

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 108

3

м а р т



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 3

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 I. I. Shamrov

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

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 3, 2023

СООБЩЕНИЯ

Мхи западной части Чукотского нагорья. 1. Распределение по типам местообитаний и их активность <i>С. С. Холод, О. М. Афонина</i>	183
Типизация территориальных единиц растительности на примере термокарстовых массивов острова Котельного (Новосибирские острова) <i>О. И. Сумина</i>	210
Новые данные о растительности и почвах о. Уруп (Курильские острова) <i>Н. С. Ликсакова, Е. А. Глазкова, Е. Ю. Кузьмина, С. Ф. Хохлов</i>	228
О возможности влияния рельефа поверхности клеток на устьичные движения <i>А. А. Паутов, Е. Г. Крылова, Ю. О. Сапач, О. В. Яковлева, К. А. Ахметгалеева, И. А. Паутова</i>	248
Морфология плодиков дальневосточных видов рода <i>Potentilla</i> (Rosaceae) <i>Т. Н. Моторкина</i>	257
Половой полиморфизм <i>Ranunculus cassubicus</i> (Ranunculaceae) в Московской области <i>В. Н. Годин</i>	272

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Находка <i>Botrychium matricariifolium</i> (Ophioglossaceae) в Орловской области <i>М. Н. Абадонова</i>	285
--	-----

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Chromosome numbers of some Asteraceae taxa of the Old and New World <i>D. A. Krivenko and Yu. K. Vinogradova</i>	289
---	-----

КОЛЛЕКЦИИ

Type and authentic specimens in Algal Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). III <i>Т. А. Mikhaylova</i>	296
---	-----

ХРОНИКА

VI Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: Проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге” <i>О. В. Анисимова, М. А. Гололобова</i>	308
Объявление	311

Contents

Vol. 108, No. 3, 2023

COMMUNICATIONS

Mosses of the western part of the Chukchi Highlands. 1. Distribution by habitat types, and activity of species	
<i>S. S. Kholod, O. M. Afonina</i>	183
Typology of territorial vegetation units on the example of thermokarst massifs on Kotelny Island (New Siberian Islands)	
<i>O. I. Sumina</i>	210
New data on vegetation and soils of Urup (Kuril Islands)	
<i>N. S. Liksakova, E. A. Glazkova, E. Yu. Kuzmina, S. F. Khokhlov</i>	228
On the possibility of influence of cell surface relief on stomatal movements	
<i>A. A. Pautov, E. G. Krylova, Yu. O. Sapach, O. V. Yakovleva, K. A. Akhmetgaleeva, I. A. Pautova</i>	248
Morphology of fruitlets of Far Eastern species of the genus <i>Potentilla</i> (Rosaceae)	
<i>T. N. Motorykina</i>	257
Sexual polymorphism of <i>Ranunculus cassubicus</i> (Ranunculaceae) in Moscow Region	
<i>V. N. Godin</i>	272

FLORISTIC RECORDS

Record of <i>Botrychium matricariifolium</i> (Ophioglossaceae) in Oryol Region (European Russia)	
<i>M. N. Abadonova</i>	285

CHROMOSOME NUMBERS

Chromosome numbers of some Asteraceae taxa of the Old and New World	
<i>D. A. Krivenko, Yu. K. Vinogradova</i>	289

COLLECTIONS

Type and authentic specimens in Algal Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). III	
<i>T. A. Mikhaylova</i>	296

CHRONICLES

VI All-Russian Scientific Conference with international participation “Algae: Issues on taxonomy, ecology and monitoring approaches”	
<i>O. V. Anisimova, M. A. Gololobova</i>	308
About the Competition of the Russian Academy of Sciences for the V.L. Komarov Prize in 2023	311

МХИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ. 1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ТИПАМ МЕСТООБИТАНИЙ И ИХ АКТИВНОСТЬ

© 2023 г. С. С. Холод^{1,*}, О. М. Афонина^{1,**}

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

*e-mail: sergeikhodol@yandex.ru

**e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.01.2023 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

На основе анализа распределения мхов в ландшафте западной части Чукотского нагорья установлено 12 типов местообитаний, которые различаются по ряду абиотических (высота над уровнем моря, экспозиция по отношению к сторонам света, крутизна склона, степень почвенного увлажнения) и биотических (видовой состав доминантов, проективное покрытие мхов и сосудистых растений, площадь незадернованного грунта) параметров. Подавляющее большинство типов местообитаний — склоны различной крутизны (в т. ч. аккумулятивные или шлейфы), на которых происходит активное перемещение твердого вещества. Для каждого типа местообитаний характерен свой набор мхов или бриоценотип. Видовое богатство в бриоценотипах варьирует от 23 (горные склоны с движущейся осыпью) до 65 (покатые ложбины шлейфов с пластовым стоком), самое низкое среднее число видов в бриоценотипах — 2.63 (подвижные склоны), самое высокое — 6.67 (пойменные террасы). Всего выделено 12 бриоценотипов на основании 322 геоботанических описаний. Установлено 5 классов активности видов; данный показатель включает 3 параметра: число освоенных видом типов местообитаний, постоянство вида в одном типе местообитаний, проективное покрытие вида. Из 122 видов мхов, отмеченных в геоботанических описаниях, 5 отнесено к категории особо активных (*Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*), 11 — высокоактивных, 24 — среднеактивных, 30 — малоактивных и 52 — неактивных.

Ключевые слова: мхи, бриоценотип, местообитание, активность видов, пробная площадь, тундры, Чукотское нагорье

DOI: 10.31857/S0006813623030055, EDN: VQBQJC

Мхи — важнейший компонент тундровых экосистем, во многом определяющий устойчивость этих систем к воздействию множества факторов, как природных, так и антропогенных. В соответствии с современными воззрениями (Lindo, Gonzalez, 2010), мхи (и мохообразные в целом) формируют отдельный блок биосферы, получивший название бриосферы. В трактовке этих авторов, бриосфера — пространственно ограниченная целостная экосистема, которая объединяет наземные и подземные процессы и включает живые и отмершие части мхов и связанные с ними микроорганизмы. Мхи, составляющие значительную долю тундровой растительной биомассы, контролируют водный режим и температуру почвы и растительности и, тем самым, влияют на глубину залегания поверхности мерзлоты или сезонно-талого слоя (Grigorev, 1956; Vitt, Pakarinen, 1977; Zimov et al., 1995; Turetsky et al., 2012), температуру и

влажность почвы (Beringer et al., 2001; McFadden et al., 2003; Gornall et al., 2007, 2009), баланс углерода и круговорот азота и, в целом — на региональные биогеохимические процессы (Dean-Coe et al., 2015).

В работе А.М. Odasz (1996), посвященной экологии мохообразных одного из островов архипелага Земля Франца-Иосифа, приводится 7 факторов, в наибольшей степени влияющих на их распределение в ландшафте: высота над уровнем моря, уклон склона, экспозиция местообитания, степень удобренности верхнего почвенного горизонта пометом морских колонизаторных птиц, расстояние от края ледника, granulометрический состав и увлажнение верхних горизонтов грунтов. По мнению W.C. Steere, доступность воды считается наиболее важным экологическим фактором, контролирующим распространение арктических мхов (по: Odasz, 1996). Такие

факторы, как экспозиция склона по отношению к сторонам света и гранулометрический состав грунтов, косвенно определяют степень увлажнения последних, а уклон склона влияет на степень подвижности верхних горизонтов почвы и, тем самым, связан со степенью задерживания поверхности грунтов мхами. N.G. Miller (2009), проводивший бриологические исследования в горах Катадин (северо-восток США), полагает, что видовой состав мохообразных, помимо абсолютной высоты, определяется экспозицией и уклоном склона, продолжительностью залегания снежного покрова и влажностью верхнего почвенного горизонта. По мнению этого автора, в альпийском и субальпийском поясах этих гор, на экспонированных к солнечному теплу склонах, наблюдается наименьшее число арктических видов, то же самое отмечается для склонов с долго лежащим снежным покровом. Исследования, проведенные на градиенте нивальности в горных тундрах Аляски (Alpert, Oechel, 1982), показали, что наибольшее проективное покрытие мхов соответствует зонам максимального снегонакопления. При этом решающее значение для роста мхов имеет не столько увеличение продолжительности вегетационного периода или средней температуры воздуха, сколько увеличение доступности воды. Наибольшего же разнообразия бриофиты достигают в средней части градиента (“зона кассиопеи”), где влажность и снежный покров – умеренные, а разнообразие местообитаний – наиболее высокое.¹ На этих участках отмечены средние значения проективного покрытия сосудистых растений и лишайников и наибольшие площади выходящих на поверхность коренных пород.

Концептуальная основа исследовательской программы биоразнообразия на высотном градиенте была предложена в работе M.V. Lomolino (2001). В соответствии с высказанными этим автором положениями, есть 3 блока вопросов, на которые необходимо найти ответ при рассмотрении высотного распределения видов: 1) происходит ли изменение разнообразия с высотой (увеличение или уменьшение) монотонно или имеет место унимодальная кривая с вершиной на некоторой средней высоте? 2) как соотносятся между собой на высотном градиенте изменения разнообразия разных групп организмов или одних и тех же организмов на разных горных хребтах? 3) как происходят изменения переменных окружающей среды на высотном градиенте? В ряде работ (Rahbek, 1995; Lomolino, 2001; Grytnes, Vetaas, 2002; Bruun et al., 2006) отмечается, что оценки изменения разнообразия с высотой во

многих случаях зависят от особенностей отбора проб, а достижение сравнительных данных возможно только при принятии показателя плотности видов (количестве видов на стандартизованный участок), но не на показателе общего богатства. Изменение разнообразия на высотном градиенте не всегда следует линейному градиенту того или иного фактора среды (Grytnes, Vetaas, 2002), часто максимум разнообразия достигается на средней высоте, где совокупное воздействие факторов среды и связанных с ними процессов способствует сосуществованию многих видов (Lomolino, 2001). По-видимому, в число таких факторов входят крутизна склона и экспозиция, которые определяют водный и тепловой режим местообитания. Также отмечается, что существующие модели разнообразия вдоль градиентов высот могут в некоторой степени представлять историческое наследие прошлых климатических условий, например, оледенения, которое по-разному было выражено на разных высотах. Длительная изоляция горных систем в эпоху оледенения могла приводить к формированию эндемиков в той части горной системы, которая была свободна от ледникового покрова. Существенный интерес при рассмотрении градиента высотной поясности имеет соотношение абсолютной высоты и высотного диапазона видов: предполагается, что с увеличением высоты диапазон видов увеличивается. Подобная зависимость получила название правила Рапопорта, которое первоначально было установлено для широтно-зональных закономерностей, а затем перенесено и на высотно-поясные (Stevens, 1992). Это правило является способом изучения роли экстремальных климатических условий в определении местного видового богатства: было высказано предположение (Stevens, 1992; Bhattarai, Vetaas, 2006), что виды, встречающиеся на больших высотах, способны выдерживать широкий диапазон климатических условий (влажность, осадки, испарение, температура воздуха), что и приводит к широкому диапазону высот. Однако, несколько позже была предложена гипотеза “жесткой границы” или “эффекта средней области”, в соответствии с которой протяженность ареалов видов ограничена на концах высотного градиента, т. е. на самых низких и самых высоких гипсометрических уровнях (Colwell, Hurt, 1994). Было установлено, что существует узкий диапазон высот на более низких высотах, более широкий диапазон высот в середине градиента и более узкий диапазон на более высоких гипсометрических уровнях (Bhattarai, Vetaas, 2006). В то же время, исследование, проведенное на гималайском высотном градиенте (с разбросом высот в 5400 м) (Grau et al., 2007), показало, что для мохообразных эффект средней области не “работает”, а распределение этих организмов подчиняется монотонно убывающей

¹ Позже (Rosenzweig, Abramsky, 1993) была разработана концепция гетерогенности среды как основной причины видового богатства.

кривой. В ряде исследований (Stachowicz, 2001; Sexton et al., 2009; Roux et al., 2012) предполагается, что на предел распространения растений вверх и вниз по склону влияют конкурентные взаимоотношения между растениями. Так, при доминировании арктоальпийских видов верхний предел распространения ряда видов других географических групп понижается. С другой стороны, отмечается и благоприятное воздействие одних растений на другие, что позволяет некоторым видам встречаться на более высоких гипсометрических уровнях, чем это было бы возможно в отсутствие этих взаимодействий.

Взаимоотношения мхов и сосудистых растений в тундрах были предметом рассмотрения в ряде работ, в которых было отмечено как негативное, так и положительное влияние этих групп друг на друга (Van der Wal, Brooker, 2004; Blok et al., 2011; Gornall et al., 2007, 2011). Мохообразные могут быть сильными конкурентами и посредниками при взаимодействии с сосудистыми растениями в бедных питательными веществами условиях (Gornall et al., 2011). Мхи могут улучшать условия окружающей среды для сосудистых растений за счет увеличения доступности воды: они удерживают влагу, образующуюся при таянии снега или при выпадении осадков, поддерживая тем самым водный статус сосудистых растений в периоды засухи (M. Proctor, по: Gornall et al., 2011). Считается, что рост мхов под пологом кустарников, с одной стороны, может снижаться из-за обильного опада листьев кустарника, а с другой — увеличиваться вследствие уменьшения испарения (Van der Wal et al., 2005). В свою очередь, мхи влияют как на микроклимат, так и на почвенные процессы: они способствуют удержанию влаги, уменьшают иссушающее воздействие сильных арктических ветров, влияют на сосудистые растения, в частности, через воздействие на температуру почвы, влажность и доступность азота (Gornall et al., 2011).

