конспект флоры Свердловской области. Ч. VI: двудольные растения (Fabaceae — Lobeliaceae). — Фиторазнообразии Восточной Европы. 14 (3): 189–340.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10077>
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В., Третьякова А.С., Куликов П.В. 2021. Конспект флоры Свердловской области. Часть VII: двудольные растения (Asteraceae, Cichorioideae). — Разнообразие растительного мира. 4: 5–33.
<https://doi.org/22281/2686-9713-2021-4-5-33>
- [Knyazev et al.] Князев М.С., Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В., Третьякова А.С., Куликов П.В. 2022. Конспект флоры Свердловской области. Часть VIII: двудольные растения (Asteraceae, Asteroideae). — Разнообразие растительного мира. 1: 28–66.
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-1-28-66>
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. 2018. Екатеринбург. 450 с.
- [Lebedeva et al.] Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволюцкий Д.А. 2004. Биологическое разнообразие: Учеб. пособ. для студентов высш. учебных заведений. М. 432 с.
- [Marina] Марина Л.В. 1987. Сосудистые растения Висимского заповедника. — В сб.: Флора и фауна заповедников СССР: Оперативно-информационные материалы комиссии АН СССР по координации исследований в заповедниках. М. 43 с.
- [Marina] Марина Л.В. 1996. Дополнения к флоре сосудистых растений Висимского заповедника. — В сб.: Материалы науч. конф., посвящ. 25-летию Висимского заповедника “Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику”. Екатеринбург. С. 93–95.
- [Marina] Марина Л.В. 2001. К флоре сосудистых растений Висимского заповедника. — В сб.: Материалы науч. конф., посвящ. 30-летию Висимского заповедника “Исследования эталонных природных комплексов Урала”. Екатеринбург. С. 162–165.
- [Marina] Марина Л.В. 2006. Третье дополнение к флоре сосудистых растений Висимского заповедника. — В сб.: Материалы науч. конф., посвящ. 35-летию Висимского заповедника “Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике”. Екатеринбург. С. 238–242.
- [Nesterova et al.] Нестерова А.Н., Турков В.Г., Чуйко Н.М. 1982. К флоре сосудистых растений южнотажного Среднего Урала. — В сб.: Биогеоэкологические исследования на Урале. Свердловск. С. 3–32.
- [Pakina, Chkalov] Пакина Д.В., Чкалов А.В. 2017. Род *Alchemilla* L. (Rosaceae) во флоре Висимского заповедника (Свердловская область). — Бюл. Брянского отделения РБО. 1: 8–12.
- [Primak] Примак Р.Б. 2002. Основы сохранения биоразнообразия. М. 256 с.
- [Radchenko] Радченко Т.А. 1983. Луга Висимского заповедника (Средний Урал): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 23 с.
- Rands M.R., Adams W.M., Bennun L., Butchart S.H., Clements A., Coomes D., Entwistle A., Hodge I., Kapos V., Scharlemann J.P., Sutherland W.J., Vira B. 2010. Biodiversity conservation: challenges beyond. — Science. 329: 1298–1303.
<https://doi.org/10.1126/science.1189138>
- [Shilov, Tret'yakova] Шилов Д.С., Третьякова А.С. 2021. Редкие и охраняемые растения Висимского биосферного заповедника (Россия). — Бюл. ГБС. 2: 42–52.
<https://doi.org/10.25791/BBGRAN.02.2021.1090>
- Shilov D., Tret'yakova A., Grudanov N. 2022. Checklist of the flora of the Visimsky State Natural Biosphere Reserve. Version 1.2. Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin”. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/qfwgdt> accessed via GBIF.org on 2022-10-26.
- [Sibgatullin, Shlykova] Сибгатуллин Р.З., Шлыкова Н.А. 2000. Влияние катастрофического ветровала 1995 г. на первобытные леса Висимского заповедника. — В сб.: Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург. С. 24–31.

- [Sokhraneniye...] Сохранение и восстановление биоразнообразия. 2002. М. 286 с.
- The World Checklist of Vascular Plants [Электронный ресурс]. URL: <https://wcvp.science.kew.org> (дата обращения: 12.09.2022).
- [Tishkov] Тишков А.А. 2005. Сохранение биологического разнообразия в России. — Россия в окружающем мире. 8: 82–124.
- [Tishkov] Тишков А.А. 2021. Концепция биосферных резерватов программы МАБ и задачи сохранения биоразнообразия: достижения и проблемы спустя 50 лет. — Вопросы географии. 152: 62–100. <https://doi.org/10.24057/probl.geogr.152.3>
- [Turkov, Kolesnikov] Турков В.Г., Колесников Б.П. 1977. Очерк природы Висимского государственного заповедника. — В сб.: Популяционные и биогеоценотические исследования в горных темных хвойных лесах Среднего Урала. Свердловск. С. 5–46.
- Turner W.R., Brandon T., Brooks M., Costanza R., Da Fonseca G.A.B., Portela R. 2007. Global conservation of biodiversity and ecosystem services. — *BioScience*. 57 (10): 868–873. <https://doi.org/10.1641/B571009>

INVENTORY AND ANALYSIS OF THE FLORA OF THE VISIMSKIY RESERVE

A. S. Tretyakova^{a,b#}, N. Yu. Grudanov^{a,b##}, and D. S. Shilov^{c###}

^aUral Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin
Mira Str., 19, Yekaterinburg, 620002, Russia

^bInstitute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144, Russia

^cVisimskiy State Nature Reserve
Stepan Razin Str., 23, Kirovgrad, Sverdlovsk Region, 624140, Russia

[#]e-mail: alyona.tretyakova@urfu.ru

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

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

The vascular plant flora of the Visimskiy State Natural Biosphere Reserve was studied. It comprises 530 species, 238 genera and 69 families of vascular plants. 510 species were classified as native plants and 20 species as alien plants (4% of the species composition). The top families in terms of the number of species are Asteraceae, Rosaceae, Poaceae, Ranunculaceae. The top genera in terms of the number of species are *Alchemilla*, *Ranunculus*, *Carex*, *Poa*, *Hieracium*. The geographical analysis revealed the dominance of Holarctic, Eurasian, boreal and boreal-nemoral species. The analyzed flora also contains the species associated with highlands and lower mountain belts. 10 endemic and subendemic species of the Urals, 24 species listed in the Red Data Book of the Sverdlovsk Oblast, and 2 species included in the Red Data Book of the Russian Federation occur on the territory of the Visimskiy Nature Reserve. The list of the flora of the Visimskiy Reserve is available in the GBIF repository.

Keywords: biodiversity, geographical structure of the flora, protected areas, Central Urals, taxonomic structure of the flora, flora, floristic records

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our deep gratitude to the administration of the Visimskiy State Nature Biosphere Reserve for assistance in conducting research, to M.S. Knyazev (Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences) and O.G. Baranova (Peter the Great Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences) for consultations when discussing the publication, to A.V. Chkalov (National Research Nizhny Novgorod State University named after N.I. Lobachevsky) and to A.N. Sennikov (Botanical Museum of the University of Helsinki) for help in determining the herbarium specimens.

REFERENCES

- Adrianov A.V. 2004. Contemporary problems of the study of marine biological diversity. — *Biologiya morya*. 30 (1): 3–19 (In Russ.).
- Belyayeva N.V. 2007. The Dynamics of the Grass-Shrub Layer in Forest Communities after Windfall and Fire at the Visimskii Reserve. — *Lesovedeniye*. 4: 25–35 (In Russ.).
- Belyayeva N.V., Sibgatullin R.Z. 2017. Chetvortoye dopolneniye k flore sosudistyykh rasteniy Visimskogo zapovednika [The fourth addition to the flora of vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: Prirodnyye komplekсы OOPT Urals: izucheniye i problemy sokhraneniya. Materialy regional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 100-letiyu

- zapovednoy sistemy Rossii. Nizhniy Tagil. P. 18–27 (In Russ.).
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., Strien A.V., Scharlemann J.P.W., Almond R.E.A., Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J.F., Leverington F., Loh J., McGeoch M.A., McRae L., Minasyan A., Morcillo M.H., Oldfield T.E.E., Pauly D., Quader S., Revenga C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanswell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vié J.C., Watson R. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. — *Science*. 328: 1164–1168.
<https://doi.org/10.1126/science.1187512>
- Chkalov A.V., Tretyakova A.S., Knyazev M.S., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Pakina D.V. The genus *Alchemilla* L. in the flora of Sverdlovsk Region. — *Turczaninowia*. 22 (4): 172–209 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.17>
- Fedorov M.Y., Kuznetsova I.A. Scientific research in the Visim Nature Reserve: from the Visim Reserve to the Biosphere Reserve. — *Voprosy geografii*. 152: 405–428 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24057/probl.geogr.152.15>
- Gray C.L., Hill S.L.L., Newbold T., Hudson L.N., Börger L., Contu S., Hoskins A.J., Ferrier S., Purvis A., Scharlemann J.P.W. 2016. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. — *Nature Communications*. 7: 12306.
<https://doi.org/10.1038/ncomms12306/>
- Gryuner N.M. 1977. Sistematicheskiy spisok sosudistyykh rasteniy Visimskogo zapovednika i prilozhashchikh k nemu territoriy yuzhnotayozhnogo Srednego Urala [Systematic list of vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve and adjacent territories of the southern taiga of the Middle Urals]. — In: *Populyatsionnyye i biogeotsenologicheskiye issledovaniya v gornyykh temnokhvoynyykh lesakh Srednego Urala*. Sverdlovsk. P. 52–137 (In Russ.).
- Gryuner N.M. 1979. Sistematicheskiy spisok sosudistyykh rasteniy Visimskogo zapovednika i prilozhashchikh k nemu territoriy yuzhnotayozhnogo Srednego Urala [Systematic list of vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve and adjacent territories of the southern taiga of the Middle Urals]. — In: *Populyatsionnyye i biogeotsenologicheskiye issledovaniya v gornyykh temnokhvoynyykh lesakh Srednego Urala*. Sverdlovsk. P. 5–32 (In Russ.).
- Kamelin R.V. 2004. Rastitel'nyy mir. Flora [Plant world. Flora]. — In: *Bol'shaya Rossiyskaya entsiklopediya*. Vol. 3. Rossiya [Russia]. Moscow. P. 84–88 (In Russ.).
- Knyazev M.S., Chkalov A.V., Tretyakova A.S., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Pakina D.V., Kulikov P.V. 2019b. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part V: Dicotyledonous Plants (Rosaceae). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 13(4): 305–352 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10056>
- Knyazev M.S., Podgaevskaya E.N., Tretyakova A.S., Zolotareva N.V., Kulikov P.V. 2020. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part VI: Dicotyledonous Plants (Fabaceae – Lobeliaceae). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 14(3):189–340 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10077>
- Knyazev M.S., Podgaevskaya E.N., Zolotareva N.V., Tretyakova A.S., Kulikov P.V. 2021. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part VII: Dicotyledonous plants (Asteraceae, Cichorioideae). — *Diversity of the Plant World*. 4: 5–33 (In Russ.).
<https://doi.org/22281/2686-9713-2021-4-5-33>
- Knyazev M.S., Podgaevskaya E.N., Zolotareva N.V., Tretyakova A.S., Kulikov P.V. 2022. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part VIII: Dicotyledonous plants (Asteraceae, Asteroideae). — *Diversity of Plant World*. 1: 28–66 (In Russ.).
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-1-28-66>
- Knyazev M.S., Tretyakova A.S., Podgaevskaya E.N., Zolotareva N.V., Kulikov P.V. 2017. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part II: Monocotyledonous Plants. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 11 (3): 4–108 (In Russ.).
- Knyazev M.S., Tretyakova A.S., Podgaevskaya E.N., Zolotareva N.V., Kulikov P.V. 2018. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part III: Dicotyledonous Plants (Aristolochiaceae – Monotropaceae). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 12 (2): 6–101 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10013>
- Knyazev M.S., Tretyakova A.S., Podgaevskaya E.N., Zolotareva N.V., Kulikov P.V. 2019a. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part IV: Dicotyledonous Plants (Empetraceae – Droseraceae). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 13 (2): 130–196 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10046>
- Knyazev M.S., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Tretyakova A.S., Kulikov P.V. 2016. Annotated check list of the flora of Sverdlovsk Region. Part I: Spore and Gymnosperms plants. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 10 (4): 11–41 (In Russ.).
- Krasnaya Kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya Kniga Sverdlovskoy oblasti: zhivotnyye, rasteniya, griby [Red Data Book of the Sverdlovsk Region: animals, plants, fungi]. 2018. Yekaterinburg. 450 p. (In Russ.).
- Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivolutskiy D.A. 2004. Biologicheskoye raznoobraziye: Uchebnoye posobiye dlya studentov vysshykh uchebnykh zavedeniy [Biodiversity: A textbook for university students]. Moscow. 432 p. (In Russ.).
- Marina L.V. 1987. Sosudistyye rasteniya Visimskogo zapovednika [Vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: *Flora i fauna zapovednikov SSSR: Operativno-informatsionnyye materialy komissii AN SSSR po koordinatsii issledovaniy v zapovednikakh*. Moscow. 43 p. (In Russ.).
- Marina L.V. 1996. Dopolneniya k flore sosudistyykh rasteniy Visimskogo zapovednika [Additions to the flora of vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: *Problemy zapovednogo dela. 25 let Visimskomu zapovedniku. Materialy nauchnoy konferentsii, posvyashch-*

- chennoy 25-letiyu Visimskogo zapovednika. Ekaterinburg. P. 93–95 (In Russ.).
- Marina L.V. 2001. K flore sosudistyykh rasteniy Visimskogo zapovednika [To the flora of vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: Issledovaniya etalonnnykh prirodnnykh kompleksov Urala. Materialy naunoy konferentsii, posvyashchennoy 30-letiyu Visimskogo zapovednika. Ekaterinburg. P. 162–165 (In Russ.).
- Marina L.V. 2006. Tret'ye dopolneniye k flore sosudistyykh rasteniy Visimskogo zapovednika [The third addition to the flora of vascular plants of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: Ekologicheskiye issledovaniya v Visimskom biosfernom zapovednike. Materialy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 35-letiyu Visimskogo zapovednika. Ekaterinburg. P. 238–242 (In Russ.).
- Nesterova A.N., Turkov V.G., Chuyko N.M. 1982. K flore sosudistyykh rasteniy yuzhnnotayozhnogo Srednego Urala [To the flora of vascular plants of the southern taiga of the Middle Urals]. — In: Biogeotsenologicheskiye issledovaniya na Urale. Sverdlovsk. P. 3–32 (In Russ.).
- Pakina D.V., Chkalov A.V. The genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Visimskiy reserve flora (Sverdlovsk region). — Bulletin of Bryansk department of Russian botanical society. 1: 8–12 (In Russ.).
- Primak R.B. 2002. Osnovy sokhraneniya bioraznoobraziya [Fundamentals of Biodiversity Conservation]. Moscow. 256 p.
- Radchenko T.A. 1983. Luga Visimskogo zapovednika (Sredniy Ural) [Meadows of the Visimskiy Nature Reserve (Central Urals)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Sverdlovsk. 23 p. (In Russ.).
- Rands M.R., Adams W.M., Bennun L., Butchart S.H., Clements A., Coomes D., Entwistle A., Hodge I., Kapos V., Scharlemann J.P., Sutherland W.J., Vira B. 2010. Biodiversity conservation: challenges beyond. — Science. 329: 1298–1303. <https://doi.org/10.1126/science.1189138>
- Shilov D.S., Tretyakova A.S. Rare and protected plants of the Visim Biosphere Reserve (Russia). — Bulletin of the Central Botanical Garden. 2: 42–52 (In Russ.). <https://doi.org/10.25791/BBGRAN.02.2021.1090>
- Shilov D., Tretyakova A., Grudanov N. 2022. Checklist of the flora of the Visimsky State Natural Biosphere Reserve. Version 1.2. Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin”. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/qfwgdt>; accessed via GBIF.org on 2022-10-26.
- Sibgatullin R.Z., Shlykova N.A. 2000. Vliyaniye katastroficheskogo vetrovala 1995 g. na pervobytnnyye lesa Visimskogo zapovednika [Impact of the catastrophic windfall of 1995 on the primeval forests of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: Posledstviya katastroficheskogo vetrovala dlya lesnykh ekosistem. Ekaterinburg. P. 24–31 (In Russ.).
- Sokhraneniye i vosstanovleniye bioraznoobraziya [Conservation and restoration of biodiversity.]. 2002. Moscow. 286 p. (In Russ.).
- The World Checklist of Vascular Plants [Электронный ресурс]. URL: <https://wcvp.science.kew.org> (дата обращения: 12.09.2022).
- Tishkov A.A. 2005. Sokhraneniye biologicheskogo raznoobraziya v Rossii [Conservation of biological diversity in Russia]. — Rossiya v okruzhayushchem mire. 8: 82–124 (In Russ.).
- Tishkov A.A. 2021. The concept of biosphere reserves of the MAB programme and the tasks of biodiversity conservation: achievements and challenges 50 years later. — Voprosy geografii. 152: 62–100 (In Russ.). <https://doi.org/10.24057/probl.geogr.152.3>
- Turkov V.G., Kolesnikov B.P. 1977. Oчерк prirody Visimskogo gosudarstvennogo zapovednika [Sketch of the nature of the Visimskiy Nature Reserve]. — In: Populyatsionnyye i biogeotsenologicheskiye issledovaniya v gornyykh temnokhvoynnykh lesakh Srednego Urala. Sverdlovsk. P. 5–46 (In Russ.).
- Turner W.R., Brandon T., Brooks M., Costanza R., Da Fonseca G.A.B., Portela R. 2007. Global conservation of biodiversity and ecosystem services. — BioScience. 57(10): 868–873. <https://doi.org/10.1641/B571009>

АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ РЕВУШКИН: 50 ЛЕТ В НАУКЕ И ОБРАЗОВАНИИ

© 2023 г. В. М. Доронькин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
e-mail: norbo@ngs.ru

Поступила в редакцию 10.11.2022 г.

После доработки 10.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813623010039, EDN: LNLKMV



Александр Сергеевич Ревушкин
Aleksandr Sergeevich Revushkin

Александр Сергеевич Ревушкин родился 12 февраля 1952 г. в г. Сталинск (в настоящее время Новокузнецк) Кемеровской обл. В школе он проявлял большой интерес к биологии, химии и истории. За отличную учебу и активное участие в жизни школы был награжден похвальной грамотой и путевкой в пионерский лагерь “Артек”.

В 1969 г., после окончания физико-математической школы, поступил в Томский государственный университет на Биолого-почвенный факультет. Со студенческих лет принимал участие в биологических экспедициях, во время преддипломной практики занимался учетом и картированием ресурсов лекарственных растений в Туве и Хакасии. В 1974 г. он с отличием окончил университет, защитив диплом “Высокогорная флора Шапшальского хребта”, руководителем которого была профессор А.В. Положий, и был оставлен на кафедре в качестве ассистента. Прошел путь от старшего преподавателя (1981 г.), доцента (1983 г.), заведующего кафедрой ботаники (1987 г.), декана Биолого-почвенного факультета (1988 г.) до проректора по учебной работе университета (1988–2013 гг.).

Читал курсы: низшие растения, высшие растения, биогеография, фитогеография, экология, ботаническая микротехника и методика полевых ботанических исследований, латинский язык и биологическая номенклатура. Проводил и проводит до настоящего времени полевые практики со студентами университета по ботанике на Алтае.

В круг научных интересов Александра Сергеевича входит флористика, ботаническая география, систематика и экология растений.

В 1972–1978 гг. проводил изучение флоры и ресурсов лекарственных растений в труднодоступных высокогорных районах Западной Тувы (хребты Шапшальский, Монгун-Тайга) и Западного Саяна (верховье р. Абакан). В высокогорьях хребта Монгун-Тайга была сделана находка ископаемой древесины, позволившая по-новому оценить события позднего плейстоцена. Его первая научная публикация была посвящена ботаническим находкам в Туве. В 1974–1978 гг. обучался в заочной аспирантуре.

В 1980 г. в Томском государственном университете (ТГУ) Александр Сергеевич успешно защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук “Высокогорная флора Шапшальского хребта” и начал планомерное изучение растительного покрова высокогорий Алтая. Используя методики сравнительно-флористических исследований, выявил географические закономерности изменения состава и структуры высокогорных флор Алтая, определил ее основные этапы и направления генезиса и выделил типы высокогорных флор Алтая.

На основе собранного большого фактического материала и вдумчивой обработки полученных данных в 1989 г. в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН Александром Сергеевичем была успешно защищена диссертация на соискание степени доктора биологических наук “Высокогорная флора Алтая”. По результатам этой работы в 1991 г. была опубликована монография, которая была отмечена премией Томского государственного университета.

В 90-е годы совместно с учениками-студентами Александр Сергеевич проводил исследования южно-таежных равнинных флор Западной Сибири, флор урбанизированных территорий, изучал экологию высокогорных растений Алтая, обсуждал с коллегами вопросы о необходимости комплексного подхода к палеогеографической реконструкции.

В 1996 г. Томский государственный университет, при непосредственном участии Александра Сергеевича, начинает многоплановое сотрудничество с коллегами из Ховдского филиала Монгольского университета. В 1996–2002 гг. было проведено семь российско-монгольских комплексных научных экспедиций в Западную Монголию, в которых принимали участие ботаники, геологи, геоморфологи. А.С. Ревушкин был руководителем трех таких экспедиций. Собранные в ходе экспедиции коллекции растений, минералов, археологических находок дополнили фонды музеев и Гербария Томского государственного университета им. П.Н. Крылова. В ТГУ проходили стажировки и обучение преподаватели и студенты их Ховдского университета. По инициативе А.С. Ревушкина и ректора Ховдского университета Г. Нямдаваа были проведены три Международные научные конференции по изучению природы, истории и культуры Западной Монголии и сопредельных стран (Ховд, 1997, 2001; Томск, 1999).

С 1996 по 2001 г. Александр Сергеевич руководил с российской стороны выполнением 3 международных проектов программы “Tempus-Tacis”, посвященных разработке, внедрению и распространению магистерских программ по экологиче-

скому менеджменту (зарубежные партнеры проектов – университеты Оксфорда и Шеффилда в Великобритании и Утрехта в Нидерландах). Куратором работы Института Конфуция в ТГУ и сотрудничество с Шеньянским политехническим университетом (КНР).

Неоднократно с научной целью выезжал за границу для ознакомления с опытом организации высшего образования и экологического менеджмента в университетах: Западная Венгрия (Сомбатхэй) (1993), Великобритания (1996–1999), Нидерланды (Утрехт – совместная работа по проекту) (1998), США (штат Огайо) (2000). В 1996–2001 гг. выезжал в Монголию по делам развития научно-технического и культурного сотрудничества. Участвовал в совещании по проблемам развития российско-монгольских связей (Иркутск, 2001). По инициативе Александра Сергеевича в Ховде в одной из средних школ был открыт специализированный класс по углубленному изучению русского языка и культуры.