Нами подготовлена серия (всего — 3) работ, целью которых является рассмотрение распределения мхов в горном ландшафте западной части Чукотского нагорья в зависимости от ряда абиотических факторов: общего разнообразия местообитаний, высоты над уровнем моря, экспозиции элементов рельефа по странам света, крутизны склонов, увлажнения верхнего почвенного горизонта. В данной, первой, работе серии рассмотрены основные типы местообитаний, бриоценоотипы и параметры активности видов мхов.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Обследованная территория — западная часть Чукотского нагорья, при выходе р. Паляваам из гор на Чаунскую низменность — расположе-

на между 68°44'14"—68°35'36" с.ш. и 173°51'44"—174°02'44" в.д. и занимает площадь около 55 км² (рис. 1). Ключевой участок — территория мезозойского горообразования, сопровождавшегося массивными излияниями и образованием вулканитов с последующим их разрушением и пенепленизацией горной страны. В рельефе исследованного района преобладают интенсивно денудированные куполообразные горные массивы, сложенные вулканитами нижнемелового возраста: липаритами, туфо-липаритами, дацитами, андезито-дацитами, туфами (пепловыми и окремненными, а также — туфо-гравелитами) (Geologiya..., 1970). Реже на поверхность выходят песчаники и алевролиты, кварцевые и кварц-лимонитовые жилы. В южной части территории поверхность представлена горными блоками со складчатой структурой. В результате интенсивного выветривания вулканитов крупно- и среднеглыбистый обломочный материал разрушается до фракций мелкого щебня и дресвы. На фоне крайне редких выходов на поверхность вулканических коренных пород основная часть поверхности склонов представлена рыхлыми отложениями сильно разрушенных дацитов, липаритов и туфов. Мелкоглыбистый материал встречается реже и связан, в основном, с выходами на поверхность андезитов. Наиболее высокие вершины, достигающие в пределах ключевого участка 697 м над ур. м., и приуроченные к центральным частям горных поднятий, также сложены рыхлыми вулканитами. На крыльях меловых складок залегают триасовые породы, которые выходят на поверхность на высотах 450—500 м над ур. м. и представлены, преимущественно, песчаниками или сланцами. Обнажения последних встречаются и в долине р. Паляваам на высотах 250—300 м над ур. м. Преобладание чрезвычайно рыхлых пород, плащеобразно покрывающих многие склоны, приводит к формированию выровненного профиля равновесия, на котором не выражена граница между денудационным и аккумулятивным склонами. Это проявляется как на крупных склонах, так и в узких ущельеобразных долинах, где базис эрозии расположен на высоте 350—400 м над ур. м.

Один из важнейших факторов формирования растительности рассматриваемого района — высокая интенсивность коллювиальных и коллювиально-делювиальных процессов: при крутизне склона в 40° образуется подвижная осыпь, которая господствует в средней части склона. В условиях преобладания таких осыпей вырабатывается склон, на котором можно выделить следующие части (от вершины до базиса эрозии, которым является водоток): 1) плоская вершина на высоте 450—550 м над ур. м., в поперечнике достигающая 300 м, 2) терраса (иногда — 2—3) верхней части склона, опоясывающая плоскую вершину и име-

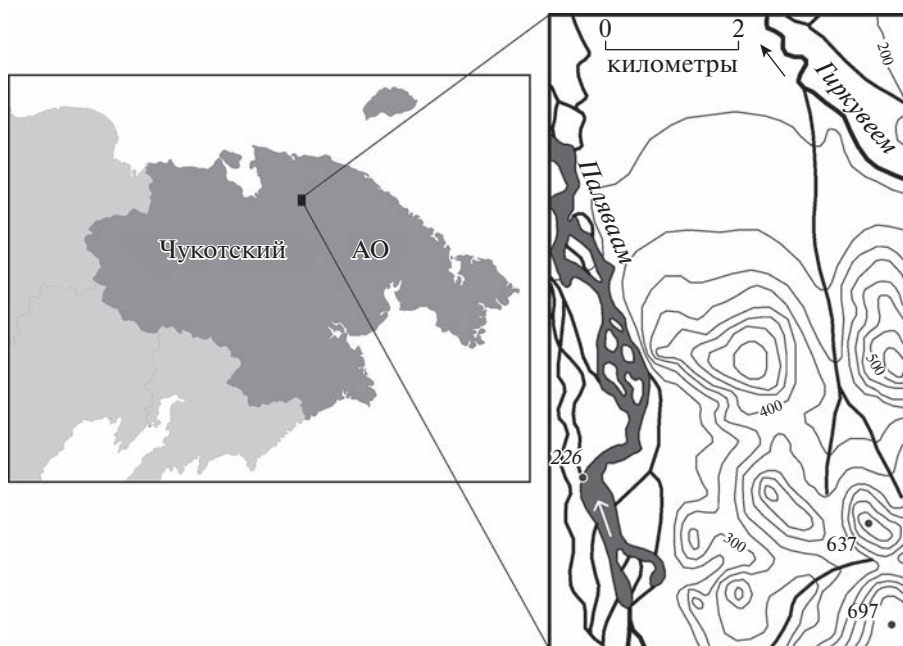


Рис. 1. Местонахождение изученного района. На схеме исследованного участка (правый рисунок): серая заливка — основное русло р. Паляваам, жирные линии — границы русла, водотоки и протоки; тонкие линии — горизонталы; цифры — отметки высот и абсолютная высота горизонталей.

Fig. 1. Location of the studied area. On the diagram of the investigated area (right drawing): gray filling — the main channel of the Palyavaam River, bold lines — the boundaries of the channel, watercourses and channels; thin lines — horizontal contours; numbers — elevation marks and the altitude of the contours.

ющая ширину 20–25 м,² 3) крутые осыпные поверхности средней части склона, 4) террасы нижней части денудационного склона, иногда перекрытые рыхлым коллюво-делювием мощностью 10–15 см с примесью мелкозема, 5) контактная зона между собственно склоном (денудационным) и шлейфом (аккумулятивным склоном), 6) верхняя и средняя части шлейфа с полосами и пятнами грунта, 7) нижняя часть шлейфа — зона затухания склоновых процессов. Часто перечисленные геоморфологические элементы выражены не по всему периметру поднятия, а только в одном его секторе, обычно ориентированном на восток или северо-восток. Сверху вниз по склону меняется гранулометрический состав рыхлых отложений: на плоских вершинах и верхних террасах это — щебень (с отдельными обломками до 7 см в поперечнике) с дресвой, то же — на осыпных склонах; в нижних частях склона преобладает мелкий щебень вперемежку с супесью. Шлейфы сложены, преимущественно, суглинистым материалом с постепенной сменой легких суглинков средними при приближении к водотоку.

² Террасы склонов, описанные в данной работе, имеют, по-видимому, разное происхождение, но в целом они определяются мерзлотно-гидрологическими и гляциально-нивальными условиями, характерными для криолитозоны (Sukhodrovskii, 1979; Chaiko, 1988; Washburn, 1988).

На всех горизонтальных и полого наклонных поверхностях прослеживаются признаки сортировки материала: как правило, это — полигоны, имеющие округлую или слегка вытянутую форму в зависимости от интенсивности склоновых процессов. На шлейфе такие полигоны имеют форму ступеней, образующих своеобразные каскады при уклоне 4–6°; при выполаживании поверхности шлейфа до 2–3° начинают преобладать пятна, утопленные в дернину. Пойма р. Паляваам сложена, в основном, галькой разных фракций, иногда — с примесью песка. Последний часто образует небольшие шлейфы (от оснований кустов), вытянутые вниз по течению. Для поймы характерны многочисленные протоки, “блуждающие” русла, старичные озера.

В районе с ярко выраженной складчатостью террасы на склонах, а также речные террасы отсутствуют, хорошо выражены островершинные гребни; склоны — крутые (40–45°), перекрыты чехлом подвижного коллювия. Нижние части долин — узкие, не разработанные, подступающие со всех сторон склоны образуют водосборные воронки, у которых днище сложено свежим аллювием.

Все осыпные склоны, как правило, сухие, что объясняется фильтрацией влаги в рыхлые щебнисто-дресвяные чехлы. Вода активно выклинивается на поверхность в зоне перехода осыпного склона в аккумулятивный. В случае контакта ме-

ловых и триасовых пород на поверхность выходят сильно минерализованные воды, особенно это характерно для низкогорных амфитеатров, обращенных к долине р. Паляваам. На шлейфе, ниже контактной зоны, всегда хорошо различимы полосы стока, часто с чередованием полос кислого и богатого стока. Минерализованных вод нет на поверхности там, где песчаники и сланцы перекрыты мощным чехлом коллювио-делювия вулканитов; в этом случае полосы богатого стока не получают развития, либо они очень спорадичны и быстро исчезают на шлейфе. В средней и нижней частях шлейфов сток направлен по узким ложбинам (шириной 15–25 см) — деллям.

Существенное значение как экологический фактор в рассматриваемом районе имеет снег. Снегонакопление происходит на всех склонах, особенно в их нижних частях, находящихся в зимнее время в зоне ветровой тени. Преобладающие ветры в течение зимы — юго-западные и западные (реже — южные), поэтому выпавший снег переносится на склоны восточной и северо-восточной экспозиций, где формируются снежники на серии нагорных террас; таяние наиболее крупных снежников задерживается до конца июня.

Таким образом, основными геоморфологическими факторами, определяющими экологические особенности западной части Чукотского нагорья (напрямую или через перераспределение гидрометеорологических факторов), являются: абсолютная высота (через температурные характеристики), экспозиция склона (через интенсивность весеннего снеготаяния и летней инсоляции, а также — особенности снегонакопления как результата метелевого переноса), крутизна склона (через интенсивность склоновых процессов). Кроме того, существенное значение имеет относительный диапазон высоты склона, не прерываемого нагорными террасами (“разбег” склона, определяющий интенсивность коллювиальных процессов), а также степень эрозионного расчленения шлейфа (наличие ложбин стока, деллей, влияющих на режим увлажнения).

Температура самого теплого месяца (июль) на высоте 230 м над ур. м. (базовый лагерь экспедиций) — $+10^{\circ}$,³ количество осадков — 240 мм (Belikovitch et al., 2006), в течение лета обычны дожди, часто — морозящие, приводящие к резким подъемам (2–3 раза за летний сезон) воды в р. Паляваам, в результате которых заливаются большая часть пойменной террасы.

Растительность данного района изучалась сотрудниками двух полевых экспедиционных отрядов Полярной экспедиции БИН РАН в 1980 и

1989 гг. По результатам этих работ была выявлена флора сосудистых растений (Razzhivin et al., 2013), лишайников (Makarova, 1986), изучены кустарниковые сообщества (Sekretareva, 2003), прослежено изменение растительности на геоботаническом профиле (Yurtzev, Kuchero, 1993). Сборы мхов, проведенные О.М. Афоной в районе исследований, вошли в “Конспект флоры мхов Чукотки” (Afonina, 2004). Было установлено (Yurtzev, Kuchero, 1993), что для растительности изученного района на низких высотных уровнях (до высоты 250–270 м над ур. м.) — на выходах вулканитов и в пойме р. Паляваам — свойственна подзональная ситуация южной гипоарктической (кустарниковой) тундры. На всех высотных уровнях выше указанной отметки растительность южнотундрового типа сменяется растительностью средней гипоарктической (типичной) тундры, что прослеживается выше по течению р. Паляваам, а также в северной части обследованного участка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор мхов произведен в ходе геоботанического обследования территории в летний полевой сезон 1989 г., а также в 1980 г. Геоботанические описания выполняли на пробных площадях размером 4×4 м, которые закладывали в высотном диапазоне от 230 м (урез р. Паляваам) до 670 м над ур. м. (вершина складки, примыкающей к месту базирования). Выбор участков для описания производился из расчета охвата всех или максимального количества местообитаний горных территорий: склонов всех гипсометрических уровней, экспозиций и углов уклона, плоских вершин и седловин, а также — пойм рек.⁴ Для анализа распределения мхов было отобрано 322 геоботанических описания, в которых встречаются мхи.⁵ Для всех сосудистых растений и мхов указывали проективное покрытие (в %), которое оценивали визуально. Определение мхов выполнено О.М. Афоной.

Все полученные в данной работе зависимости основаны на видовом составе и проективном покрытии мхов, которые являются неотъемлемой частью тундровых сообществ, и отмечены на пробных площадях геоботанических описаний.

Ключевые понятия данной серии работ — местообитание и бриоценотип. Местообитание — это среда жизни фитоценоза, которая включает

⁴ Большая часть пробных площадей — 289 (90%) заложена на высотах до 400 м, остальные 33 (10%) — выше 400 м. Более подробно частота заложения пробных площадей в высотных диапазонах, равных 50 м, приведена во второй работе данной серии.