В начале 2000-х гг. занимался вопросами экологии и высшего экологического образования. По его инициативе была начата подготовка кадров экологического профиля в ТГУ. Возглавлял работу по созданию “Красной книги Томской области”.

Большим этапом в научной деятельности Александра Сергеевича была работа совместно с доцентом Еленой Семёновной Ляхович по разработке системы многоуровневого образования для российских университетов, реализованной в ТГУ на Биолого-почвенном факультете. С докладами по этой проблеме, а также по проблемам непрерывного образования и образовательным стандартам авторы выступали на совещаниях в Министерстве высшего и среднего специального образования СССР и на многочисленных всероссийских и международных совещаниях в Москве, Ростове-на-Дону, Нижнем Новгороде, Томске. В 90-е годы занимался историческими, историко-философскими и культурологическими аспектами университетского образования. В 1998 г. совместно с Е.С. Ляхович опубликовал монографию, в которой был освещен широкий круг вопросов, среди которых были модели университетов и их реализация в различных странах мира. Принимал участие в реализации научного проекта, посвященного проблемам университетских городов, градообразующей роли университетов, подготовки интеллектуальной элиты в условиях демократизации общества и кризиса российской экономики, развития университетского образования в связи с потребностями региона.

Как проректор по учебной работе А.С. Ревушкин занимался вопросами внедрения новых образовательных технологий. В рамках проекта “Академический университет” по программе “Инте-

грация” вокруг ТГУ в процессе научно-образовательной деятельности объединились 16 НИИ РАН и РАМН.

Исследования А.С. Ревушкина получали поддержки грантов РФФИ (1995–1997, 1998–2000, 2001–2003), ведущих научных школ РФ (1997–1999, 2000–2002).

Александр Сергеевич с 1998 по 2001 г. был главным редактором Сибирского ботанического журнала “Krylovia” (1998–2001), с 1998 г. является членом редколлегии журнала “Turczaninowia”, и с 2008 г. — журнала “Растительный мир Азиатской России”. Является ответственным редактором около 20 научных сборников и монографий.

Входил в состав диссертационных советов при ТГУ по ботанике (1985–2000), экологии (1999–2000), палеонтологии (с 2000), с 2001 г. — председатель Докторского диссертационного совета (ботаника, зоология, почвоведение). Был членом Диссертационного совета при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (1991–2018); членом научно-методического совета по биологическому образованию “Учебно-методическое объединение университетов”, членом координационного совета по проблемам ботаники РАН, заместителем председателя Совета по проблемам окружающей среды МО РФ. Председатель Томского отделения Русского ботанического общества (с 1998).

Является лауреатом “Конкурса имени Сергея Юльевича Липшица за лучшие работы в области истории ботаники, посвященного 100-летию Русского ботанического общества” (Тольятти, 2015).

Под руководством А.С. Ревушкина подготовлено и защищено 19 диссертаций на степень кандидата биологических наук и 6 диссертаций на степень доктора биологических наук.

Докторские диссертации выполненные под руководством А.С. Ревушкина:

Свириденко Б.Ф. Эколого-динамическая организация растительного покрова водоемов Северного Казахстана. Новосибирск, 2001.

Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая: состав, экология, география, особенности генезиса. Томск, 2003.

Крапивкина Э.Д. Неморальные реликты во флоре черневой тайги Горной Шории. Томск, 2007.

Бляхарчук Т.А. Последлениковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Томск, 2010.

Эбель А.Л. Флора северо-западной части Алтая-Саянской провинции: состав, структура, происхождение, антропогенная трансформация. Томск, 2011.

Беляева Т.Н. Биологические особенности декоративных двудольных многолетних растений при интродукции в условиях южной тайги Западной Сибири. Томск, 2021.

Александр Сергеевич провел более 40 экспедиций, в том числе одну в Хакасию (1970), семь в Туву (1971–1978), две в Восточный Казахстан (1984, 1985), три в Западную Монголию (1996–1998) и целый ряд в Горный Алтай.

Коллеги, ученики и друзья сердечно поздравляют Александра Сергеевича с юбилеем и желают крепкого здоровья, многих лет научного творчества — девиз юбиляра: “в горах мое сердце...доныне я там...”.

Виды растений, описанные А.С. Ревушкиным:

Draba czuesae Revush. et A.L. Ebel; *Ranunculus schischkinii* Revush.; *Veronica polozhii* Revush.; *Pachypleurum altaicum* Revush.; *Olgaia altaica* A.I. Pjak et Revush.

В честь А.С. Ревушкина патронирован новый для науки вид растения, произрастающий в альпийской тундре Алтая — *Ranunculus revushkinii* A.I. Pjak et Schegoleva.

Александр Сергеевич Ревушкин награжден медалью ордена “За заслуги перед Отечеством” II степени; медалью “800 лет государственности Монголии”; медалью губернатора Томской области “За достижения”; медалью “За заслуги перед Томским государственным университетом”; знаком отличия “За заслуги в сфере образования” I степени; нагрудным знаком “Почетный работник высшего профессионального образования РФ”; и отмечен званиями заслуженного деятеля науки РФ; Академика Международной академии наук высшей школы; Почетного работника высшего профессионального образования РФ; Почетного работника науки и образования Монголии; Почетного работника науки и техники РФ; Почетного доктора Ховдского университета (Монголия); Почетного доктора Тувинского университета; Заслуженного профессора ТГУ; Заслуженного ветерана труда ТГУ.

Список печатных работ Александра Сергеевича Ревушкина

МОНОГРАФИЧЕСКИЕ ИЗДАНИЯ

Высокогорная флора Алтая. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000028975>

Очерк становления первого сибирского университета — центра науки, образования, культуры. Томск: ТГУ, 1993. 104 с. (Совместно с Е.С. Ляхович). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000006760>

Университеты в истории и культуре дореволюционной России (Совместно с Е.С. Ляхович). Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1998. 580 с. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000243613>

Определитель растений Томской области. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2014. 464 с. (Введение. С. 3–8; Как определять растения (методика определения растений с помощью дихотомических ключей). С. 9–20; Ключи для определения отделов и семейств. С. 21–33).

УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ

Определитель растений юга Томской области. Учебное пособие. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1985. 211 с. (Совместно с А.В. Положий, В.В. Барановой). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000047142>

Полевой практикум по ботанике: [для студентов биологических специальностей вузов]. Томск: Изд. Дом Томск. ун-та, 2018. 100 с. (Совместно с Н.В. Щёголевой, А.Л. Эбель). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000648588>

Практикум по биогеографии: учебное пособие. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2020. 190 с. (Совместно с Н.В. Щёголевой, А.А. Зверевым). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000708343>

СТАТЬИ

1979

О находке ископаемой древесины на хребте Монгун-Тайга // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 2, № 10. С. 46–47.

Полыни во флоре Шапшальского хребта (Западная Тува) // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. № 86. С. 3–5 (Совм. с В.П. Амельченко).

Род *Rhodiola* L. в Западной Туве // там же. С. 9–11.

Количественная характеристика и систематическая структура высокогорной флоры Шапшальского хребта // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. Вып. 3. С. 62–69.

Редкие растения флоры Шапшальского хребта (Западная Тува) // Новые данные о фауне и флоре Сибири. Томск. С. 141–148.

1981

Конспект высокогорной флоры Шапшальского хребта // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск. С. 140–170.

1987

Материалы к флористическому районированию Алтае-Саянской провинции // Флора, растительность и растительные ресурсы Сибири: к

100-летию Гербария им. П.Н. Крылова. Томск. С. 32–46.

1988

Экдистероидсодержащие виды во флоре Горного Алтая // Раст. ресурсы. Т. 24, вып. 4. С. 565–570 (Совм. с Т.А. Ревинной, А.В. Ракитиным).

1990

Новые таксоны флоры Горного Алтая // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. № 88. С. 1–6.

1993

Проблемы образования и судьбы демографических реформ // Alma Mater. № 29. С. 3–4. № 30. С. 3–4 (Совместно с Е.С. Ляхович).

1994

Подготовка к профессорскому званию (проблема креативности в науке и преподавании) // Проблемы многоуровневой системы образования: (Материалы 2-й научно-практической конференции), апрель 1994 года. Томск. Ч. 1. С. 13–22 (Совместно с Е.С. Ляхович). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000308467>

Модель Гумбольдта: университеты – эталонные центры знания // Университеты России: проблемы регионализации [Сб. материалов науч. и науч.-метод. исслед.] / Отв. ред. А.М. Юрков; Науч.-исслед. Программа “Университеты России”. Ростов-на-Дону. С. 73–83 (Совместно с Е.С. Ляхович).

1995

Принципы равенства и социальной справедливости в связи с проблемами элитарного образования // Образование и наука: современные стратегии развития: Межвузовский тематический сборник статей и материалов к Международному конгрессу “Образование и наука на пороге третьего тысячелетия”, Россия, Новосибирск, 4–9 сентября 1995 г. Томск. С. 57–67. (Совместно с А.С. Лещенко, Е.С. Ляхович). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000310110>

Университетский город в России (опыт истории, вопросы теории и современные проблемы) // Образование и наука: современные стратегии развития: Межвузовский тематический сборник статей и материалов к Международному конгрессу “Образование и наука на пороге третьего тысячелетия”, Россия, Новосибирск, 4–9 сентября 1995 г. Томск. С. 15–38 (Совместно с Е.С. Ляхович). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000310107>

1997

Флористические находки в Горном Алтае // Бот. журн. Т. 82, № 8. С. 130–133 (Совместно с А.И. Пяком, А.Л. Эбель).

1998

Erodium tibetanum (Geraniaceae) в Сибири // Бот. журн. Т. 83, № 6. С. 78–83.

“Академический университет” как модель интеграции фундаментальной науки и элитарного образования // Известия высших учебных заведений. Физика. Т. 41, № 9. С. 3–7 (Совместно с Г.В. Майер, В.И. Зинченко). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000396402>

Академический университет и провинциальный российский город // Сибирь, философия, образование: Альманах-приложение к журналу “Образование в Сибири”. № 2 / Рос. академия образования. Сиб. отд-ние. Новосиб. ин-т повышения квалификации; Отв. ред. А. Цукер. Новокузнецк (Совместно с Е.С. Ляхович). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:00040241>

1999

Институт аспирантуры — форма воспроизводства интеллектуального потенциала в постсоветской России // Сибирск. психол. журн. Вып. 11. С. 123–130 (Совместно с Е.С. Ляхович). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000500791>

2012

Astragalus katunicus Pjak (Fabaceae) — новый вид из Республики Алтай (Россия) // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. № 106. С. 24–30 (Совместно с А.И. Пяк). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000450489>

2013

Ранние стадии формирования растительного покрова в нивационных нишах Курайского хребта (Юго-Восточный Алтай) // Вестн. Томск. ун-та. Биология. № 1(21). С. 184–190 (Совместно с А.И. Пяк). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000446541>

2014

Система менеджмента качества. Документированная процедура ДП СМК НУ ТГУ 05.10.06.2010 “Процесс подготовки, разработки, написания и оформления выпускных квалификационных работ (ВКР)”: уровни подготовки: бакалавр, магистр, специалист: по разным направлениям подготовки / Том. гос. ун-т, Науч. упр., Отдел стандартизации, метрологии и контроля качества НИОКР; [руков. А.С. Ревушкин; отв. исполнитель И.В. Ивонин]. — Томск. 53 с. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000506706>

2015

Томское отделение Русского ботанического общества // История ботаники в России: к 100-летию юбилею РБО: [сборник статей Международной научной конференции, Тольятти, 14–17

сентября 2015 г.]. Тольятти. Т. 1: Русское ботаническое общество. С. 149–151 (Совместно с И.И. Гуреевой). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000587209>

Вклад томской ботанической научной школы в изучение фиторазнообразия Сибири // там же. Т. 2. Ботанические научные школы и лидеры. С. 102–109 (Совместно с И.И. Гуреевой). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000591805>

П.Н. Крылов о задачах ботанико-географических исследований // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Международ. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского гос. ун-та (Томск, 20–22 октября 2015 г.). Томск. С. 35–38. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:00058721>

Органолептический и микроскопический анализ *Gentiana decumbens* L. и *G. macrophylla* Pall. // там же. С. 266–268 (Совместно с Т.С. Боровик, Л.Н. Прибытковой). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000615941>

Флористическое районирование Южной Сибири и Северной Монголии и проблемы сохранения биоразнообразия // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Материалы XII междунар. науч. конф., г. Ховд, Монголия, 18–21 сентября 2015 г. Т. 1. Естественные науки. Ховд — Томск. С. 130–134. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000514745>

Ховдский процесс и его роль в интеграции научно-образовательного процесса Сибири и Центральной Азии // Там же. Т. 2. Гуманитарные и социальные науки. Ховд—Томск. С. 138–140. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000514746>

Spatial distribution of small-leaved forests in the Kuznetsk Depression // International Journal of Environmental Studies. Vol. 72, № 3. P. 527–535 (Совместно с А.Ф. Гуляевой, N.N. Lashchinsky, A.A. Kuznetsov).

2016

Пространственное распределение мелколиственных лесов Кузнецкой котловины // Turczaniowia. Т. 19, № 1. С. 72–78 (Совместно с А.Ф. Гуляевой, Н.Н. Лащинским).

Редкие и исчезающие виды рода *Dasystephana* Adanson в Сибири // Вестн. Бурят. ун-та. № 2–3. С. 118–120 (Совместно с Т.С. Боровик).

Семейство Gentianaceae Juss (Горечавковые) в народной и традиционной медицине // XIV Зыряновские чтения: Материалы Всерос. науч.-практ. конф (Курган, 8–9 дек. 2016 г.). Курган. С. 190–191 (Совместно с Т.С. Боровик).

Сохранение биоразнообразия Алтае-Саянской флористической провинции (современное состояние и тенденции развития) // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: Материалы Междунар. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 1–8 августа 2016 г.). Новосибирск. С. 249–250.

Томский след в истории Центрального сибирского ботанического сада // Там же. С. 251–252.

2017

Проблемы освоения и изучения научного наследия томских ботаников // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы VI Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Антонины Васильевны Положий (Томск, 24–26 октября 2017 г.). Томск. С. 10–14. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000617743>

Полиморфизм *Dasystephana macrophylla* (Pall.) Zuev на территории Республики Алтай // Там же. С. 146–147 (Совместно с Т.С. Боровик). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000617754>

Первые результаты скрининга трибы Synapeae семейства Asteraceae флоры Алтая на содержание фитоэкдистероидов // там же. С. 263–265 (Совместно с Е.А. Борисовой, Л.Н. Зибаревой). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000617629>

Ботаника и ботаники в Томске. К 100-летию со дня рождения Антонины Васильевны Положий / под ред.: Ревушкин А.С., Гуреева И.И. Томск: Издательский Дом ТГУ. 398 с. (Предисловие. С. 6–8; Старейшая кафедра университета. С. 73–90; “Ваша А.В. Положий”. С. 147–214); Ветви ботанического древа (ботаники – выпускники Томского ун-та). С. 339–340; Выпускники кафедры ботаники. С. 341–394 (Совместно с Н.В. Курбатской, Н.В. Щеголевой).

Всероссийский семинар с международным участием “Редкие растения и фитоценозы Байкальского региона и сопредельных территорий” (Улан-Удэ, 21–22 ноября 2016 г.) // Природа Внутренней Азии. Nature of Inner Asia. № 3. С. 93–96 (Совместно с Б.Б. Намзаловым, С.А. Холбоевой).

Флавоноиды надземной части некоторых видов рода *Saussurea* DC. // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: Материалы VII Всерос. конф. с междунар. участием, 24–28 апр. 2017 г. Барнаул. С. 135–137 (Совместно с Е.А. Борисовой, Л.Н. Зибаревой).

Сотрудничество Томских ботаников и ботаников Казахстана: история, современное состояние и перспективы // Изучение, сохранение и рациональное

использование растительного мира Евразии: Междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию Ин-та ботаники и фитоинтродукции КН МОН РК, 17–19 авг. 2017 г. Алматы. С. 54–57.

Особенности структуры и истории развития высокогорной флоры Казахстанского Алтая // там же. С. 214–218.

2018

Развитие образовательной деятельности в ТГУ в 1993–2013 гг. // Из XX в XXI век. Хроники Томского университета 1995–2013 гг.: к 140-летию основания Томского университета. Томск. С. 271–296. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000635681>

Особенности онтогенеза и возрастной структуры популяции *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev в Горном Алтае // Вест. Томск. ун-та. Биология. № 41. С. 42–52 (Совместно с Т.С. Боровик). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000623953>

Хроники Томского университета // Из XX в XXI век. Хроники Томского университета 1995–2013 гг.: к 140-летию основания Томского университета. Томск. [Гл.] 2. С. 40–269 (Совместно с Г.В. Майер, С.Ф. Фоминых, М.Д. Бабанским и др.). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000635684>

Развитие образовательной деятельности в ТГУ в 1993–2013 гг. // Там же. С. 271–296. <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000635681>

Томский университет в цивилизационном пространстве Евразии // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Материалы XIII Междунар. науч. конф., Барнаул, 20–22 сентября 2017 г. Барнаул; Ховд. С. 28–30 (Совместно с Г.В. Майер). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000666523>

Проблемы подготовки ботаников в российских университетах: история, современное состояние и перспективы // Ботаника в современном мире: Труды XIV Съезда Рус. бот. об-ва и конф. “Ботаника в современном мире” (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.) Т. 1: Систематика высших растений. Флористика и география растений. Охрана растительного мира. Палеоботаника. Ботаническое образование. Махачкала. С. 355–357.

Старейший центр подготовки ботаников и научных исследований: к 130-летию кафедры ботаники Томского университета // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апр. 2018 г.). Екатеринбург. С. 782–785.

2020

Выявление экологических ареалов редких высокогорных видов рода *Ranunculus* методами фитоиндикации // Вест. Томск. ун-та. Биология. № 51. С. 212–222 (Совместно с А.А. Зверевым, Н.В. Шеголевой). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000736926>

Таксономия и география полыней (*Artemisia* L.). Южной Сибири // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Труды VII Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томск. гос. ун-та и 170-летию со дня рожд. П.Н. Крылова (Томск, 28–30 сентября 2020 г.). Томск. С. 142–143 (Совместно с Д.С. Чигодайкиной). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000787852>

Флористические находки в охранной зоне кластера “Цугээр-Элс” заповедника “Убсунурская котловина” (Республика Тыва) // Вест. Томск. ун-та. Биология. № 49. С. 166–174 (Совместно с А.И. Пяк, Е.А. Пяк, С.Е. Карачурина). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000708743>

[tal.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000708743](http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000708743)

Хромосомные числа полыней (*Artemisia* L.) Центрального Казахстана // Вест. Томск. ун-та. Биология. № 51. С. 223–229 (Совместно с Д.С. Чигодайкиной). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000736927>

2021

Новые находки папоротников в Сибири и Казахстане // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та. № 123. С. 30–42 (Совместно с И.И. Гуреевой, С.С. Щербиной, А.Л. Эбель, Н.В. Степановым, А.А. Кузнецовым). <http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/koha:000724181>

Публикации о А.С. Ревушкине

Профессора Томского университета. Биографический словарь (1980–2003) / С.Ф. Фоминых, С.А. Некрылов, К.В. Петров и др. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2003. Т. 4., ч. 2. С. 177–182.

ALEKSANDR SERGEEVICH REVUSHKIN: 50 YEARS IN SCIENCE AND EDUCATION

V. M. Doronkin^{a, #}

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

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

ПАМЯТИ ДМИТРИЯ ВАСИЛЬЕВИЧА ТОМАНОВСКОГО (1962–2022)

© 2023 г. Р. М. Гогорев¹, М. В. Макаров², Т. А. Михайлова^{1,*},
О. Н. Мохова³, А. А. Уланова⁴, О. А. Уланова⁵, Н. Н. Шунатова⁶

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

²Мурманский морской биологический институт РАН
ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183038, Россия

³Северный филиал ФГБНУ «ВНИРО»
ул. Урицкого, 17, Архангельск, 163002, Россия

⁴University of Uppsala, Villavegen, 16, Uppsala, 75236, Sweden

⁵Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова
Институтский пер., 5, к. 1, Санкт-Петербург, 194021, Россия

⁶Санкт-петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: tmikhaylova@binran.ru

Поступила в редакцию 29.11.2022 г.

После доработки 03.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813623010040, EDN: LNPIKD

Четвертого августа 2022 г. трагически погиб во время отбора проб водорослей в Баренцевом море замечательный человек, высококвалифицированный водолаз-аквалангист и коллектор биологического материала Дмитрий Васильевич Томановский (рис. 1–2).

В начале 1990-х годов он начал работать в Белом море с альгологами из Северного отделения Полярного института рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (Сев ПИНРО, г. Архангельск). Его пригласили для установки крупной плантации для выращивания ламинарий в районе базы института на Соловецких островах, где основным объектом был промысловый беломорский вид *Saccharina latissima* (L.) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders. Он собрал коллектив водолазов, выполнявших сложнейшие работы по размещению бетонных якорей и несущих канатных конструкций, которые были снабжены зимними и летними «наплавами», смонтированными из пенопластовых кухтылей (поплавков). Летние «наплава» поддерживали несущие субстраты на глубине 0.5–1 м, зимние — не позволяли субстратам ложиться на дно. Д.В. Томановский возглавлял работы по подъему плантации после зимы и заглублению на зиму, а также осуществлению сезонного технического обслуживания плантации. При этом им были усовершенствованы и внедрены технологии, значительно облегчающие труд водолазов. Все эксперимен-

тальные исследования опытно-промышленной марикультуры водорослей были возможны только при таком обеспечении.



Рис. 1. Дмитрий Васильевич Томановский, август 2013 г.

Fig. 1. Dmitry Vasilyevich Tomanovsky, August 2013.



Рис. 2. Баренцево море, 2010-е годы.

Fig. 2. Barents Sea, 2010s.

Зарекомендовав себя как квалифицированный, ответственный, технически и биологически грамотный полевой работник, Дмитрий Васильевич в дальнейшем принимал участие в экспедициях по оценке запасов промысловых водорослей Белого моря на научно-исследовательских и коммерческих судах “Поиск”, “Картеш”, “Протей”, “Святой Савватий”, “Алкей”. Кроме того, он руководил техническими работами по научной программе “Восстановление промысловых зарослей ламинарий после разрушительного воздействия механизированного промысла в Белом море”. В районе Соловецких островов было создано 10 экспериментальных полигонов, на которые был внесен дополнительный каменистый субстрат для дальнейшего изучения восстановительной сукцессии ламинариевых сообществ. Позднее, в 2018 г., сборы Д.В. Томановского в губе Чупа Кандалакшского залива позволили охарактеризовать особенности вертикального распределения беломорских филлофоровых водорослей.