⁵ Из этого числа выполнено: С.С. Холодом — 227, Н.А. Секретаревой — 46, В.Д. Давыдовым — 38, Т.Г. Полозовой (в 1980 г.) — 8, Б.А. Юрцевым — 3 описания.

³ С учетом уменьшения температуры с высотой на 0.6° на каждые 100 м (Alisov, Poltarau, 1974), температура на высоте 697 м (максимальная высотная отметка ключевого участка) должна составить $+7^{\circ}$.

факторы среды (энтопий), режимы среды (эко-топ), комплекс биотических и фитоценогенных факторов (Mirkin et al., 1989; Kholod, Konoreva, 2022). Площадь одного местообитания может довольно сильно варьировать — от 5–6 до 250–300 м в поперечнике. Одним местообитанием может быть, например, плоская вершина горного поднятия, верхняя часть склона с выходами кристаллического фундамента, эта же часть склона с ложбиной стока, нагорная терраса в средней ее части с пластовым стоком, эта же терраса в тыловой части с долго лежащим снегом и т. д. Сходные по положению в рельефе участки могут различаться по гранулометрическому составу грунтов, степени и режиму увлажнения, особенностям снегонакопления. Такие участки отнесены нами к разным типам местообитаний.

Выделение и типология местообитаний проводились в следующем порядке: сначала все местообитания подразделялись на группы по признаку их принадлежности к крупным геоморфологическим категориям, например, вершины гор и гряд, денудационные склоны, террасы склонов, шлейфы (аккумулятивные склоны), водоразделы и предгорные равнины. Затем, в пределах каждой из этих групп выделялись подгруппы: сначала — по признаку гранулометрического состава, а после этого — по гидрологическим факторам, к которым мы отнесли увлажнение надмерзлотного горизонта, степень проточности, особенности снегонакопления. В дальнейшем некоторые из полученных подгрупп были объединены в более крупные; так, например, пойменные террасы вошли в одну группу с шлейфами с проточным увлажнением, нагорные террасы низкого гипсометрического уровня — с шлейфами, сложенными щебнисто-мелкоземистым материалом и др. Существенным аргументом в пользу такого объединения явилось сходство местообитаний по видовому составу и доминированию сосудистых растений. Так, пойменные террасы и влажные шлейфы склонов имеют близкий набор видов-доминантов: *Carex aquatilis* subsp. *stans*,⁶ *Eriophorum angustifolium*, *Comarum palustre* (один тип местообитаний), также близки по видовому составу щебнисто-суглинистые склоны и нагорные террасы: в обоих случаях формируются тундры с *Dryas punctata*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum* (также — один тип местообитаний).

В пределах одного местообитания в ряде случаев нами различаются микроместообитания (Bardunov, 1974).⁷ Так, например, в пределах ме-

стообитаний с господством кочкарника *Carex lugens* или *Eriophorum vaginatum* можно выделить, по меньшей мере, 3 таких микроместообитания: верхушка кочки, боковина, межкочье. Каждая из этих позиций в нанорельефе характеризуется своими особенностями режима увлажнения, снегонакопления и пр.

Все местообитания варьируют по ряду геоморфологических факторов — высоте над уровнем моря, экспозиции по странам света, крутизне склона. Эти факторы выбраны в данной работе в качестве независимых переменных, по отношению к которым рассматривается варьирование видового состава и проективного покрытия мхов.

Для рассмотрения дифференциации мхов в ландшафте нами, по аналогии с термином “лихеноценотип” (Kholod, Zhurbenko, 2005; Kholod, Konoreva, 2022), введено понятие “бриоцено-тип”, под которым мы понимаем всю совокупность видов мхов одного типа местообитания. Так, например, это могут быть все виды, отмеченные на верхних, щебнисто-суглинистых частях склонов и нагорных террасах, на сухих мелкоземисто-щебнистых склонах и террасах в нижнем поясе гор. Каждый бриоценотип, помимо видового состава, характеризуется суммарным проективным покрытием мхов в пределах каждой пробной площади, а также средним значением этого показателя. Все бриоценоотипы имеют в данной работе такой же порядковый номер, как и тип местообитания. В тексте и на диаграммах для обозначения бриоценоотипа принята аббревиатура — по первым буквам вида-доминанта данного типа.

В настоящем исследовании мы использовали определение активности видов и градации ее шкалы, предложенные Б.А. Юрцевым (Yurtsev, 1968) и модифицированные в работах С.С. Холода, М.П. Журбенко и Л.А. Конорева (Kholod, Zhurbenko, 2005; Kholod, Konoreva, 2022). При расчете градаций активности видов принимались во внимание 3 параметра: доля освоенных видом типов местообитаний (от общего числа типов) — широта экологической амплитуды, постоянство вида в одном типе местообитаний, проективное покрытие вида.⁸ Группы категорий активности, выделенные на основе одного из этих параметров — широты экологической амплитуды, подразделялись на подгруппы, где принимались во внимание максимальные величины постоянства и проективного покрытия. Величина постоянства для каждого бриоценоотипа рассчитывалась на основе 5-балльной шкалы, для которой приняты следующие градации (проценты — доля пробных площадей, в которых данный вид присутствует, к общему числу пробных площадей в бриоценооти-

⁶ Латинские названия сосудистых растений приведены по: Sekretareva, 2004, мхов — по: Ignatov et al., 2006, с учетом последних монографических обработок отдельных систематических групп (Fedosov et al., 2021; Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022).

⁷ Близкий термин — микрообитание (Alpert, Oechel, 1982; Miller, 2009).

⁸ В данной работе эти три параметра не сведены к одному показателю; в соответствующей таблице (табл. 2) каждый из них представлен самостоятельно.

пе): I — 1–20%, II — 21–40%, III — 41–60%, IV — 61–80%, V — 81–100%. Такие же процентные соотношения приняты и для расчета широты экологической амплитуды вида, где принимались во внимание число местообитаний, где вид встречается, и общее число местообитаний. Проективное покрытие вида выражали в баллах на основе следующей шкалы: “+” — <1%, 1 — 1–5%, 2a — 6–12%, 2b — 13–25%, 3 — 26–50%, 4 — 51–75%, 5 — 76–100%. Неравномерность шкал проективного покрытия — дробная шкала для значений проективного покрытия до 25% — объясняется большим числом видов с покрытием, не превышающим эту величину. Показатель широты экологической амплитуды включает 5 градаций (классов), в соответствии с количеством освоенных типов местообитаний: V (особо активные виды) — встречаются в 11–12 типах местообитаний; IV (высокоактивные виды) — в 8–10; III (среднеактивные виды) — в 5–7; II (малоактивные виды) — в 3–4; I (неактивные виды) — в 1–2 типах.

Определение высоты над уровнем моря производили на основе черно-белых аэрофотоснимков (первичная “привязка” на местности) и топокарты масштаба 1 : 50000 с точностью ± 5 м, крутизну склона определяли с помощью геологического компаса. Последовательность экспозиций склона, принятая в работе — С-СВ-СЗ-В-З-ЮВ-Ю-ЮЗ (значения на шкале — 1–2–3–4–5–6–7–8 соответственно) — отражает увеличение теплообеспеченности склоновых местообитаний.⁹ Зависимость между экспозицией склонов и проективным покрытием мхов прослежена только для пробных площадей, поверхность которых имеет уклон не менее 2°. Построение экологической шкалы для фактора почвенного увлажнения произведено на основе методики Л.Г. Раменского (Sobolev, Utekhin, 1973; Sobolev, 1978). В качестве элективного среднего использовался дециль ранжированного ряда (Ipatov et al., 1974), на основе которого рассчитывался соответствующий стандарт шкалы. Место стандарта на шкале определялось на основе метода “определение места в экологическом ряду” Л.Г. Раменского (Ramenskii, 1971). При построении шкалы для каждого вида была получена эмпирическая линия регрессии, которая была подвергнута выравниванию методом скользящей средней по 3 точкам. Экоклин (диаграмму распределения видов на экологической шкале) строили только для видов, имеющих достоверное значение связи с фактором почвенного увлажнения, по возрастанию (слева направо — от более сухих условий к более влажным) величины оптимума вида на шкале. Экологические группы видов устанавливались как собрание видов с модой в одном классе градиента (Mirkin,

Naumova, 2012). Мода определялась как средневзвешенная напряженность фактора. Для обозначения принадлежности видов к той или иной экологической группе использовалось окончание “топы” (Ipatov, Kirikova, 1997). Для каждой экологической группы рассчитывали среднее расстояние между оптимумами экологической амплитуды составляющих ее видов. Далее проводили ординацию, в процессе которой устанавливали положение каждого бриоцено типа в экологическом пространстве факторов, в наибольшей степени влияющих на проективное покрытие мхов: почвенного увлажнения, высоты над уровнем моря, угла уклона и экспозиции склона.

Для анализа взаимосвязи между числом видов мхов и их проективным покрытием — с одной стороны, и параметрами среды и проективным покрытием сосудистых растений — с другой, использовали регрессии разного вида (линейную, степенную, полиномиальную, логарифмическую и экспоненциальную). При построении и анализе экологической шкалы использовали ряд статистических показателей:

- средневзвешенная напряженность фактора (оптимум экологической амплитуды вида):

$$X_i = \sum_{i=1}^n m_i x_i / \sum_{i=1}^n m_i,$$

где m_i — проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, x_i — порядковый номер стандарта шкалы, n — число стандартов шкалы;

- сила влияния фактора (теснота связи):

$$\eta_x^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y^2,$$

где η_x^2 — сила влияния фактора, σ_x^2 — дисперсия, обусловленная влиянием данного фактора (рассчитывалась до процедуры выравнивания эмпирической линии регрессии и после нее), σ_y^2 — общая дисперсия исходного комплекса;

- достоверность силы влияния фактора:

$$F_{\text{выч.}} > F_{\text{таб.}}$$

где показатель $F_{\text{выч.}}$ рассчитывался до и после процедуры выравнивания. Те виды, которые после выравнивания показали недостоверную связь с фактором среды ($F_{\text{выч.}} < F_{\text{таб.}}$), исключались из дальнейшей обработки (в соответствующей таблице не приведены);

- эвритопность вида, H_i (показатель экологической амплитуды вида):

$$H_i = \frac{-\sum_{i=1}^n \frac{m_i}{M} \log_2 \frac{m_i}{M}}{\log_2 n} \quad (\text{Vasilevich, 1972}),$$

где m_i — проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, M — сумма проективных покрытий вида по всей шкале, n — число стандартов шкалы.

⁹ Подобная последовательность экспозиций склона использована в работе: Kholod, Konoieva, 2022, близкая этой последовательность приводится в работе: Whittaker, 1980.

Таблица 1. Параметры местообитаний и растительности
Table 1. Habitat and vegetation parameters

Тип местообитания Type of habitat	Доминанты (субдоминанты) растительного покрова Dominants (subdominants) of vegetation cover (vascular plants)	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Преобладаю- щие экспози- ции, доля в процентах* Exposure, percentage	Крутизна склона, град Slope steepness, degrees	Степень увлажнения Degree of moisture	Проек- тивное покрытие мохов, % Cover of mosses, %	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Площадь незадерно- ванного грунта, % Ground area without vegetation, %
1 Горные склоны с движущейся осыпью, террасы на склонах, щебнисто-каменистые/Moun- tain slopes with moving scree, ter- races on slopes, gravelly-rocky	<i>Saxifraga firma</i> (Sf), <i>Salix phlebophylla</i> , <i>Luzula con- fusa</i> ; <i>Rhytidium rugosum</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	400–580 471.0 ± 11.0	C3 (NW) – 37 Ю (S) – 16 3 (W) – 11	0–50 17.2 ± 4.0	Сухие Dry	3–70 19.0 ± 4.7	4–70 35.0 ± 5.2	1–95 43.0 ± 7.8
2 Хорошо прогреваемые, сухие склоны, относительно закреплен- ные, в нижнем поясе гор, щебни- сто-суглинистые/Well-warmed dry slopes, relatively fixed, in lower mountain belt, gravelly-loamy	<i>Carex obtusata</i> (Co), <i>Poa glauca</i> , <i>Festuca auriculata</i> , <i>Pulsatilla multifida</i> ; <i>Rhyt- idium rugosum</i> , <i>Abietinella abietina</i> , <i>Syntrichia ruralis</i>	230–390 287.0 ± 13.0	Ю3 (SW) – 39 Ю (S) – 28 3 (W) – 11	0–55 20.6 ± 3.9	Сухие Dry	1–60 18.0 ± 3.8	15–75 46.0 ± 5.1	1–85 43.0 ± 6.8
3 Сухие склоны и террасы в ниж- нем поясе гор, мелкоземисто- щебнистые/Dry slopes and ter- races in lower mountain belt, grav- elly-fine-grained	<i>Carex rupestris</i> (Cr), <i>Arte- misia furcata</i> , <i>Silene steno- phylla</i> ; <i>Rhytidium rugosum</i> , <i>Dicranum acutifolium</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i>	250–390 329.0 ± 11.0	Ю (S) – 24 CB (NE) – 18 B (E) – 18	0–45 20.4 ± 2.7	Сухие Dry	6–70 31.0 ± 6.0	10–85 46.0 ± 6.2	1–80 29.0 ± 7.6
4 Плоские вершины невысоких гряд, краевые части нагорных террас, мелкощебнистые с при- месью песка/Flat tops of low ridges, marginal parts of upland terraces, fine-grained with an admixture of sand	<i>Empetrum subholarcticum</i> (Es), <i>Arctous alpina</i> ; <i>Aula- comnium turgidum</i> , <i>Hylo- comium splendens</i> , <i>Rhytidium rugosum</i>	230–410 283.0 ± 9.7	Ю (S) – 27 C3 (NW) – 18 B (E) – 14 Ю3 (SW) – 14	0–45 15.6 ± 2.8	Слабоувлажнен- ные – сухие Poorly moist – dry	9–85 34.0 ± 5.1	15–90 70.0 ± 4.1	1–50 9.5 ± 2.6
5 Склоны или нагорные террасы, слабоувлажненные, щебнисто- суглинистые/Slopes or upland terraces, slightly moistened, grav- elly-loamy	<i>Dryas punctata</i> (Dp), <i>Hedysarum hedsyaroides</i> subsp. <i>tschuktschorum</i> ; <i>Rhytidium rugosum</i> , <i>Aula- comnium turgidum</i> , <i>Hylo- comium splendens</i>	230–390 311.0 ± 8.0	Ю (S) – 29 3 (W) – 17 ЮВ (SE) – 11	0–45 18.5 ± 2.7	Сухие – слабо- увлажненные Dry – poorly moist	5–80 36.0 ± 4.1	30–90 67.0 ± 3.0	1–60 18.0 ± 3.3