С начала 2000-х годов Д.В. Томановский принимал активное участие в исследованиях альгофлоры Мурманского побережья Баренцева моря: вертикальное и географическое распределение бурых и красных макроводорослей, структура их сообществ, особенности распределения водорослей на различных типах субстрата и в различных гидродинамических условиях. Многие глубоководные гидробиологические исследования были бы невыполнимы без его участия, поскольку он не только исполнял работу коллектора, но и,

имея огромный опыт водолазной работы с учеными, вносил свои предложения по организации и проведению исследований.

Дмитрий Васильевич принимал участие в проведении исследований по Российским и зарубежным грантам, которые были профинансированы различными фондами: РФФИ, РНФ, Минобрнауки, Коларктик, Норвежским советом по научно-исследовательской работе. Собранные Д.В. Томановским более чем за 30 лет пробы макроводорослей, зообентоса, грунта для гранулометрии и воды для определения химического состава и различных типов загрязнения исчисляются тысячами. Многочисленные образцы морских водорослей из этих сборов хранятся в альгологической коллекции Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Благодаря собранным им материалам было опубликовано более 70 научных работ.

Для авторов этой статьи Д.В. Томановский — не просто незаменимый помощник в полевых экспедициях, но и друг, чьей дружбой мы дорожим и гордимся. Все мы, любя, называли его Мамонтом. И дело не просто в его огромном росте и недюжинной силе, чем он также вполне соответствовал этому образу, главное — он обладал ценнейшими и редкими качествами: умением собрать вокруг себя множество людей, уникальным чувством юмора, отзывчивостью, верностью дружбе, готовностью всегда прийти на помощь. Светлая память этому замечательному человеку.

Из воспоминаний.

Н.В. Томановская (жена Д.В. Томановского, учитель биологии, школа им. Ж.И. Кусто, г. Санкт-Петербург): “Я познакомилась с Димой Томановским, Мамонтом, в Дальних Зеленцах, в далеком 1993 году, когда была там на практике, как студентка Казанского университета. Группа питерских водолазов во главе с Мамонтом взяла надомной шефство. Они приглашали меня к себе и угощали сгущенкой, а я им иногда пела песни под гитару. Уезжая, мы с Мамонтом обменялись “адресами, паролями, явками”, и он сказал: “Надо будет остановиться в Питере – звони, приезжай”.

Через какое-то время я воспользовалась предложением. Мне надо было приехать в Питер на трое суток по студенческим делам, и я остановилась у него дома, на Коломенской, 35. И вот там я тогда еще только почувствовала, откуда родом его самые главные, характерные черты – Рыцарственность и Преданность семье.

Удивительно теплые отношения царили в этой семье, прежде всего между родителями. Прямо физически ощущалось, как эти спокойные вдумчивые интеллигентные люди просто и тихо любят и уважают друг друга. Это была Семья! Димоша, так его звал папа, тоже был носителем семейных идеалов, несмотря на то, что каждый сезон проводил в экспедициях. В последний вечер моего пребывания в Питере Мамонт пригласил меня на концерт Александра Городницкого. Храню, как самую большую ценность, книгу стихов и песен Александра Моисеевича, которую Мамонт купил на концерте, подарил мне на прощанье и подписал: “Наташе от Мамонта. Пой всем на радость!”. После концерта он первым делом нашел таксофон и позвонил маме. И пока он звонил, я смотрела на него, такого высоченного, здорового, более, чем тридцатилетнего парня, и думала о том, что для него это естественная потребность – успокоить маму и папу, сказать, что сейчас с ним все в порядке, он пойдет еще туда-то и будет дома тогда-то... Я уже познакомилась с этой его потребностью днем раньше, когда он водил меня по городу и периодически заходил в будки таксофона, чтобы позвонить маме. В ответ на мой вопрос: “Зачем?”, Мамонт ответил: “А почему бы не позвонить, мне же не трудно. Маме спокойнее будет. А то ведь она знает, какая? Чуть задержишься, начинает уже ноздрями водить...”. “Главное, – смеялся он, – пока я в городе, она начинает переживать, когда я задержусь на полчаса. А когда я на все лето в экспедицию уезжаю и ныряю там каждый день, это как бы и ничего...”

И в этом весь Мамонт: с шутками и прибаутками, совершенно естественно и органично в нем жила эта потребность: заботиться о том, чтобы близким было хорошо и спокойно. Много лет потом я вспоминала эти таксофоны, постепенно по-

нимая, насколько редко встречается в людях это качество – готовность взять на себя заботу о душевном спокойствии близких людей, не жалея для этого ни времени, ни сил.

Через много лет, когда мы встретились снова и поняли, что хотим заботиться друг о друге, я это почувствовала на себе и детях. Мамонт окружил нас полностью своей заботой, и так радовался тому, что мы это ценим! Он взял на себя ответственность за детей, а Юлю удочерил. Немного есть таких отцов, которые так любят, и, главное, уважают своего ребенка. Мы были за ним, как за каменной стеной. Я иногда даже боялась делиться с Мамонтом своими проблемами на работе, потому что все наши проблемы он принимал близко к сердцу. Но в этом он весь, эмоции бурлили в нем и выплескивались через край.

Многие знают, что Дима очень любил и знал тему Средневековья. Мечи и доспехи, вся эта романтика рыцарства, были очень близки его духу. Как органично смотрелся Мамонт в рыцарских доспехах! Он и был настоящим Рыцарем. Тем, кто призван судьбой заботиться о родных и близких, и всех тех, кто оказался в его “зоне ответственности”. Рыцарственно пренебрегая своим комфортом, а часто и здоровьем, Мамонт всю свою жизнь посвятил Служению: науке, не будучи даже ученым, подводному плаванию, в котором достиг мастерства уровня профессионала, ну и, конечно, своей семье.

Довольно часто Мамонт говорил: “Не было бы вас с Юлей, потребности о вас заботиться, я бы, наверное, и не жил. Или ходил бы, как автомат, не имея цели чем-то заниматься”. В последнее время он сильно тяготился своей работой, потому что она не давала ему возможности все время проводить с семьей. Не было ни одного дня в его отлучке, за всю нашу совместную жизнь, чтобы он не позвонил мне с утра, и не пожелал доброго утра, а вечером – доброй ночи. Мамонт вне семьи – всегда с телефоном; звонил несколько раз на дню, и мы разговаривали подолгу, ему это было необходимо. Общение с семьей, любовь к семье – это для него были ценности высшего порядка. Он, таким образом, как бы подпирал стены нашего Дома, согревал его в свое отсутствие.

Мамонт! Как он любил жизнь! Любил море и путешествия. Любил родной Питер, как живой организм, как близкого друга. Радовался искренне, огорчался бурно. В общем, мало кто был настолько живой. Но, повторюсь, смысл своей жизни он видел в Служении высоким идеалам, которые считал достойными своего Служения.

Рыцарь нашего времени, рыцарь без страха и упрека, рыцарь, каких уже давно нет – Мамонт.”

М.В. Макаров: “Друзья уходят как-то невзначай...” – Это строки из песни барда Вадима Егорова. И Дима ушел невзначай. Потому что никто

не мог даже подумать, что этот большой и сильный человек, который в свои 60 лет ходил под воду, плавал и работал там так, как молодым и не снилось, наматывал сотни километров на велосипеде, легко одетый даже в мороз, мог вот так уйти от нас.

Дима приехал в Зеленцы в 1997 г. в составе большой группы энтузиастов-водолазов. И после этого Баренцево море его полностью захватило. В Зеленцы он приезжал каждый год в течение более чем 20-ти лет, и знал в округе под водой уже, наверное, каждый камушек. Но местные подводные ландшафты ему не надоели, а стали просто родными. Он не раз говорил: “В городе я работаю, а здесь, в Зеленцах, живу настоящей жизнью!”

Он любил море, любил Зеленцы. И завещал, чтобы после его смерти прах был развеян в море возле Зеленцов. И море отвечало ему взаимностью: оно приняло его в его любимом месте... И в день, когда развеивали его прах там, где он завещал, за несколько часов до этого момента и почти сразу после, был сильный шторм. Но в момент прощания с Димой Зеленцы оказались в “глазе бури” — ветер стих до штиля, выглянуло солнце. И его прах погрузился в так любимую им голубую воду Баренцева моря, по которой плыли освещенные солнцем венки.”

Н.Н. Шунатова: “С Димой я познакомилась в конце 90-х. Удивительной доброты человек, бескорыстный, всегда готовый помочь. Сразу вспоминается множество самых разных ситуаций, в которых звучала Димина фраза: “Давай вот это сделаю я”, а на мои возражения, что, мол, мне будет неловко и совестно, следовал ответ: “Перестань, у тебя, в конце концов, рядом Мамонт! Не кто-нибудь, а Мамонт!”. Так он и был рядом все эти годы — невероятно надежный друг. Под воду вместе с Мамонтом мы, увы, ходили нечасто, но каждый раз привычный, но физически тяжелый процесс сбора проб Дима превращал для меня в приятную прогулку. Первый раз мы с ним под воду ходили вместе лет 20 назад, на Соловках. Нужно было брать трансекты проб грунта небольшими рамками. Мы в мокряках, вода — ледяная, у меня тогда только начинались проблемы с ухом. Работаем с лодки, собираемся нырять, и звучит вопрос Димы: “Под каким углом якорь выставить, чтобы тебе спускаться удобно было?”. И так во всем: и в каких-то глобальных вещах, и в мелочах рядом с Мамонтом было очень надежно и спокойно.

Дима обладал еще одной редкой особенностью — он умел слушать и слышать. С ним можно было обсуждать любые темы, острые, больные, даже те, по которым наши точки зрения были противоположны. Он выяснял детали, разбирался, вникал, причем делал все это очень спокойно. Даже если после долгого обсуждения каждый из нас оста-

вался при своем мнении, в заключение всегда звучала фраза Мамонта: “Разве же может это нас поссорить? Конечно, нет! Никогда, и даже не надейся!” А шутки-прибаутки Мамонта, а его стихотворные экспромты, а наши беседы на немецком, а рассказы про котиков...

Дима, невероятно тяжело без тебя. Ну а в том, что ты будешь встречать нас с забытыми баллонами, как не раз анонсировал, я не сомневаюсь.”

И.В. Рыжик (альголог, Мурманский морской биологический институт, г. Мурманск): “Диму всегда можно было попросить достать со дна морского какую-нибудь водоросль, в которых он, несмотря на совершенно не биологическое образование, разбирался хорошо: “Дима, а принеси мне кустик (обычно в этом месте был перечень разных видов красных водорослей) и еще чего-нибудь”. И спустя час или два в лаборатории лежал заветный букет “аленьких цветочков”, как он их называл.

А его стихотворные экспромты... Конечно, от многих веяло немножко “черным юмором”. Одно хочется вспомнить особо, как наставление маленьким девочкам и мальчикам: “В это поверишь едва, но мама бывает права!” Он любил пошутить, подтрунивая обычно легко и не обидно. Вспоминается, как он, собираясь под воду с не совсем опытными водолазами (это была я и его знакомый), сказал: “Сегодня буду плавать с чайным сервисом!” Это чтобы нас не обидеть и не обозвать “чайниками”.