Таблица 1. Продолжение

	Тип местообитания Type of habitat	Доминанты (субдоминанты) растительного покрова Dominants (subdominants) of vegetation cover (vascular plants)	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Преобладаю- щие экспози- ции, доля в процентах* Exposure, percentage	Крутизна склона, град Slope steepness, degrees	Степень увлажнения Degree of moisture	Проек- тивное покрытие мохов, % Cover of mosses, %	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Площадь незадерно- ванного грунта, % Ground area without vegetation, %
6	Низкие горные и надпойменные террасы, нижние, выположен- ные части склонов, покатые водоразделы, дренируемые, щебнисто-мелкоземистые/ Low mountain and above-flood- plain terraces, lower, exposed parts of slopes, sloping watersheds, drained, gravelly-fine-grained	<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>decumbens</i> (Ld), <i>Vac-</i> <i>cinium vitis-idaea</i> subsp. <i>minus</i> ; <i>Aulacomnium tur-</i> <i>gidum</i> , <i>Hylocomium splen-</i> <i>dens</i> , <i>Rhytidium rugosum</i>	230–370 281.0 ± 7.4	С (N) – 27 Ю (S) – 16 ЮЗ (SW) – 14	0–45 9.6 ± 2.0	Среднеувлажнен- ные, с переме- ным режимом увлажнения Medium-moist, with variable moistening mode	8–85 43.0 ± 3.5	35–95 70.0 ± 2.7	1–35 4.7 ± 1.4
7	Покатые ложбины склонов, тер- расы, иногда со слабым пласто- вым стоком, щебнисто- суглинистые/Sloping hollows of slopes, terraces, sometimes with weak reservoir runoff, gravelly- fine-grained	<i>Carex lugens</i> (Cl), <i>Lagois</i> <i>glauca</i> subsp. <i>minor</i> , <i>Carex</i> <i>fuliginosa</i> subsp. <i>misandra</i> ; <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>A.</i> <i>palustre</i>	230–400 292.0 ± 6.2	С (N) – 31 В (E) – 15 З (W) – 15	0–25 4.4 ± 0.6	Среднеувлажнен- ные – влажные Medium-moist – moist	10–95 53.0 ± 3.0	35–90 72.0 ± 2.5	1–35 5.5 ± 1.0
8	Террасы склонов, шлейфы, водоразделы, щебнисто-сугли- нистые, с застойным увлажне- нием/Slope terraces, plumes, watersheds, gravelly-loamy with stagnant moisture	<i>Eriophorum vaginatum</i> (Ev), <i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Aula-</i> <i>comnium turgidum</i> , <i>Hylo-</i> <i>comium splendens</i> , <i>Sphagnum warnstorffii</i>	230–390 272.0 ± 12.0	С (N) – 57	0–4 2.1 ± 0.3	Влажные Moist	17–75 47.0 ± 4.7	55–90 76.0 ± 3.6	1–20 5.7 ± 1.8
9	Террасы, в т. ч. пойменные, ложбины стока на шлейфах и предгорных равнинах, суглини- стые/Terraces, including flood- plain ones, runoff hollows on plumes and foothill plains, loamy	<i>Carex aquatilis</i> subsp. <i>stans</i> (Cs), <i>Eriophorum angusti-</i> <i>folium</i> s. str., <i>Comarum</i> <i>palustre</i> , <i>Hylocomium</i> <i>splendens</i> , <i>Aulacomnium</i> <i>palustre</i> , <i>Sphagnum warn-</i> <i>storffii</i>	230–670 305.0 ± 24.0	С (N) – 22 Ю (S) – 17 СЗ (NW) – 17	0–5 2.2 ± 0.3	Мокрые, часто – со слоем воды Wet, often with a layer of water	10–88 64.0 ± 5.6	30–95 61.0 ± 3.8	1–35 6.4 ± 2.6

Таблица 1. Окончание

Тип местообитания Type of habitat	Доминанты (субдоминанты) растительного покрова Dominants (subdominants) of vegetation cover (vascular plants)	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Преобладаю- щие экспози- ции, доля в процентах* Exposure, percentage	Крутизна склона, град Slope steepness, degrees	Степень увлажнения Degree of moisture	Проек- тивное покрытие мохов, % Cover of mosses, %	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Площадь незадерно- ванного грунта, % Ground area without vegetation, %
10 Верхние части склонов в ниж- нем поясе гор, перегибы террас с относительно долго лежащим снегом/Upper parts of slopes in lower belt of mountains, bends of terraces with relatively long-lying snow	<i>Cassiope tetragona</i> (Ct), <i>Salix ischuktschorum</i> , <i>Dia- pensia obovata</i> , <i>Acono- gonon tripterocarpum</i> ; <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i> , <i>Rhytidium rugosum</i>	235–620 361.0 ± 9.4	C3 (NW) – 27 C (N) – 22 CB (NE) – 10	0–55 3.6 ± 0.3	Слабоувлажнен- ные Poorly moist	5–90 43.0 ± 2.9	10–90 60.0 ± 2.8	1–70 13.0 ± 2.2
11 Тыловые части террас, нижние части склонов с долго лежащим снегом/Sloping parts of terraces, lower parts of slopes with long- lying snow	<i>Salix polaris</i> (Sp), <i>Carex podocarpa</i> , <i>Artemisia arc- tica</i> subsp. <i>ehrendorferi</i> , <i>Oxyria digyna</i> ; <i>Santonia uncinata</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	230–360 293.0 ± 16.0	C (N) – 44 Ю (S) – 22 C3 (NW) – 22	3–55 2.9 ± 0.9	Среднеувлажнен- ные Medium-moist	10–90 46.0 ± 8.9	15–85 54.0 ± 7.4	1–70 13.0 ± 8.2
12 Покатые склоны, шлейфы с проточным увлажнением, пой- менные террасы с долго лежа- щим снегом/Sloping slopes, plumes with flowing moisture, floodplain terraces with long-lying snow	<i>Salix lanata</i> subsp. <i>rich- ardsonii</i> (Sl), <i>S. reticulata</i> , <i>Equisetum arvense</i> subsp. <i>boreale</i> , <i>Arctous erythro- carpa</i> ; <i>Tomentypnum nitens</i> , <i>Hylocomium splen- dens</i> , <i>Aulacomnium palus- tre</i>	230–360 275.0 ± 7.7	3 (W) – 40 C (N) – 12 Ю (S) – 12 Ю3 (SW) – 12	0–40 4.8 ± 0.5	Влажные Moist	12–95 62.0 ± 4.6	30–85 59.0 ± 3.5	1–55 8.6 ± 2.6

Примечание. Приведены минимальное и максимальное значения, среднее и его ошибка; указаны экспозиции, суммарная доля которых (от суммы всех экспозиций) превышает 50%; объем выборки для каждого типа местообитания приведен в табл. 2, в скобках при перечислении доминант приведена аббревиатура типа, используемая на осях диаграмм. Жирным шрифтом выделены основные названия брйотенофитов.

Note. Minimum and maximum values, average and its error are given; expositions the total share of which (from the sum of all expositions) exceeds 50% are indicated; the sample size for each habitat type is shown in table 2; when listing the dominants, the type abbreviation used on the chart axes is given in parentheses. The conditional names of bryoceno-types are highlighted in bold.

Таблица 2. Видовой состав мхов (бриоценотип) и показатели их активности в разных типах местообитаний: постоянство, класс / проективное покрытие, баллы / ширина экологической амплитуды, класс
Table 2. Species composition of mosses (bryocenoenotype) and indicators of their activity in different habitat types: constancy, class / cover, scores / range of the ecological amplitude, class

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	V
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	V
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.	II ^{1,2b}	I ^{1,2b}	III ^{1-2b}	III ¹⁻³	III ^{+-2b}	V ¹⁻³	IV ^{+-2b}	V ^{1-2b}	II ^{+-2a}	III ^{+-2b}	II ^{1,2a}	II ^{1-2b}	V
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	II ^{1-2b}	II ^{+-2b}	III ^{1-2b}	III ^{2a-3}	III ¹⁻³	IV ¹⁻³	IV ^{1-2b}	III ^{2a,2b}	III ^{1-2b}	IV ⁺⁻⁴	II ^{2a,2b}	IV ¹⁻⁴	V
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	I ^{+,2a}	I ^{+-2a}	II ^{+-2a}	I ^{1-2b}	I ^{1-2b}	I ^{2a,2b}	II ¹⁻⁴	I ¹	II ⁺⁻⁴	II ⁺⁻³	II ^{2a,3}	IV ¹⁻⁵	V
<i>Dicranum elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	I ¹	I ¹	III ^{+-2b}	II ^{1-2b}	II ^{1-2b}	II ^{2a-3}	II ¹⁻³	II ^{2a,2b}	I ^{+,1}	I ^{1-2b}		I ²	V
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	I ⁺	I ⁺	I ^{+,1}	I ^{+,1}	I ^{+-2a}	I ^{+,1}	I ^{+,1}	II ^{+,1}	II ^{+,1}	I ^{+,1}		I ^{+-2b}	V
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	II ^{+-2b}	IV ^{1,2a}	IV ^{1-2b}	III ¹⁻³	V ¹⁻³	I ^{1-2b}	I ^{1,2b}			III ^{1-2b}	I ¹	I ^{1,2b}	IV
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	I ⁴	I ^{1,2a}	I ^{2b}	I ^{1-2b}	I ^{+,1}	I ^{2b}	I ^{2a}			I ^{+,1}	IV ^{2b,3}	II ¹⁻³	IV
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.		I ^{+,1}	II ¹	I ¹	I ^{+-2a}	I ^{+-2b}	III ^{+-2b}	II ^{2b}	III ^{+-2b}	I ^{1-2b}		III ⁺⁻³	IV
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. et Arnell) C.E.J. Jensen ex I.J. Weim.	I ¹	I ¹	III ^{+-2b}	I ¹	II ^{+-2b}	I ^{1-2b}	I ¹			I ^{1,2a}	I ¹	I ¹	IV
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	III ^{+-2a}	I ¹	III ^{+-2b}	II ^{1,2b}	II ^{1-2b}	I ^{1,2a}	I ^{1-2b}	I ¹		III ¹⁻³	I ¹		IV
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow				I ¹	I ¹	I ^{1-2b}	III ¹⁻³	III ⁺⁻³	III ⁺⁻³	I ^{1,2a}	I ^{2b}	I ^{1,2a}	IV
<i>Flexitrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Ignatov et Fedosov	I ^{1,2a}	I ^{+,1}	I ¹		I ^{+-2a}			I ⁺		I ^{+,2a}	I ¹	I ¹	IV
<i>Niphotrichum canescens</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra	I ^{2a}	I ¹⁻³	I ¹	I ¹	I ^{+,1}	I ¹	I ^{2a}			I ^{1,2a}	I ¹	I ^{2a}	IV
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.		I ⁺		I ⁺	I ¹	I ¹	I ¹	I ¹	I ⁺	I ¹			IV
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	I ¹	I ¹	I ^{1,2a}	I ^{1,2a}	I ^{+-2a}	I ¹	I ¹			I ¹			IV
<i>P. strictum</i> Brid.				I ¹	I ^{1-2a}	I ^{1,2a}	I ¹	I ⁺	I ^{2a}	I ^{+-2a}	I ¹		IV
<i>Abietinella abietina</i> Müll. Hal.	I ^{+,1}	II ^{+-2a}	I ^{+,1}		I ^{+-2b}				I ^{2a}	I ^{+,1}		I ¹	III
<i>Bryum cryophilum</i> Mårtensson	I ^{2b}						I ⁺		II ^{+,1}	I ⁺		I ⁺	III
<i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.		I ¹			I ⁺	I ¹	I ¹		I ¹			II ^{+-2a}	III

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers			I ¹		I ⁺		I ^{+,1}	I ^{1,2a}	II ^{+-2b}				III
<i>Sphagnum lenense</i> H. Lindb. ex Pohle						I ¹	I ¹⁻⁵	I ^{2b}	II ^{2b,3}	I ^{1,2a}			III
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.					I ⁺		I ⁺	II ^{+,1}	II ^{+,1}			I ^{+,1}	III
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo		I ¹			I ⁺			I ^{+,1}	II ^{+,1}	I ¹		II ^{+,1}	III
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.		I ¹			I ⁺					I ¹	I ¹	I ^{2b}	III
<i>Cinclidium arcticum</i> (Bruch et Schimp.) Schimp.					I ¹		I ^{+,1}	I ¹	I ^{+,2b}	I ¹		I ¹	III
<i>Dicranum spadiceum</i> J. E. Zetterst.			I ^{2b}	I ¹	I ^{1,2b}	I ^{2b}	I ^{1,2a}			I ^{2a}	I ¹		III
<i>Meesia triquetra</i> (L. ex Lolycl.) Ångstr.			I ^{2b}				I ¹	I ¹	I ¹			I ¹	III
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.			I ⁺		I ^{+-2b}	I ¹				I ^{+,1}	I ¹	I ¹	III
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow			I ^{2a}	I ⁺		I ^{2b}	I ^{1,2b}			I ¹		I ^{1,2a}	III
<i>Brideliella wahlenbergii</i> Fedosov, M. Stech et Ignatov				I ⁺		I ¹	I ^{+,1}		I ¹	I ¹	I ¹		III
<i>Campyllum stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen							I ^{1,2a}		I ^{+-2a}	I ^{+,1}	I ¹	I ¹	III
<i>Flexitrichum gracile</i> (Mitt.) Ignatov et Fedosov	I ⁺	I ¹			I ¹		I ¹			I ¹		I ¹	III
<i>Orthothecium chryseon</i> (Schwägr.) Schimp.					I ¹		I ^{+,1}	I ⁺		I ⁺		I ^{+,1}	III
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.		I ¹			I ¹	I ¹				I ¹		I ¹	III
<i>P. schimperii</i> (Müll. Hal.) A. L. Andrews	I ¹	I ⁺			I ⁺		I ¹			I ⁺	I ⁺	I ^{+,1}	III
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.		I ¹	I ¹		I ¹					I ¹	I ¹		III
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.	I ^{2a}	I ^{2a}	I ^{2a}		I ⁺	I ^{+,1}	I ^{+,1}						III
<i>P. jensenii</i> I. Hagen				I ⁺			I ^{+,1}	I ¹	I ^{+,2a}	I ¹			III
<i>Stereodon holmenii</i> (Ando) Ignatov et Ignatova					I ¹	I ¹	I ¹	I ⁺		I ¹			III
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. et Brid.) Hedenäs				I ⁺	I ¹		I ^{+,1}		I ^{+,1}	I ⁺	I ⁺	I ¹	III
<i>Brachythecium cirrosium</i> (Schwägr.) Schimp.							I ^{+,1}	I ⁺	II ^{+,1}			I ⁺	II
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams						I ¹	I ^{1,2b}	II ^{1,2a}		I ¹			II

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>Encalypta raptocarpa</i> Schwägr.		II ⁺ , I ¹	I ⁺		I ^{1,2a}							I ¹	II
<i>Myurella julacea</i> (Schwägr.) Schimp.					I ⁺		I ⁺ , I ¹		II ⁺			I ⁺	II
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	I ⁺ , I ¹	II ⁺ –2a	I ⁺		I ¹								II
<i>Sarmentynnum sarmentosum</i> (Wahlenb.) Tuom. et T.J. Kop.							I ¹	I ⁺ , I ¹	II ¹ –2b				II
<i>Barrania pomiformis</i> Hedw.			I ^{2b}							I ¹		I ¹	II
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr					I ⁺	I ¹						I ^{1,2a}	II
<i>Dicranum groenlandicum</i> Brid.			I ^{2a}				I ¹			I ^{1,2b}			II
<i>D. fuscescens</i> Turn.				I ¹	I ⁺ –2a	I ⁺ , I ¹	I ^{2a,2b}						II
<i>D. majus</i> Sm.		I ⁺							I ⁺	I ^{1,2b}	I ^{2b}	I ¹	II
<i>Rhizomnium andrewsianum</i> (Steere) T.J. Kop							I ¹	I ¹		I ⁺ , I ¹		I ^{2a}	II
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson						I ^{2a}	I ^{1,3}		I ¹				II
<i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr.					I ¹		I ^{1,2a}		I ^{2b,3}		I ^{2b}		II
<i>Aquilonium plicatulum</i> (Lindb.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt				I ¹					I ⁺	I ¹	I ¹		II
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.		I ⁺			I ¹		I ⁺					I ¹	II
<i>Isopterygiella pulchella</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova		I ¹			I ¹					I ⁺		I ¹	II
<i>Orthothecium retroflexum</i> Ignatov et Ignatova					I ⁺		I ⁺			I ⁺		I ¹	II
<i>Timmia austriaca</i> Hedw.		I ¹			I ¹					I ¹		I ⁺	II
<i>Brideliella demetrii</i> (Renauld et Cardot) Fedosov, M. Stech et Ignatov								I ⁺	I ⁺	I ¹			II
<i>Buckia vaucheri</i> (Lesq.) D. Ríos, M.T. Gallego et J. Guerra	I ⁺	I ¹	I ⁺										II
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams						I ¹	I ⁺	I ⁺					II
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schmp.) Hedenäs			I ¹				I ¹					I ¹	II

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>Lewinskya iwatsukii</i> (Ignatov) F. Lara, Garilleti et Goffinet	I ⁺	I ¹			I ¹								II
<i>L. speciosa</i> (Nees) F. Lara, Garilleti et Goffinet	I ¹		I ⁺	I ¹									II
<i>Plagiothecium berggrenianum</i> Frisvoll							I ¹	I ⁺	I ⁺				II
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv		I ⁺			I ⁺		I ¹						II
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		I ¹					I ¹	I ⁺					II
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees							I ¹	I ⁺	I ¹				II
<i>Stereodon subimponens</i> (Lesq.) Broth.					I ^{+,1}					I ¹		I ¹	II
<i>Bucklandiella microcarpa</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra										I ^{1,2a}			I
<i>Calliargon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.							I ¹		I ^{1,3}				I
<i>Dicranum flexicaule</i> Brid.						I ¹				I ^{2b}			I
<i>Drepanocladus sendtneri</i> (Schimp. ex H. Mull.) Warnst.									I ^{2b,3}				I
<i>Sarmentypnum exannulatum</i> (Bruch, Schimp. et Gümmbel) Hedenäs							I ¹		I ^{1,2b}				I
<i>Sphagnum balicum</i> (Russow) C.E.O. Jensen							I ^{2a}		I ⁺				I
<i>S. fimbriatum</i> Wilson							I ¹		II ^{2a-3}				I
<i>S. squarrosum</i> Crome							I ^{2b,4}		I ^{2b,3}				I
<i>Andreaea rupestris</i> var. <i>sparsifolium</i> (J.E. Zetterst.) Sharp										I ¹	I ¹		I
<i>Aulacomnium acuminatum</i> (Lindb. et Arnell) Kindb.						I ¹						I ¹	I
<i>Brachytheciastrum trachypodium</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen	I ⁺												I
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C. Chen		I ^{+,1}										I ¹	I
<i>Calliargonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs		I ⁺											I

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>Campyllum bambergieri</i> (Schimp.) Hedenäs, Schle- sak et D. Quandt					I ¹		I ⁺						I
<i>Conostomum tetragonum</i> (With.) Lindb.										I ¹			I
<i>Cynodontium strumiferum</i> (Hedw.) Lindb.										I ¹			I
<i>Cyrtomnium hymenophylloides</i> (Huebener) T.J. Kor.										I ¹			I
<i>Dicranum leioneuron</i> Kindb.				I ⁺									I
<i>D. bonjeanii</i> De Not.							I ¹						I
<i>D. brevifolium</i> (Lindb.) Lindb.							I ⁺		I ⁺				I
<i>Entodon concinnus</i> (De Not.) Paris		I ^{+,1}											I
<i>Eurhynchastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen			I ^{+,1}										I
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.							I ^{+,1}						I
<i>Hymenoloma crispulum</i> (Hedw.) Ochyra										I ¹	I ¹		I
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	I ¹				I ¹								I
<i>Loeskeopnum badium</i> (C. Hartm.) H.K.G. Paul							I ¹		I ¹				I
<i>Niphotrichum panschii</i> (Müll. Hal.) Bedn.-Ochyra et Ochyra						I ¹							I
<i>Oncophorus integerrimus</i> Hedenäs								I ⁺					I
<i>O. virens</i> (Hedw.) Brid.			I ⁺		I ⁺								I
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.												I ¹	I
<i>Plagiobryum demissum</i> (Hook.) Lindb.		I ⁺											I
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.						I ⁺							I
<i>Roaldia revoluta</i> (Mitt.) P.E.A.S. Câmara et Carv.-Silva	I ⁺	I ^{+,1}											I
<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.									I ⁺				I

Таблица 2. Окончание

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.						I ¹				I ¹			I
<i>S. inexpectatum</i> Flatberg									I ⁺				I
<i>S. platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.							I ¹	I ¹					I
<i>S. russowii</i> Warnst.						I ¹		I ¹					I
<i>Schistidium tenerum</i> (J.E. Zetterst.) Nyholm		I ⁺											I
<i>S. papillosum</i> Culm.		I ⁺											I
<i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen							I ⁺						I
<i>Scorpidium cossoni</i> (Schimp.) Hedenäs												I ¹	I
<i>S. scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.							I ¹			I ¹			I
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.										I ¹			I
<i>Stegonia pilifera</i> (Brid.) H.A. Crum et L.E. Anderson		I ^{+,1}											I
<i>Stereodon pratensis</i> (W.D.J. Koch ex Spruce) Warnst.												I ⁺	I
<i>Symblepharis elongata</i> (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov							I ⁺						I
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.										I ¹		I ¹	I
<i>Tetraplodon mnioides</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.		I ⁺											I
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.					I ⁺								I
<i>Tortella arctica</i> (Arnell) Crundw. et Nyholm							I ^{+,1}						I
<i>T. fragilis</i> (Hook. et Wilson) Limpr.			I ¹									I ¹	I

Примечание. Римские цифры нежирные – классы постоянства, полужирные – широта экологической амплитуды: V – особо активные, IV – активные, III – средне-активные, II – малоактивные, I – неактивные. В пределах одного класса активности виды сгруппированы по подгруппам, в пределах одной подгруппы порядок пере-числения видов – по алфавиту.

Note. Roman numerals lightfaced – constancy classes, bold – the range of the ecological amplitude: V – especially active, IV – active, III – medium-active, II – low-active, I – inactive. Within the same activity class, the species are grouped into subgroups, within one subgroup, the order of species enumeration is alphabetical.

Отнесение видов к той или иной категории диапазона экологической амплитуды¹⁰ производилось посредством деления диапазонов параметра H_i (минимальное-максимальное значения) на 3 части. Соответственно этому, в экологических группах по фактору почвенного увлажнения было установлено 3 диапазона экологической амплитуды: узкий, средний, широкий.

При сравнении видового богатства разных геоморфологических позиций число видов предварительно приведено к числу пробных площадей с помощью линейной функции.

При реконструкции процесса освоения мхами горных склонов в разные климатические эпохи за основу взята регрессионная зависимость между проективными покрытиями мхов, сосудистых растений и площадью оголенных грунтов. В качестве тенденции, соответствующей такому историческому процессу, рассматривается изменение проективного покрытия этих двух групп растений в направлении (на диаграмме) справа налево: от максимальной площади, занятой открытыми (незадернованными) грунтами, к минимальной.

Для всех средних значений вычисляли стандартную ошибку. Все статистические величины получены на уровне значимости $\alpha = 0.05$. Построение диаграмм проведено в программе Excel. Образцы мхов хранятся в бриологическом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

РЕЗУЛЬТАТЫ ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЙ И БРИОЦЕНОТИПЫ

На основании вышеприведенных характеристик в исследованном районе выделено 12 типов местообитания и, соответственно, 12 бриоцено-типов.