Дима приезжал на биостанцию ММБИ в пос. Дальние Зеленцы каждый год. Он жил в гостевой комнате биостанции, и с его легкой руки зародилась традиция утреннего кофе, когда собирались все, кто работал на биостанции, поговорить, обсудить планы на день и просто поболтать.”

Р.М. Гогорев: “С Димой я познакомился летом 1992 года, именно на бескрайних плантациях морской капусты на Соловках, на которых подвергались безжалостной эксплуатации только “белые” люди (шутка, Киргуду ... — просто трудились). Он мне запомнился не просто своим огромным размером, но в первую очередь своей готовностью всегда помочь, бескорыстно, т.е. просто даром, как говорила мудрая сова в знаменитом детском мультике. Тогда я как раз умудрился утопить ценный прибор на плантации, и Дима спрашивает: “Здесь?”. Я отвечаю, будучи простым чайником-аквалангистом: “Но здесь же глубоко, метров 20!”. А он, уже надев маску и заглотнув загубник трубки, просто машет рукой, ныряет и меньше чем через минуту выныривает, протягивает прибор и отвечает: “Этот что ли?!” Моей радости и изумлению не было предела!

И второе, самое глубокое воспоминание, когда он рассказывал про свое детство. Оказывается, в детстве Дима очень часто болел. “И вот, — гово-

рит Дима, — мне это надоело: стал обливаться каждый день холодной водой, и в мороз и в зной, а еще отключил в комнате батарею отопления и навсегда открыл форточку, т.е. температура в комнате была как на улице. И вот так, — продолжает он, — я победил свою болезненность, а заодно вырос большим и сильным!”

Вот такие мои простые воспоминания об этом удивительном человеке.

И.Н. Бахмет (физиолог, Карельский научный центр РАН, г. Петрозаводск): “Я знаком с Димой с 1985 года, когда народ из общаги ЛГУ пошел заниматься дайвингом. К сожалению, меня по зрению не взяли, и наши пути разошлись аж до 2014 года, когда мы пересеклись на Белом море. Кстати, именно он меня вспомнил, вспомнил те веселые времена.... А потом он меня страховал, когда я ходил под лед, и хочу сказать, что это было не первое и не последнее (тьфу-тьфу-тьфу) погружение под лед, но такого спокойствия у меня не было никогда. Вот внушал он какую-то такую надежность, какую может дать не каждый человек. Я таких людей в своей жизни могу пересчитать по пальцам одной руки.”

Г.Р. Белов (Руководитель подразделения разработки Проектов организации строительства Проектной компании ООО “ГТ ПРОЕКТ”): “Жизнь (судьба, божье провидение) свела меня с Димой, как, наверное, многих его друзей и знакомых, на биологической станции СевПИПРО на Соловецких островах. Три сезона 1994–1996 гг. я отработал там под его крылом. Позже были и водолазный клуб, и зимние “тренировки” в бассейне вместе с соclubниками, и ежегодные новогодние выезды с погружением под лед озера в Старой Малуксе.

И знаете, лично для меня Дима с самого первого сезона работы на Соловках, стал фигурой, определяющей надежность и, скажем так, правильность проходящего “мероприятия”. Руководить или организовывать мог кто угодно. Но, если есть Мамонт, то, значит, все будет хорошо при любых обстоятельствах. Какое-то оставалось ощущение, что все каким-то непостижимым образом держится на нем. Ушел Димка на Жужмуй (или на Жижгин, не помню) с альгологами на три дня, и уже что-то не то делается: дрова не рубятся, чай не заваривается. Не пришел Мамонт в клуб и, вот как-то, делать там нечего, и, вообще, зачем оно все? Не приехал Томановский на новогодний выезд — и все как-то не то, и костер не загорелся... Ну, в общем, как-то так.

Со временем наши с Димой дороги разошлись. Встречались редко. Но с самой первой экспедиции на Соловки не оставляло меня чувство большого старшего брата и каждая редкая встреча приносила тепло.”

А.А. Уланова: “Мне не найти слов, чтобы описать боль от ухода нашего дорогого Дмитрия Томановского. До сих пор не могу принять эту трагедию. Стадия отрицания всего случившегося так и не оставляет меня уже несколько месяцев, а спасительное для сознания принятие так и не наступает. Представьте на мгновение, что Зимний дворец вдруг исчез бы с Дворцовой площади, или Стрелка Васильевского острова вдруг лишилась бы своих Ростральных колонн. Можно такое представить? Вот так и до меня никак не доходит, что Димы больше нет, город Питер есть, а Димы в нем больше нет. И никогда уже больше не будет.

Жизнь свела меня с Димой в начале лета 1995 г. Я, студентка 3 курса Санкт-Петербургского университета, приехала в г. Архангельск, откуда должна была дальше проследовать на Соловецкие острова для прохождения производственной практики на базе СевПИПРО. И с поезда в Архангельске меня встретил здоровенный такой мужичина, который легко, словно какую-то авоську, подхватил мой рюкзак и куда-то повел. “Это Мамонт, ты его не бойся, он добрый”, — сказал мне Р. Гогорев, который сопровождал меня в поезде. Та практика удалась во всех отношениях! Под чутким руководством местных авторитетов я познала могучий по своему видовому разнообразию состав макрофитов Белого моря, собрала пробы из литоральных водоемов, анализ которых в последствии лег в основу кандидатской диссертации и научных статей. Впервые в жизни тем летом я погрузилась в пучины Белого моря. Но самое важное приобретение той поездки состояло в том, что я узнала много замечательных людей, с большинством из которых мы дружим и сегодня. Дима был одним из этих людей. На дворе вовсе пылала перестройка, изыскать средства и возможности для студенческой практики было не так-то просто в то время. Вот так, таким чудесным образом, произошли со мной судьбоносные события и случились встречи, повлиявшие на всю мою дальнейшую жизнь. А ведь этого чуда могло бы и не случиться!

Дима был замечательным сыном, мужем, другом, коллегой. Добрый, позитивный, обязательный, ответственный. Каждый вечер кто-то из нас (обычно Дима) звонил своим немолодым уже родителям, а минимум раз в неделю мы их обязательно навещали. У нас это называлось “поехали к маменьке баловаться плюшками”. “Маменька”, Роза Федоровна Томановская, к каждому нашему приезду пекла свежие булочки или пирожки, а “папенька, или Сил Силыч”, Томановский Василий Васильевич, обязательно гордо выставлял на стол “божественный напиток” — настойку собственного производства, всегда на черноплодке или корне калгана.

Незабываемая Малукса! Там проходят тренировочные погружения и ежегодный зимний, предновогодний спуск под лед в озеро. Это называлось у нас “промочить жабры”. Жабры, как и полагается, смачивать надо часто, а то “пересыхали”. Со старой родительской квартиры на Разъезжей, добираться до Малуксы было удобно, потому что Московский вокзал, с которого ходили электрички в нужном направлении, был совсем рядом. С новой квартиры, на Черной речке, добираться стало сложнее. Но разве это могло остановить Диму? Чуть не каждые выходные, в любую погоду, Дима ездил с друзьями на Малуксу. И еще традиция “клубиться” по вторникам и четвергам в Озерках, ведь только там, в водолажном клубе, тогда находился компрессор, столь важный для “смачивания жабр”.

Дома всегда все было завалено гидрокостюмами, ластами, грузиками, аквалангами, “компьютерами”, заготовками к будущему ребризеру, и прочими водолазными аксессуарами. Остальные, свободные от водолазного добра, пространства квартиры были завалены моими пробами и учебниками. И посреди всего этого как-то умудрялся с достоинством перемещаться наш кот Кузьма Дмитриевич, Димин любимец. Какое было прекрасное время!

Я вспоминаю многочасовые прогулки по Санкт-Петербургу. Дима боготворил свой город, он жить без него не мог. Новая Голландия, ЦПКиО, Васильевский, Петроградка, Фонтанка, развод мостов... Дима был настоящим патриотом: его сердце, мужской дух всецело принадлежали великой стране России.

Дорогой Дима, я благодарю тебя за все, что ты сделал для меня. И как специалист и просто как личность, которую я представляю собой сегодня, все это заложено и выпестовано тобой. Сколько ты в меня вложил! Мне только остается “скользить” вдоль той направляющей, что ты заложил куда-то глубоко в сознание, и постараться не сбиваться с курса. Ты всегда был и оставался бесконечно близким дорогим человеком, умеющим и понять, и простить. Очень тебя не хватает, как жаль, что ты ушел так рано. Покойся с миром, дорогой Дима.”

О.А. Уланова: “В институтские годы я очень часто приходила к Диме домой, на улицу Шиманского. Компьютер в то время был только у Димы, а для учебы он был мне крайне необходим, особенно перед экзаменами и защитой. Никогда не забуду специально для меня судорожно установленный Димой “Промт”, столь необходимый мне для сдачи экзамена по французскому языку. А задачи по сопромату? Кто еще, кроме Димы, мог сесть и спокойно прорешать такое количество задач в “до предела запущенные” сроки?

Никогда не забуду ту маленькую уютную 2-комнатную квартиру с рисунком на стене, который Дима сохранил от прежних хозяев. Диме всегда было жарко, и поэтому в любое время года была открыта дверь на балкон, а зимой, несмотря на конкретный холод в квартире, он продолжал ходить в футболке, в отличие от нас, закутанных в свитера и шерстяные носки. Ну и конечно коты... Коты, которые всегда были в его жизни, и которых он безгранично любил, холил и лелеял. Котам в доме Димы было дозволено абсолютно все! “А если кошка голубоглаза, то ей не будет ни в чем отказа”, — любил напевать Дима.

Дима всегда с огромным уважением и вниманием относился к моей бабушке, Майе Георгиевне Ургалкиной. Ежедневные телефонные звонки по вечерам, разговоры по душам, теплые поздравления с праздниками, и многое другое — все это в избытке давал бабушке Дима. Она считала Диму своим сыном. Это была Димина инициатива — уже много позже бабушкиной кончины разместить информацию про бабушку в Бессмертный полк.

Мне бесконечно повезло, что я была знакома с таким человеком, как Дима Томановский. Мамонт... Смерть всегда рано забирает от нас мудрых, талантливых, прекрасных людей. Но пока мы будем его помнить — он будет жить в наших сердцах.

Дима, вечная память тебе.”

Сергей Селеджи (школьный друг) **и его жена Елена.** Из воспоминаний Сергея из школьной жизни: “Нельзя не упомянуть случай, характеризующий Диму как любителя водных процедур в зимний период. Я его запомнил на всю жизнь. Вот откуда, оказывается, пошла любовь к погружениям в воду. Однажды мы с Мишкой и Димкой пошли поболтаться, как обычно, был конец зимы. На набережной у Медного Всадника играли в снежки. И кто-то у кого-то сбил с головы шапку снежком, и она улетела с набережной в реку на лед. Решили ее обязательно достать, но было опасно. Лед уже подтаивал, и мы решили достать ее леской с крючком. Димку оставили на “посту” караулить шапку, чтоб не потерять ничего и никого, а сами пошли в рыболовный магазин. Уже на середине пути в магазин мы поняли, что не того оставили в карауле. Мы догадывались наперед, что может что-то произойти, там, где Дима. Прибавили скорости, чтоб побыстрее добежать до магазина, а когда вернулись, то нас встречал уже мокрый по пояс Дима. Ему надоело ждать нас, и он решил добраться до шапки по льду, сделать доброе дело. Решив ногой попробовать толщину льда, он, смело шагнул и провалился! А шапку так и не достал. Хорошо, что дальше не полез в ледяную воду. Вот такой был отважный человек! Еще тогда его уже тянуло к подвигам и водной стихии!

На 50-летие Дима подарил мне радиоуправляемый танк, который даже стреляет ядрами. И мы, как озорные мальчишки, весь вечер пуляли по углам, по гостям, попадали в салат. Наше ребячество и дружеские проказы говорили о том, что никакой возраст не помеха. Было просто здорово! На любом празднике, где есть Дима — там позитив! Вот такой славный добрый Толстый был у нас, вечная светлая память ему!”

Из воспоминаний Елены. “Нашего Димку я увидела впервые на втором свидании с моим будущим мужем Сергеем. Я сразу увидела в нем доброго и простого человека, и очень умного! “Я — Димка, можно Толстый! Не обижаюсь”. Легкий наклон головы и добрая широкая улыбка на лице. И остроумные, совсем не обидные шутки-фразочки. И, конечно же, будучи соучастником зарождения наших с Сергеем отношений, он и стал самым красивым свидетелем, в бежевом костюме с огромным букетом красных пионов, на нашей свадьбе. Таким он был и останется навсегда в нашей памяти. Первый раз побывав в гостях у Димы на Шиманского, я, честно признаюсь, была в легком шоке от обстановочки. Девушка, привыкшая к домашнему уюту, вдруг видит что-то ей совсем неизвестное: ребризер, шкафы, забитые не одеждой, а водолазными принадлежностями, гидрокостюмами, велосипед. Вещи в квартире рассказали мне обо всем, чем живет человек. Огромные раковины с морских глубин и звезды украшали комнату. Для меня открылся человек с новой стороны. Я поняла сразу же — вот его предназначение, вот его настоящая жизнь! Человек-амфибия!

Для Сергея Дима был лучшим другом со школьной скамьи, об их школьных, изощренных проделках в лучшем понимании этого слова, можно было слушать часами. Его добрые искрометные шутки и стишки стали практически крылатыми фразами в нашей жизни, и, если их кто-то слышит из наших уст — “мило” улыбаются, а мы с гордостью отвечаем — это афоризм нашего друга. Всегда восхищалась его интеллектом и эрудицией, и это позволяло мне называть его “Большой ходячей энциклопедией”, потому что он всегда все знал, о чем бы его ни спросили. По традиции, мы собирались нашей дружной школьной компанией много лет, и, однажды, обсуждая, кто с чем придет на очередную встречу, Дима сказал, что принесет тазик оливье. Мы подумали, что он так пошутил про тазик (это было в его духе). Но когда на пороге мы увидели Диму с огромным тазиком оливье, мы поняли, что ведь он не шутил. С той встречи и пошло выражение в нашем словесном обиходе — тазик оливье для Димы, когда ждали в

очередной раз в гости. Вот такой был большой человек во всем в этой жизни!

Для нас Дима всегда был таким крепким и выносливым человеком не только потому, что он “большой”. Он всегда удивлял нас своей выносливостью к погодным условиям. Дождь — не дождь, ветер — не ветер, осень на дворе, ждем Диму, сидим в тепле, и вдруг приходит Дима в летних спортивных шортах, футболке — словно теплый летний день! Ему не было холодно в этой жизни, тепло и на душе тоже! И на предложение “Горячего чая тебе?” — “Не, мне бы водички холодной все разбавить!” Вот такой морозоустойчивый богатырь был нашим другом! А про красную икру он говорил: “Мелковата клюковка!” Как-то по-доброму звучит, и всем так приятно было на душе от его шуток! Человек дарил нам всем позитив и хорошее смешливое настроение! Никогда не забудем нашу последнюю встречу с ним и Наташей! Он был таким внимательным и заботливым мужем, может, даже несколько сдержанным, с грустинкой, как мне показалось, от прожитых лет. Я прочла свои стихи, поздравляя мужа, а Дима тут же сочинил экспромт, посвященный своей жене, так это было мило и просто, от всего сердца.

А самым главным качеством Димы было то, что он был верным и внимательным другом. Он никогда не забывал позвонить и поздравить с днем рождения, 8 марта, даже если был где-то далеко. Это очень ценно и незабываемо! Спасибо ему за эти теплые минуты общения!”

Михаил Мартовский (школьный друг): “Как быстро летит время. Казалось бы, это было вчера, а прошло 44 года. Отец военный, и его переводят служить в Ленинград. Мы с братом бросаем все свои привязанности, налаженные годами отношения, уважение одноклассников, да мало ли чего еще, и едем в другой город, в другую школу, в неизвестность. И вот первый день в Ленинградской 294-й школе. Никого не знаем. Никто не знает нас. И тут подходит большой добродушный парень и так запросто протягивает руку: “Будем дружить. Меня зовут Дима, для друзей Том”. Не секрет, что во многих классах есть своя беда, которая держит в страхе весь класс и добавляет седых волос преподавателям. Была такая беда и в нашем классе, с простой русской фамилией Егоров: хулиган, двоечник и по комплекции раза в два шире и выше каждого из нас. Егоров сразу же решил поставить всех на место и показать кто в классе хозяин, но... Он ошибся классом. В классе, где учился Том, хозяев быть не могло, только одноклассники. Первый же демарш Егорова завершился нравоучительным ударом ему в живот, от

которого несостоявшегося лидера свернуло пополам и... Егоров оказался хоть и двоечником, но веселым и компанейским парнем, не обязательно же быть хозяином. Дима много занимался спортом и уже в 9-м классе стал кандидатом в мастера спорта по фехтованию. Такой огромный добродушный медведь. Когда он подтягивал свои почти что 100 килограммов больше 20 раз на прогибающейся под его весом перекладине, у нас реально отвисали челюсти. Однажды на скамейке в коридоре мы вчетвером пытались спихнуть Диму, а он всего лишь упирался ногой в косяк двери. Не выдержал косяк, развалившийся с громким треском и репрессивными последствиями. Почти все свободное время мы практически проводили вместе, в гостях друг у друга, в походах в кино, поездках в ЦПКиО, в катании на лыжах... Так зарождалась школьная дружба, которую мы дальше пронесли через долгие десятилетия. Но вот уже вчерашние школьники стали студентами: Дима и Сергей — ВоенМеха, а мы с братом сделали выбор в пользу ПолиТеха. Оба вуза серьезные, сложные, сориентированные на выпускников физмат-школ, а наша школа была обычной. Но, несмотря на сложности, мы все получили высшее образование и вкладыши к дипломам, которые не стыдно было без ложной скромности показывать родственникам, друзьям, знакомым и работодателям. Но только у Димы был диплом высшей пробы и завидного красного цвета. В 1979-м году в стране неожиданно появилось модное поветрие, которое называлось редким и далеко не всем знакомым словом “карате”. Не прошло оно и мимо нас. Меня, Сергея и моего брата хватило где-то на год. И только Дима с его упорством и силой воли не бросил свое новое увлечение, и, словно граф

Монте-Кристо, не только достиг совершенства в этом боевом искусстве, но и превзошел своих учителей. Многолетние тяжелые тренировки, помноженные на упрямство и дух воина, дали свои результаты. Дима стал чемпионом “Динамо” по карате в абсолютном весе. В качестве ремарки скажу, что в “Динамо” тренировался весь спецназ и все самые крутые волкодавы госбезопасности и милиции. Дима оказался сильнее всех. Это сыграло с ним плохую шутку, но дало нам возможность увидеть его огромную добрую душу. К Диме подошел тренер и в ультимативной форме потребовал, что если Дима хочет и дальше тренироваться, то он должен надеть милицейские погоны, иначе путь в спортзал ему будет закрыт. И человек, практически достигший совершенства в боевом искусстве, ответил “нет”. Дима сказал, что на татами он бьется с достойными и равными по силе и опыту противниками, а бить людей на улице — это тренер обратился не по адресу. Один штрих в большой жизни, но как много он говорит о Человеке. А дальше было все: и лихие 90-е, и увлечение водолазным искусством, переросшее в страсть, и любовь... Я же хотел немножко рассказать о школьных годах и юности, о которых больше меня может рассказать только Сергей. Спокойно, наш большой добродушный друг. Нам всем тебя не хватает.”

Множество людей скорбит о тяжелой утрате. К теплым воспоминаниям о Д.В. Томановском присоединяются друзья и коллеги: Г.М. Воскобойников, М.И. Иванов, Т.С. Иванова, С.Д. Иванов, А. Корнильева, С.В. Малавенда, С.С. Малавенда, Ю.А. Морозов, Т.М. Морозова, Ю. Самысько, М.Л. Федюк, А.В. Чабан, В.А. Чугайнова.

IN MEMORIAM: DMITRY VASILYEVICH TOMANOVSKY (1962–2022)

R. M. Gogorev^a, M. S. Makarov^b, T. A. Mikhaylova^{a, #}, O. N. Mokhova^c,
A. A. Ulanova^d, O. A. Ulanova^e, and N. N. Shunatova^f

^a V. L. Komarov Botanical Institute RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Murmansk Marine Biological Institute RAS
Vladimirskaia Str., 17, Murmansk, 183038, Russia

^c North Branch of FSBI “VNIRO”
Uritsky Str., 17, Arkhangelsk, 163002, Russia

^d University of Uppsala
Villavegen, 16, Uppsala, 75236, Sweden

^e St. Petersburg State Forest Technical University named after S. M. Kirov
Institutsky Lane, 5, building 1, St. Petersburg, 194021, Russia

^f Saint Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

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

**III ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
“ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ И СОХРАНЕНИЯ
РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА ЕВРАЗИИ”,
ПОСВЯЩЕННАЯ ПАМЯТИ Л.В. БАРДУНОВА
(ИРКУТСК, ЛИСТВЯНКА,
29 АВГУСТА–3 СЕНТЯБРЯ 2022 г.)**

© 2023 г. Д. А. Кривенко

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033, Россия*

e-mail: krivenko.irk@gmail.com

Поступила в редакцию 12.12.2022 г.

После доработки 14.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

В период с 29 августа по 3 сентября 2022 г. на базе Иркутского научного центра СО РАН (г. Иркутск) и Байкальский музей СО РАН (пос. Листвянка) состоялась III Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная памяти доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ Леонида Владимировича Бардунова (1932–2008 гг.) “Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии”. В конференции приняли участие коллеги из 24 городов и других населенных пунктов России и 4 городов из 4 зарубежных стран, представляющих 48 научных, научно-исследовательских, образовательных и природоохранных отечественных организаций и 5 зарубежных. На конференции было представлено 6 пленарных докладов, 52 секционных и 4 стендовых, посвященных различным проблемам современной ботаники.

Ключевые слова: Л.В. Бардунов, ботаника, конференция

DOI: 10.31857/S0006813623010064, **EDN:** LNQYOK

В 2022 г. 2 июля исполнилось 90 лет со дня рождения Леонида Владимировича Бардунова (1932–2008 гг.) — крупного отечественного ботаника-бриолога, доктора биологических наук, профессора. Его многочисленные труды посвящены флоре мохообразных различных районов Сибири и российского Дальнего Востока. Л.В. Бардуновым было выявлено несколько новых для флоры СССР видов и родов мохообразных, а также описано несколько новых для науки видов листостебельных мхов. Он занимался изучением вопросов генезиса флоры на обширных территориях Сибири и Дальнего Востока. Принимал активное участие в подготовке государственных и региональных Красных книг. Его заслуги отмечены медалью “За заслуги перед Отечеством” II-й степени и почетными званиями “Заслуженный ветеран СО РАН” и “Заслуженный деятель науки Российской Федерации”.