Тип местообитания 1 (Sf) — горные склоны с движущейся осыпью, террасы на склонах, щебнисто-каменистые. Эти местообитания приурочены к наиболее высоким гипсометрическим уровням (диапазон абсолютных высот — 400–580 м над ур. м.). Для них характерны постоянные выходы скального основания, часто это крутые (до 50° при средней крутизне ок. 17°) склоны, преимущественно, северных румбов. На склонах преобладают коллювиальные процессы, в результате чего даже небольшие дерновинки мхов постоянно за-

сыпаются щебнем и мелкой плиткой. На небольших террасах иногда скапливается мелкозем, на котором можно встретить относительно крупные моховые ковры. Снег на этих участках маломощный, либо его вообще нет, в летнее время склоны подвержены постоянным ветрам, следствием чего является некоторое иссушение грунтов. Проективное покрытие сосудистых растений колеблется от 4 до 70% (среднее — 35%), площадь незадернованного грунта варьирует в диапазоне 0–93% (среднее — 43%) (табл. 1). Среди сосудистых растений с проективным покрытием 4–7% встречаются *Empetrum subholarcticum*, *Luzula confusa*, *Salix phlebophylla*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga firma*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* и др. В бриоцено-типе — 23 вида. Среднее значение постоянства (III) имеет *Racomitrium lanuginosum* (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 19%, минимальное значение — 3, максимальное — 70%. На отдельных участках проективное покрытие ряда видов (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*) составляет 20–25%.

Тип местообитания 2 (Co) — хорошо прогреваемые, сухие склоны, относительно закрепленные, в нижнем поясе гор, щебнисто-суглинистые. Эти местообитания расположены в высотном диапазоне 230–390 м, ориентированы они, преимущественно, на юг и юго-запад. Склоны крутизной до 55° (при средней величине — ок. 20°) с поверхности сложены мелкоземом с небольшой примесью мелкого щебня. Снег здесь сходит довольно рано, склоны увлажняются делювиальными потоками, стекающими с гипсометрически вышележащих уровней после дождей. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 15–75% (среднее значение — 46%) (табл. 1), максимальная величина площади незадернованного грунта — 85%. Среди сосудистых растений преобладают *Carex obtusata*, *Eremogone capillaris*, *Festuca auriculata*, *Phlojodicarpus villosus*, *Poa glauca*, *Pulsatilla multifida*, проективное покрытие каждого из которых достигает 5–8%. Число видов в бриоцено-типе — 42. С высоким постоянством (IV) в местообитании встречается *Rhytidium rugosum* (табл. 2). Несколько видов мхов имеют здесь большее постоянство (II), чем во всех остальных, это: *Abietinella abietina*, *Encalypta rhaptocarpa* и *Syntrichia ruralis*. Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 18% (диапазон — 1–60%). Постоянно высокое проективное покрытие (до 15%) — у *Rhytidium rugosum*, реже такие величины отмечены у *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Niphotrichum canescens*.

Тип местообитания 3 (Cr) — сухие склоны и террасы в нижнем поясе гор, мелкоземисто-щебнистые. Высотный диапазон, к которому приурочены эти местообитания — 250–390 м: в основном, это — склоны южной, северо-восточной и восточной экспозиций. Средняя крутизна склонов со-

¹⁰ Этот показатель близок к выше рассмотренному показателю широты экологической амплитуды. В данной работе эти два показателя различаются по способу их определения и категориям, для которых они используются: если понятие широты экологической амплитуды должно отразить долю типов местообитаний в пределах всего спектра этих типов, то категория диапазона экологической амплитуды в данной работе применяется только для анализа экологической шкалы.

ставляет 20°, максимальная достигает 45°, что способствует развитию коллювиальных процессов: мелкая плитка и щебень постоянно засыпают фрагменты мелкозема, которые образуются на небольших террасах и выступах склона. Снег небольшой мощности протавляет довольно быстро, поэтому летом грунты сухие. Проективное покрытие сосудистых растений изменяется от 10 до 85% (среднее — 46%), площадь незадернованного грунта варьирует в диапазоне 0–80% (среднее — 29%) (табл. 1). В составе сосудистых растений — *Artemisia furcata*, *Carex rupestris*, *Dryas punctata*, *Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum*, *Silene stenophylla* и др. Проективное покрытие дриады достигает 18%, рододендрона — 15%, в одном случае отмечено покрытие *Carex rupestris*, составляющее 25%. В рассматриваемом бриоценолите — 30 видов. Наибольшее постоянство (IV) в этом типе — у *Rhytidium rugosum*. Два вида — *Dicranum acutifolium* и *D. elongatum* — имеют постоянство, большее (III), чем в других группах (табл. 2). Среднее покрытие мхов — 31% (диапазон покрытия — 6–70%). Высоких (20–25%) значений проективного покрытия в отдельных случаях достигают *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum*, *Rhytidium rugosum*.

Тип местообитания 4 (Es) — плоские вершины невысоких гряд, краевые части нагорных террас, мелкощебнистые, с примесью песка. Эти местообитания приурочены к высотному диапазону 230–410 м, с преимущественной ориентацией склонов (со средней крутизной 16°, но достигающей 45°) террас на северо-запад, север, реже — юг. В составе мелкозема значительную долю составляет песок, на поверхности грунтов много тонкой пылеватой плитки. Снега на этих участках относительно мало, он значительно быстрее стает на щебнисто-песчаных участках, и медленнее — на ковриках *Empetrum subholarcticum*. Проективное покрытие сосудистых — 15–90% (среднее значение — 70%), площадь незадернованного грунта — 50% (табл. 1). В числе сосудистых растений преобладают *Arctous alpina*, *Dryas punctata*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, проективное покрытие каждого из которых в ряде случаев достигает 20–25%. В этом бриоценолите здесь имеют 3 вида: *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 34% (диапазон покрытий — 9–85%). С проективным покрытием до 25% часто встречаются *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, редко — *Racomitrium lanuginosum*.

Тип местообитания 5 (Dr) — склоны или нагорные террасы, слабоувлажненные, щебнисто-суглинистые. Высотный диапазон этих местообита-

ний — 230–390 м, преобладают склоны южных, реже — западных румбов, средняя крутизна составляет ок. 19°, максимальные величины — до 45°. Поверхность грунтов сложена суглинками с большим или меньшим участием щебня. Снег имеет среднюю высоту, сходит он довольно быстро, к концу лета возможно небольшое иссушение верхних почвенных горизонтов. Проективное покрытие сосудистых — 30–90% (среднее значение — 67%), площадь незадернованного грунта варьирует от 0 до 60% (табл. 1). Среди сосудистых растений доминирует *Dryas punctata*, проективное покрытие которой достигает 60–70%. Содоминируют (с покрытием 3–10%) *Anemone sibirica*, *Festuca auriculata*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*, *Poa malacantha*, *Salix reticulata* и др. Число видов в бриоценолите — 50. С высоким постоянством (V) отмечен *Rhytidium rugosum* (табл. 2). Среднее проективное покрытие мхов — 36% (диапазон — 5–80%), высокие величины покрытия имеют *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (до 35%), *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum* (15–20%).

Тип местообитания 6 (Ld) — низкие горные и надпойменные террасы, нижние, выположенные части склонов, покатые водоразделы, дренируемые, щебнисто-мелкоземистые. Эти местообитания встречаются в высотном диапазоне 230–370 м, они имеют преимущественный уклон на север, реже — на юг, средняя крутизна склонов — 10°, максимальная — 45°. С поверхности они сложены суглинком, с небольшой примесью щебня. Снег на этих участках — средней мощности, но таяние его может задерживаться до начала июля, в результате чего (а также вследствие небольшой крутизны склонов) в течение лета надмерзлотная толща хорошо увлажнена. Проективное покрытие сосудистых растений изменяется от 35 до 95% (среднее — 70%), площадь открытого грунта здесь самая низкая среди всех типов местообитаний (среднее значение — 5%) (табл. 1). В числе сосудистых растений доминируют *Betula nana* subsp. *exilis*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (до 35% каждый), содоминируют *Aconogon tripterocarpum*, *Cassiope tetragona*, *Salix pulchra* (по 15–20%). Число видов в бриоценолите — 35. Высокие (V и IV) величины постоянства в этом типе — у двух видов: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* соответственно (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов — 43% (диапазон значений — 8–85%). Постоянно высокие (20–25%) значения проективного покрытия имеют 2 вида: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*, изредка проективное покрытие, составляющее 15–20%, отмечено у *Dicranum elongatum*, *Rhytidium rugosum*, *Tomentypnum nitens*.

Тип местообитания 7 (C1) — покатые ложбины склонов, террасы, иногда со слабым пластовым стоком, щебнисто-суглинистые. Высотный диапазон этих местообитаний — 230–400 м, ориентированы они, преимущественно, на север (средняя крутизна склонов — 4°, максимальная — 25°). Преобладающая фракция грунта — легкие и средние суглинки. Снег средней высоты при относительно медленном его протаивании в первую половину лета способствует интенсивному промачиванию надмерзлотной толщи, а в ряде случаев — формированию на отдельных участках пластового стока. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 35–90% (среднее — 72%), максимальное значение площади незадернованного грунта — 6% (табл. 1). В составе сосудистых растений доминируют *Betula nana* subsp. *exilis*, *Carex lugens* (25–40% каждый), содоминируют *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Salix fuscescens*, *S. pulchra*, *S. saxatilis* (5–15%). В бриоценолите — максимальное число видов среди всех остальных групп — 65. С высоким постоянством — IV — отмечены 2 вида: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов — 53% (диапазон — 10–95%). Высокие (30–40%) значения проективного покрытия — у *Tomentypnum nitens*, несколько меньшие (25–30%) — у *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii*.

Тип местообитания 8 (Ev) — террасы склонов, шлейфы, водоразделы, щебнисто-суглинистые с застойным увлажнением. Эти местообитания встречаются в высотном диапазоне 230–390 м, ориентированы они, преимущественно, на север. Невысокие углы уклона поверхности (среднее значение — ок. 2°, при максимальном — 4°) способствуют застаиванию влаги в почвенной толще, сложенной, преимущественно, средними суглинками. Проективное покрытие сосудистых растений составляет 55–90% (среднее значение — 76%), площадь незадернованного грунта достигает 20% (табл. 1). В составе сосудистых растений доминирует *Carex lugens* (25–55%), содоминируют (с покрытием 12–15%) *Betula nana* subsp. *exilis*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Salix fuscescens*. Число видов в бриоценолите — 32. Наиболее высокое постоянство в этом типе — IV — имеет *Aulacomnium turgidum*. Один вид — *Dicranum laevidens* — имеет небольшую (II) по сравнению со всеми другими бриоценолитами величину постоянства (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 47% (диапазон — 17–75%). Высокое (20–25%) проективное покрытие — у двух видов: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*, несколько раз встречены с покрытием 25% *Aulacomnium palustre* и *Sphagnum warnstorffii*.

Тип местообитания 9 (Cs) — террасы, в т.ч. пойменные, ложбины стока на шлейфах и предгорных равнинах. Эти местообитания встречаются в высот-

ном диапазоне 230–670 м, преимущественная их ориентация — северная (средняя крутизна — ок. 2°, максимальная — 5°). В основном, они формируются на террасах, ниже мест залеживания снега, поэтому эти участки в течение лета интенсивно увлажнены, часто на поверхность выходит вода. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 30–90% (среднее — 61%), максимальная величина площади незадернованного грунта — 35% (табл. 1). В составе сосудистых растений доминирует *Carex aquatilis* subsp. *stans* (покрытие в ряде случаев достигает 60%), содоминанты — *Betula nana* subsp. *exilis*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, иногда — *S. saxatilis* (все — с покрытием 15–20%). В бриоценолите — 43 вида. Семь видов — *Brachythecium cirrosum*, *Bryum cryophilum*, *Myurella julacea*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. lenense*, *Sarmentypnum sarmentosum* имеют постоянство II — наибольшее среди всех остальных бриоценолитов (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов — 64% (диапазон — 10–88%). Высокие величины проективного покрытия — у *Sphagnum lenense*, *S. warnstorffii*, *Tomentypnum nitens* (30–35%), несколько меньшие (20–25%) — у *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum fimbriatum*.

Тип местообитания 10 (Ct) — верхние части склонов в нижнем поясе гор, перегибы террас с относительно долго лежащим снегом. Высотный диапазон этих местообитаний — 235–620 м, преимущественная их ориентация — северо-западная и северная (средняя крутизна склонов — ок. 4°, хотя в отдельных случаях она может достигать 50°). Для этих участков отмечен высокий уровень снегонакопления, снег стаивает обычно в середине июля. Талые воды просачиваются в непромерзшие грунты, мощность которых доходит до 90 см, или скатываются по поверхности в нижние части склона, что способствует относительной сухости этих местообитаний во второй половине лета. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 10–90% (среднее значение — 60%), максимальная площадь незадернованного грунта — 70% (табл. 1). Доминантами среди сосудистых растений являются *Cassiope tetragona*, *Salix tschuktschorum* (с покрытием до 40% каждый), содоминантами — *Diapensia obovata*, *Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum* (10–15%) и др. В данном бриоценолите — 57 видов, с высоким постоянством — IV — отмечен только один вид — *Hylocomium splendens* (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 43% (диапазон — 5–90%). Высокие проективные покрытия (40–50%) имеют *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, покрытие 20–25% характерно для *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*.

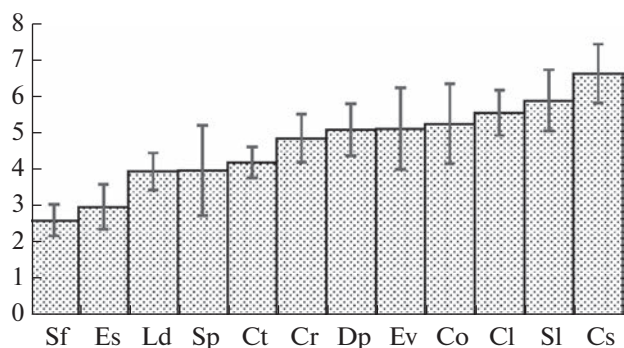


Рис. 2. Среднее число видов в разных типах местообитаний. По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — условные названия бриоценофитов, соответствующих типам местообитаний (по табл. 1). Приведена стандартная ошибка.

Fig. 2. The average number of species in different habitat types. Y-axis — the number of species, X-axis — conventional names of bryocenotypes corresponding to habitat types (according to Table 1). The standard error is given.

Тип местообитания 11 (Sp) — тыловые части террас, нижние части склонов с долго лежащим снегом. Высотный диапазон этих местообитаний — 230–360 м, ориентированы они, в основном, на северо-запад и север (средняя крутизна склонов составляет всего 3°, хотя в редких случаях она достигает 50° и более). Здесь постоянно образуются крупные скопления снега, который стает только к концу июля. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 15–85%, площадь незадернованного грунта достигает 70% (табл. 1). В составе сосудистых растений преобладают *Carex podocarpa*, *Oxyria digyna*, *Salix polaris* (с проективным покрытием 15–20%). Число видов в бриоценофите — 25, выделяется один вид — *Sanionia uncinata* — с постоянством IV (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов — 46% (диапазон — 10–90%). Высокие (20–30%) величины проективного покрытия — у *Sanionia uncinata*, средние (10–15%) — у *Hylocomium splendens* и *Tomentypnum nitens*.

Тип местообитания 12 (Sl) — покатые склоны, шлейфы с проточным увлажнением, пойменные террасы с долго лежащим снегом. Эти местообитания обычны в высотном диапазоне 230–360 м, ориентированы они, преимущественно, на запад (средняя крутизна склонов — ок. 5°, максимум — 40°). Вследствие того, что на этих участках зимой скапливаются большие толщи снега, в начале и середине лета здесь постоянно влажные почвы, часто с проточным режимом. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в широком диапазоне — 30–85% (среднее значение — 59%) (табл. 1). Доминантом покрова является кустарник *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, проективное покрытие которого достигает 70–80%; с по-

крытием 10–15% в напочвенном ярусе обычны *Arctous erythrocarpa*, *Equisetum arvense* subsp. *bo-reale*, *Salix reticulata*. В бриоценофите — 48 видов. С высоким постоянством (IV) в этом типе встречаются *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*. Второй из этих видов, а также *Bryum pseudotriquetrum* имеют наивысшее постоянство среди всех остальных бриоценофитов — II. Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 62% (диапазон — 12–95%). Постоянно высокое (35–45%) проективное покрытие — у *Tomentypnum nitens*, 15–20% — у *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*.

Видовое богатство в бриоценофитах варьирует от 23 (типы 1 и 4) до 65 (тип 7) (табл. 2). Среднее число видов также самое низкое в типе 1 (2.63), а самое высокое — в типе 9 (6.67) (рис. 2). Наибольший разброс (30.9%) относительно среднего числа видов (стандартная ошибка) отмечен в типе 11 (нивальные местообитания), наименьший — в типе 10 (верхние части склонов, перегибы террас). Также довольно высокая величина среднего — 5.92 — в типе 12, на участках обогащенного стока. Низкая максимальная величина числа видов мхов, помимо типа 1, отмечена в типе 4 — на сухих песчаных водоразделах и в краевых частях террас. Наибольшее среднее проективное покрытие мхов — в типе 9 (64%), несколько меньше — в типе 12–62%. Самые низкие значения среднего — в типах 2 и 3 (18 и 19% соответственно). В этих последних двух типах отмечена и наибольшая средняя площадь незадернованных грунтов (по 43% в каждом типе).

АКТИВНОСТЬ ВИДОВ МХОВ

В общем списке мхов учтено 122 вида.

К категории особо активных (**класс V**) относятся 5 видов. Эта группа подразделяется на 2 подгруппы: а) виды, встречающиеся во всех типах местообитаний (12) и имеющие максимальное постоянство IV или V: *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, б) виды, встречающиеся в 11 типах местообитаний и имеющие максимальное постоянство III или II: *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum* (табл. 2). Виды подгруппы “а” осваивают все местообитания — от поймы р. Паляваам (высота 230 м) до вершин горных поднятий (высота — 697 м). Таких мхов, как *Dicranum elongatum* и *Distichium capillaceum* нет на нивальных местообитаниях (тип 11). Только один из этих видов — *Aulacomnium turgidum* — имеет постоянство V, которое отмечено в двух типах местообитания — 6 и 8. Вид *Hylocomium splendens* в типах 6, 7, 10 и 12 характеризуется постоянством IV, *Tomentypnum nitens* имеет постоянство IV только в типе 12 (местообитания с обогащенным стоком). Наиболее высокие значения проективного покрытия — у видов, имеющих,

как правило, наиболее высокие величины постоянства. Для *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* в одном из зональных местообитаний — типе 6 — отмечено проективное покрытие 35% (каждый). Второй из этих видов один раз встречен с покрытием 70% в верхней части склона, в дриадово-кассиопейной тундре (тип 10), ковры этого же вида, а также *Tomentypnum nitens* имеют покрытие 65 и 85% соответственно, на пойменных террасах (тип 12) с зарослями *Salix lanata* subsp. *richardsonii*.

В категорию высокоактивных (**класс IV**) входит 11 видов. Эта группа подразделяется на 3 подгруппы: а) виды с максимальным постоянством V и IV: — *Rhytidium rugosum* и *Sanionia uncinata* соответственно, б) виды с максимальным постоянством III: *Aulacomnium palustre*, *Dicranum acutifolium*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sphagnum warnstorffii*, в) виды с постоянством I: *Flexitrichum flexicaule*, *Niphotrichum canescens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum piliferum*, *P. strictum* (табл. 2). Вид *Rhytidium rugosum* постоянно встречается на склонах южной экспозиции (типы 3 и 5), где он образует ковры с покрытием 30–35% в дриадовых (*Dryas punctata*) и разнотравно-осоковых (*Carex rupestris*) сообществах, *Sanionia uncinata* иногда достигает покрытия 35% в нивальных местообитаниях (тип 11), *Racomitrium lanuginosum* вместе с другими мхами формирует небольшие ковры с покрытием 20–25% на сухих щебнистых склонах (типы 3, 4, 5, 10), *Aulacomnium palustre* на влажных шлейфах и пойменных террасах иногда образует покровы (вместе с видами рода *Sphagnum*) с проективным покрытием до 35–40%. На умеренно увлажненных и влажных местообитаниях (типы 7–9) обычны сфагновые ковры (*S. warnstorffii*), занимающие 40–45% пробной площади. В третьей подгруппе выделяется один вид — *Pleurozium schreberi*, проективное покрытие которого часто достигает 5%.

К категории среднеактивных (**класс III**) отнесено 24 вида. В этой группе выделено 4 подгруппы: а) виды с максимальным постоянством II и максимальным покрытием 2а–3: *Abietinella abietina*, *Bryum cryophilum*, *B. pseudotriquetrum*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum lenense*, б) виды с постоянством II и максимальным покрытием 1: *Meesia uliginosa*, *Philonotis tomentella*, в) виды с постоянством I и максимальным покрытием 2б: *Brachythecium turgidum*, *Cinclidium arcticum*, *Dicranum spadiceum*, *Meesia triquetra*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum girgensohnii*, г) виды с постоянством I и максимальным покрытием 2а: *Brideliella wahlenbergii*, *Campyllum stellatum*, *Flexitrichum gracile* и др. (табл. 2). Наиболее высокие значения покрытия в этой группе — у сфагновых мхов. В одном случае было описано сообщество, где *Sphagnum lenense* образует плотные ковры рыжего цвета с покрытием 90% (при толщине слоя мхов 8 см). Ряд других мхов встречаются с покрытием 20–25% (*Abietinella*

la abietina, *Dicranum spadiceum*, *Meesia triquetra*, *Sphagnum girgensohnii*). Такие покровы образуются на террасах, где есть интенсивный подток влаги с вышерасположенных снежников.

Категория малоактивных (**класс II**) включает 30 видов. В составе этой группы выделено 3 подгруппы: а) виды с максимальным постоянством II: *Brachythecium cirrosum*, *Dicranum laevidens*, *Encalypta raptocarpa* и др., б) виды с постоянством I и максимальным проективным покрытием 2а–3: *Bartramia pomiformis*, *Climacium dendroides*, *Dicranum groenlandicum* и др., в) виды с постоянством I и максимальным проективным покрытием 1: *Aquilonium plicatulum*, *Ceratodon purpureus*, *Isopterygiella pulchella* и др. (табл. 2). Высокие покрытия в этой группе активности образуют виды, приуроченные к ложбинам стока (тип 9): так, *Sphagnum teres* образует ковры с покрытием 40%, несколько меньшее покрытие — 25% — у *Sarmentypnum sarmentosum*. Также одиночные ковры *Dicranum fuscescens*, *D. laevidens* и *Sphagnum rubellum* с покрытием каждого до 25–30% можно встретить на участках пластового стока на покатых склонах и террасах (тип 7).

Категория неактивных (**класс I**) — наиболее многочисленная и включает 52 вида. Виды этой группы во всех местообитаниях имеют постоянство I, различаясь значением проективного покрытия, что послужило основой для выделения здесь 2 подгрупп: а) виды с максимальным проективным покрытием 2а–4: *Bucklandiella microcarpa*, *Calliergon giganteum*, *Dicranum flexicaule* и др., б) виды с максимальным проективным покрытием 1: *Andreaea rupestris* var. *sparsifolium*, *Aulacomnium acuminatum*, *Brachytheciastrum trichopodium* и др. (табл. 2). Относительно высокие величины проективного покрытия мхов в этой группе встречаются только в местообитаниях 7, 9 и 10. Так, *Sphagnum squarrosum* отмечен один раз на покатом суглинистом водоразделе (тип 7) с покрытием 60%, а в ложбине стока (тип 9) — с покрытием 45%, *Sphagnum fimbriatum* — с покрытием 35%. Несколько раз были отмечены небольшие покровы мхов в местообитании 10, в сообществах дриадово-кассиопейных тундр. Это — *Dicranum flexicaule* (15%) и *Bucklandiella microcarpa* (10%).

Рассмотрение активности видов на основе табл. 2 позволяет дать краткую характеристику пяти категориям активности видов мхов исследованного района. Особо активные (преуспевающие в ландшафте: Yurtsev, 1968) — это эвритопные виды (осваивающие все или почти все местообитания района), присутствующие с высоким постоянством (IV или V) на многих типах местообитания, массовые на большинстве участков. Для некоторых видов возможна низкая величина постоянства в ряде местообитаний, но при их почти полном охвате. Высокоактивные — виды-эврито-