На базе Иркутского научного центра СО РАН (Иркутск) и Байкальского музея СО РАН — БМ СО РАН (пос. Листвянка) с 29 августа по 3 сентября 2022 г. состоялась III Всероссийская кон-

ференция с международным участием, посвященная памяти доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ Леонида Владимировича Бардунова (1932–2008 гг.) “Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии”. Это научное событие стало возможным благодаря инициативе сотрудников отдела “Биоразнообразие и биологические ресурсы” и лаборатории природных и антропогенных экосистем Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН — СИФИБР СО РАН, деятельном участии сотрудников БМ СО РАН.

На участие в конференции было подано 77 докладов. В конференции приняли участие коллеги из 24 городов и других населенных пунктов России (Владивосток, Екатеринбург, Иркутск, Казань, Кемерово, Киров, Красноярск, пос. Листвянка Иркутской обл., Магадан, Махачкала, Москва, Новосибирск, Норильск, Санкт-Петербург, Сыктывкар, пос. Танхой Респ. Бурятия, Тольятти, Томск, Тюмень, Улан-Удэ, с. Успенское Московской обл., Уфа, Хабаровск, Якутск) и 4 го-



Рис. 1. Участники конференции, 29 VIII 2022.

Fig. 1. Participants of the Conference, August 29, 2022.

родов из 4 зарубежных стран ((Армения (Ереван), Беларусь (Минск), Вьетнам (Хошимин), Узбекистан (Ташкент)), представляющих 48 научных, научно-исследовательских, образовательных и природоохранных отечественных организаций и 5 зарубежных.

29 августа, в Иркутске, состоялось пленарное заседание конференции (рис. 1). Было заслушано 5 докладов. Пленарное заседание, от коллектива авторов, открыл доклад директора СИФИБР СО РАН (Иркутск) **В.И. Воронина** о трансформации пихтовых сообществ хребта Хамар-Дабан под воздействием природных деструктивных факторов, далее **О.А. Аненхонов** (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ) представил доклад о разработке подхода к системе мониторинга растительного покрова прибрежных экосистем озера Байкал в связи с изменениями его уровня. От научного коллектива, о некоторых итогах изучения хепатикофлоры Вьетнама рассказала **В.А. Бакалина** (БСИ ДВО РАН, Владивосток). Доклад **И.Г. Пospelova**, содокладчик **Е.Б. Пospelova** (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, Москва и ФГБУ “Заповедники Таймыра”, Норильск), был посвящен методике полевых флористических исследований в Арктике и Субарктике. В докладе **О.Н. Тиходеева** (СПбГУ, Санкт-Петербург) были показаны примеры неканонических факторов эволюции, кото-

рые определяют генетическую структуру популяций, в частности растений. Во второй части пленарного заседания, которое состоялось в БМ СО РАН, **О.Т. Русинек** (БМ СО РАН, пос. Листвянка Иркутской обл.) сделала биографический доклад к 90-летию юбилею Леонида Владимировича Бардунова. В торжественной обстановке также состоялись презентация книги, изданная в 21 выпуске серии “Исследователи Байкала”: “Леонид Владимирович Бардунов: Opera et studio – Трудом и старанием”¹ (Krivenko et al., 2022) и открытие выставки, посвященные жизни и творческой деятельности Л.В. Бардунова.

30 августа–2 сентября в пос. Листвянка состоялись секционные заседания, на которых было представлено 52 устных и 4 стендовых доклада. На секции “Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений” доклады представили **Л.В. Дударева**, **О.В. Калугина**, **Н.В. Коротаева**, **Е.В. Рудиковская**, **А.В. Рудиковский**, **З.О. Ставицкая**, **О.В. Шергина** (СИФИБР СО РАН, Иркутск), **А.В. Кравец** (СибНИИСХиТ – филиал СФНЦА РАН, Томск). О результатах работы, на

¹ Электронная версия книги доступна в социальной сети для ученых ResearchGate: <https://www.researchgate.net/publication/365823419>. Печатный экземпляр книги можно заказать, обратившись по e-mail: krivenko.irk@gmail.com.

секции “Разнообразие, структура и динамика растительности”, доложили **О.А. Аненхонов**, **А.В. Бочанцев**, **В.А. Рыжкова** (ИЛ им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск), **И.Н. Кутявин**, **Е.В. Панюкова** (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), **Н.Б. Леонова** (МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва), **М.Ю. Тиходеева** (СПбГУ, Санкт-Петербург), **П.С. Широких**, **Н.И. Федоров** (УИБ УФИЦ РАН, Уфа). На секции “Проблемы биологического образования и экологическое просвещение” заслушан доклад **М.В. Оскорбиной** (СИФИБР СО РАН, Иркутск). Секция “Вопросы изучения криптогамной биоты” являлась одной из представительных, на ней докладывали **О.М. Афонина**, **И.В. Чернядьева** (БИН им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), **О.Д. Дугарова** (Филиал ФБУ “Рослесозащита” ЦЗЛ Республики Бурятия, Улан-Удэ), **А.В. Лиштва** (ИГУ, Иркутск), **А.Г. Лубсанова** (БГУ им. Д. Банзарова, Улан-Удэ), **Т.В. Макрый**, **О.Ю. Писаренко** (ЦСБС СО РАН, Новосибирск), **А.В. Натяганова** (ЛИН СО РАН, Иркутск), **Д.Я. Тубанова** (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ), **Д.А. Черепенина** (ИЛ РАН, с. Успенское Московская обл.), **В.Э. Федосов** (МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва). На секции “Информационные технологии для изучения и сохранения биоразнообразия, базы данных и биологические коллекции” доклады представляли **А.М. Мамедов**, **Т.В. Морозова** (СИФИБР СО РАН, Иркутск), **Д.Д. Намсараева** (БГУ им. Д. Банзарова, Улан-Удэ), **Н.В. Степанцова** (ИГУ, Иркутск), **М.Г. Хорева** (ИБПС ВДО РАН, Магадан). Также, на представительной секции – “Теория и практика флористических исследований, таксономия, систематика и филогения растений” – докладывали **Н.С. Гамова** (БГПБЗ, пос. Танхой, Респ. Бурятия), **О.Ю. Завгородняя**, **П.А. Кузьмина**, **Н.В. Кулакова** (СИФИБР СО РАН, Иркутск), **В.В. Конеруба**, **М.А. Михайлова** (БИН им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), **А.А. Панюков**, **Д.М. Шадрин** (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар), **П.Л. Попов** (ИГ им. В.Б. Сочавы СО РАН, Иркутск), **И.Н. Поспелов**. На секции “Антропогенная трансформация растительного мира и стратегии его сохранения” доклады представили **Е.В. Жмудь** (ЦСБС СО РАН, Новосибирск), **П.Л. Попов**, **Т.И. Кутявина** (ВятГУ, Киров), **В.А. Осолков**, **О.А. Чернышева** (СИФИБР СО РАН, Иркутск), **С.Д. Шлотгауэр** (ИВЭП ДВО РАН, Хабаровск), **Д.В. Тарасов** (“Прибайкалеспект” – филиал ФГБУ “Рослесинфорг”, Иркутск), **А.Л. Эбель** (НИ ТГУ, Томск). На стендовой сессии представляли доклады **Р.Э. Авалян** (ЕГУ, Ереван), **А.Ю. Бельшенко**, **Э.В. Енин** (ИГУ, Иркутск), **Г.С. Тупикова** (СИФИБР СО РАН, Иркутск).

По окончании научной программы конференции состоялась дискуссия, в которой активное

участие приняли **О.А. Аненхонов**, **О.М. Афонина**, **М.А. Михайлова**, **А.И. Бондарев**, **А.В. Верхожина** (СИФИБР СО РАН), **Н.И. Федоров** и др.

Заслушав и обсудив представленные доклады, конференция сочла необходимым отметить следующее.

1. Выразить благодарность дирекциям и коллективам СИФИБР СО РАН, БМ СО РАН, ФГБУ “Заповедное Прибайкалье”, Восточно-Сибирской железной дороги – филиала ОАО “РЖД” за содействие в организации и проведении конференции.

2. Рекомендовать оказание всесторонней поддержки Гербарию СИФИБР СО РАН, включая его ботанический отдел, с целью сохранения научного наследия Л.В. Бардунова и дальнейшего развития ботанико-флористического направления.

3. Обратить внимание ботанического сообщества на крайнюю актуальность проведения научных исследований в Байкальском регионе, уделяя особое внимание особо охраняемым природным территориям.

4. Следующую, IV конференцию, посвященную памяти Л.В. Бардунова провести через пять лет – в 2027 г.

По результатам работы конференции опубликован сборник тезисов докладов (Problems..., 2022), который индексирован в РИНЦ. Также сборник тезисов конференции и другие информационные материалы доступны на сайте конференции: <http://conf.sifibr.irk.ru/program.html>.

В рамках работы конференции были проведены экскурсии по экспозициям и дендропарку БМ СО РАН, на Байкальскую астрофизическую обсерваторию, в архитектурно-этнографический музей – “Тальцы”, подъем на канатной дороге к камню Черского, а также водная экскурсия от пос. Листвянка на Кругобайкальскую железную дорогу до мыса Толстого, с остановкой в порту Байкал на экскурсию в музей Кругобайкальской железной дороги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Krivenko et al.] Кривенко Д.А., Казановский С.Г., Попов П.Л., Русинек О.Т. 2022. Леонид Владимирович Бардунов: Opera et studio – Трудом и старанием. Иркутск. 127 с.
- [Problems...] Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии. 2022. Тезисы III Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.) (Иркутск, Листвянка, 29 августа–3 сентября 2022 г.). Иркутск. 81 с.

**THE III ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC CONFERENCE “PROBLEMS
OF STUDYING AND PRESERVING THE PLANT WORLD OF EURASIA”
DEDICATED TO THE MEMORY OF L. V. BARDUNOV (1932–2008)
(IRKUTSK, LISTVYANKA, AUGUST 29–SEPTEMBER 3, 2022)**

D. A. Krivenko

*^aSiberian Institute of Plant Physiology & Biochemistry of the SB RAS
Lermontov Str., 132, Irkutsk, 664033, Russia
[#]e-mail: krivenko.irk@gmail.com*

The III All-Russian Conference with the international participation “Problems of studying and preserving the plant world of Eurasia”, dedicated to the memory of Doctor of Biological Sciences, Professor, Honoured Scientist of the Russian Federation, Leonid Vladimirovich Bardunov (1932–2008) was held on August 29 – September 3, 2022. It was housed by the Irkutsk Scientific Center of the SB RAS (Irkutsk) and the Baikal Museum of the SB RAS (Listvyanka township). The Conference was attended by colleagues from 24 cities and other settlements of Russia and from 4 cities of 4 foreign countries, representing 48 scientific, scientific-research, educational, environment-oriented domestic organizations as well as 5 foreign ones. Six plenary lectures, 52 sectional ones and 4 poster sessions on various problems of modern botany were presented at the Conference.

Keywords: L.V. Bardunov, botany, conference

REFERENCES

Krivenko D.A., Kazanovsky S.G., Popov P.L., Rusinek O.T.
2022. Leonid Vladimirovich Bardunov: Opera et Studio. Irkutsk. 127 p. (In Russ.).

Problems of studying and preserving the plant world of Eurasia. 2022. Theses of the III All-Russian Conference with the international participation, dedicated to the memory of L.V. Bardunov (1932–2008) (Irkutsk, Listvyanka, August 29–September 3, 2022). Irkutsk. 81 p. (In Russ.).