пы или гемиевритопы, осваивающие довольно большой диапазон местообитаний, при средней (а в ряде случаев — и низкой) величине постоянства на каждом типе местообитаний, массовые на некоторых местообитаниях. Среднеактивные — виды-гемистенотопы, отмеченные на большей части местообитаний (но не более, чем на 60% всего спектра); в исследованном районе эти виды имеют низкое постоянство на большинстве местообитаний, а также среднюю или низкую численность в каждом типе. Малоактивные — виды-стенотопы, охватывающие только небольшую часть местообитаний (не более 33% всего набора местообитаний), имеющие низкое постоянство и, в основном, низкую величину обилия на всех местообитаниях. В редких случаях возможно увеличение проективного покрытия вида до значения 20–30%. Неактивные — виды-стенотопы довольно ограниченного числа местообитаний (не более 17% всего спектра), с низким постоянством (преимущественно, I) и низким проективным покрытием на подавляющем числе местообитаний. Однако, в единичных случаях, так же, как и малоактивные, неактивные виды могут встречаться с высоким покрытием (до 40%). По-видимому, особенностью распределения мхов в ландшафте западной части Чукотского нагорья является малая величина постоянства видов на многих типах местообитаний и в то же время — единичные случаи возрастания проективного покрытия вида на отдельных местообитаниях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” (121032500047-1) и по теме “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” (121021600184-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afonina] Афонина О.М. 2004. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб. 260 с.
- [Alisov, Poltarau] Алисов Б.П., Полтараус Б.В. 1974. Климатология. 300 с.
- Alpert P., Oechel W. C. 1982. Bryophyte vegetation and ecology along a topographic gradient in montane tundra in Alaska. — *Holarctic Ecology*. 5 (2): 99–108.
- [Bardunov] Бардунов Л.В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск. 168 с.
- [Belikovitch et al.] Беликович А.В., Галанин А.В., Афонина О.М., Макарова И.И. 2006. Растительный мир особо охраняемых территорий Чукотки. Владивосток. 260 с.
- Beringer J., Lynch A.H., Chapin F.S., Mack M., Bonan G.B. 2001. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. — *Journal of Climate*. 14 (15): 3324–3335.
[https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014<3324:TROASI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<3324:TROASI>2.0.CO;2)
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R. 2006. Can Rapoport’s rule explain tree species richness along the himalayan elevation gradient, Nepal? — *Divers. Distrib.* 12 (4): 373–378.
<https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00244.x>
- Blok D., Heijmans M.M.P.D., Schaepman-Strub G., Ruijven J. van, Parmentier F.J.W., Maximov T.C., Berendse F. 2011. The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a siberian tundra site. — *Ecosystems*. 14 (7): 1055–1065.
<https://doi.org/10.1007/s10021-011-9463-5>
- Bruun H.H., Moen J., Virtanen R., Grytnes J.-A., Oksanen L., Angerbjörn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. — *J. Veg. Sci.* 17 (1): 37–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- Colwell R.K., Hurr G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. — *Am. Nat.* 144 (4): 570–595.
<https://doi.org/10.1086/285695>
- Dean-Coe K.K., Mauritz M., Celis G., Salmon V., Crummer K.G., Natali S.M., Schuur E.A.G. 2015. Experimental warming alters productivity and isotopic signatures of tundra mosses. — *Ecosystems*. 18 (6): 1070–1082.
<https://doi.org/10.1007/s10021-015-9884-7>
- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rabdoweisia-ceae (Dicranales, Bryophyta). — *Bot. J. Linn. Soc.* 195(4): 545–567.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- [Geologiya] Геология СССР. Том XXX. Северо-Восток СССР. Геологическое описание. Кн. I. М. 548 с.
- [Chaiko] Чайко А.В. 1988. Морфология и генезис горных террас в условиях криозоны. Новосибирск. 83 с.
- Gornall J.L., Jonsdottir I.S., Woodin S.J., Van der Wal R. 2007. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. — *Oecologia*. 153 (4): 931–941.
<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2009. Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. — *Oecologia*. 161 (4): 747–758.
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1427-5>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. — *Oecologia*. 166 (3): 769–782.
<https://doi.org/10.1007/s00442-011-1911-6>

- Grau O., Grytnes J.-A., Birks H.J. B. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. — *J. Biogeogr.* 34 (11): 1907–1915.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>
- [Grigorev] Григорьев А.А. 1956. Субарктика. М. 223 с.
- Grytnes J.A., Vetaas O.R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. — *Am. Nat.* 159 (3): 294–304.
<https://doi.org/10.1086/338542>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva T.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Yu., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and north Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарек-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales — Grimmiales. М. 560 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Ю., Белл Н.Э. 2018. Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales — Aulacomniales. М. 543 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Чернядьева И.В., Афонина О.М., Максимов А.И., Кучера Я., Акатова Т.В., Дорошина Г.Я. 2020. Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales — Hypnales (Plagiotheciaceae — Brachytheciaceae). М. 600 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Афонина О.М., Чернядьева И.В., Хеденас Л., Черданцева В.Я. 2022. Флора мхов России. Т. 6. Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). М. 472 с.
- [Iratov, Kirikova] Иратов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.
- [Iratov et al.] Иратов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И. 1974. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов. — *Экология*. 1: 13–23.
- Kholod S.S., Konoreva L.A. 2022. Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago. — *Doklady Biological Sciences*. 506: 212–238.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622050052>
- [Kholod, Zhurbenko] Холод С.С., Журбенко М.П. 2005. Лишайники острова Врангеля: активность и экологическое распределение видов. — *Бот. журн.* 90 (9): 1329–1367.
- Lindo Z., Gonzalez A. 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. — *Ecosystems*. 13 (4): 612–627.
<https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. — *Global Ecology and Biogeography*. 10 (1): 3–13.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- [Makarova] Макарова И.И. 1986. Лишайники среднего течения реки Паляваам (западная часть Чукотского нагорья). — Бриолихенологические исследования в СССР. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Апатиты. С. 105–108.
- McFadden J.P., Eugster W., Chapin F.S. 2003. A regional study of the controls on water vapor and CO₂ exchange in arctic tundra. — *Ecology*. 84 (10): 2762–2776.
<https://doi.org/10.1890/01-0444>
- Miller N.G. 2009. Lichens and bryophytes of the alpine and subalpine zones of Katahdin, Maine, III: bryophytes. — *The Bryologist*. 112 (4): 704–748.
<https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.4.704>
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.
- [Mirkin et al.] Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с.
- Odasz A.M. 1996. Bryophyte vegetation and habitat gradients in the Tikhiaia Bay Region, Hooker Island, Franz Josef Land, Arctic Russia. — *The Bryologist*. 99 (4): 407–415.
<https://doi.org/10.2307/3244103>
- Rahbek K. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? — *Ecography*. 18 (2): 200–205.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- [Ramenskii] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.
- [Razzhivin et al.] Разживин В.Ю., Секретарева Н.А., Петровский В.В. 2013. О флоре юго-западной части Чукотского нагорья. — *Бот. журн.* 98 (7): 801–827.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? — In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago. P. 52–65.
- Roux P.C., Virtanen R., Heikkinen R.K., Luoto M. 2012. Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. — *Ecography*. 35 (11): 1048–1056.
<https://doi.org/10.2307/23272479>
- [Sekretareva] Секретарева Н.А. 2003. Евтрофные сообщества кустарниковых ив в среднем течении реки Паляваам (западная часть Чукотского нагорья, Северо-Восточная Азия). — *Растительность России*. 5: 41–49.
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2003.05.41>
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p.
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. — *Annu.*

- Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 415–436.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramenskiy) approaches to community sistematization. — In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.
- [Sobolev] Соболев Л.Н. 1978. Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе. 112 с.
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. — *BioScience*. 51 (3): 235–246.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
- Stevens G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. — *Am. Nat.* 140 (6): 893–911.
<https://doi.org/10.1086/285447>
- [Sukhodrovskii] Суходровский В.Л. 1979. Экзогенное рельефообразование в криолитозоне. М. 280 с.
- Turetsky M.R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A.D., Tuittila E.-S. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. — *The New Phytologist*. 196 (1): 49–67.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Van der Wal R., Brooker R.W. 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. — *Functional Ecology*. 18 (1): 77–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00820.x>
- Van der Wal R., Pearce I.S.K., Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. — *Oecologia*. 142(2): 159–168.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1706-0>
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. — *Итоги науки и техники. Серия "Ботаника"*. 1: 7–83.
- Vitt D.H., Pakarinen P. 1977. The bryophyte vegetation, production and organic components of Truelove lowland. — In: Truelove lowland, Devon island, Canada: A high arctic ecosystem. Edmonton, Alberta. P. 225–244.
- [Washburn] Уошборн А.Л. 1988. Мир холода. Геокриологические исследования. М. 384 с.
- [Whittaker] Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 328 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л. 235 с.
- [Yurtsev, Kucherov] Юрцев Б.А., Кучеров И.Б. 1993. Микропоясный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение реки Паляваа на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности. — *Бот. журн.* 78 (1): 24–44.
- Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. 1995. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the pleistocene. — *Am. Nat.* 146 (5): 765–794.
<https://doi.org/10.1086/285824>

MOSSSES OF THE WESTERN PART OF THE CHUKCHI HIGHLANDS. 1. DISTRIBUTION BY HABITAT TYPES, AND ACTIVITY OF SPECIES

S. S. Kholod^{a, #} and O. M. Afonina^{a, ##}

^aKomarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

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

The analysis of the distribution of mosses in the landscape of the western part of the Chukchi Highlands served as the basis for distinguishing 12 types of habitats, which differ in a number of abiotic (altitude above sea level, slope exposure, steepness, degree of surface moisture) and biotic (composition of dominant species, cover of mosses and vascular plants, percentage of ground area free of vegetation) parameters. The vast majority of habitat types are the slopes of various steepness (including accumulative slopes — plumes with runoff hollows), which are characterized by active movement of solid matter. Each habitat type is characterized by its own moss composition, or bryocenotype. The species richness in the bryocenotypes varies from 23 (mountain slopes with moving scree) to 65 (sloping valleys of plumes with reservoir runoff), the lowest average number of species was found in the former bryocenotype — 2.63, the highest — 6.67 — was noted in floodplain terraces. Based on 322 geobotanical relevés, there were identified 12 bryocenotypes, i.e. aggregates of moss species of the same habitat type. Five classes of species activity have been distinguished, based on 3 parameters: the number of habitat types where the species has settled, the constancy of the species in one type of habitat, the cover of the species. Of the 122 moss species noted in geobotanical relevés, 5 ones are classified as especially active (*Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens*), 11 are highly active, 24 are medium-active, 30 are low-active and 52 are inactive.

Keywords: mosses, bryocenotype, habitat, species activity, sample plot, tundra, Chukchi Highlands

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment according to the thematic plan of the BIN RAS, the projects “Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization” (121032500047-1) and “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world” (121021600184-6).

REFERENCES

- Afonina O.M. 2004. Konspekt flory mkhov Chukotki. [Synopsis of the flora of mosses of Chukotka]. Sankt-Peterburg. 260 p. (In Russ.).
- Alisov B.P., Poltarau B.V. 1974. Klimatologiya. [Climatology]. Moscow. 300 p. (In Russ.).
- Alpert P., Oechel W.C. 1982. Bryophyte vegetation and ecology along a topographic gradient in montane tundra in Alaska. — *Holarctic Ecology*. 5 (2): 99–108.
- Bardunov L.V. 1974. Listostebelnye mkhi Altaya i Sayan. [Leaf-stemmed mosses of the Altai and the Sayan]. Novosibirsk. 168 p. (In Russ.).
- Belikov A.V., Galanin A.V., Afonina O.M., Makarova I.I. 2006. Rastitelnyi mir osobo okhranyaemykh territorii Chukotki. [Vegetation of Chukotka protected areas]. Vladivostok. 260 p. (In Russ.).
- Beringer J., Lynch A.H., Chapin F.S., Mack M., Bonan G.B. 2001. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. — *Journal of Climate*. 14 (15): 3324–3335. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014<3324:TROASI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<3324:TROASI>2.0.CO;2)
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R. 2006. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal? — *Divers. Distrib.* 12 (4): 373–378. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00244.x>
- Blok D., Heijmans M.M.P.D., Schaepman-Strub G., Ruijven J. van, Parmentier F.J.W., Maximov T.C., Berendse F. 2011. The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a Siberian tundra site. — *Ecosystems*. 14 (7): 1055–1065. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9463-5>
- Bruun H.H., Moen J., Virtanen R., Grytnes J.-A., Oksanen L., Angerbjörn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. — *J. Veg. Sci.* 17 (1): 37–46. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- Colwell R.K., Hurlt G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. — *Am. Nat.* 144 (4): 570–595. <https://doi.org/10.1086/285695>
- Dean-Coe K.K., Mauritz M., Celis G., Salmon V., Crummer K.G., Natali S.M., Schuur E.A.G. 2015. Experimental warming alters productivity and isotopic signatures of tundra mosses. — *Ecosystems*. 18 (6): 1070–1082. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9884-7>
- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). — *Bot. J. Linn. Soc.* 195 (4): 545–567. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- Geologiya SSSR. Tom XXX. Severo-Vostok SSSR. Geologicheskoe opisanie. Kniga 1. [Geology of the USSR. Geological description. Book 1]. Moscow. 548 p. (In Russ.). Chaiko A.V. 1988. Morfologiya i genezis nagnykh terras v usloviyakh kriozone. [Morphology and genesis of upland terraces in cryozone conditions]. Novosibirsk. 83 p. (In Russ.).
- Gornall J.L., Jonsdottir I.S., Woodin S.J., Van der Wal R. 2007. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. — *Oecologia*. 153 (4): 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2009. Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. — *Oecologia*. 161 (4): 747–758. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1427-5>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. — *Oecologia*. 166 (3): 769–782. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1911-6>
- Grau O., Grytnes J.-A., Birks H.J. B. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. — *J. Biogeogr.* 34 (11): 1907–1915. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>
- Grigorev A.A. 1956. Subarktika. [Subarctic]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Grytnes J.A., Vetaas O.R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. — *Am. Nat.* 159 (3): 294–304. <https://doi.org/10.1086/338542>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva T.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Chernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Yu., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and north Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Mun'os I., Bednarek-Ohya H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Chernyad'eva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Flora mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 2. Oedipodiales – Grimmiaceae. Moscow. 560 p. (In Russ.).
- [Ignatov et al.] Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Chernyad'eva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Yu., Bell N.E. 2018. Flora

- mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Chernyad'eva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kuchera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Flora mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. V 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae–Brachytheciaceae). Moscow. 600 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Chernyad'eva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.Ya. 2022. Flora mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. Fitotsenologiya. [Phytocenology]. Sankt-Peterburg. 316 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A., Samoilov Y.I. 1974. Nekotorye metodicheskie aspekty postroeniya ekologicheskikh amplitud vidov. [Some methodological aspects of constructing ecological amplitudes of species]. – Ekologiya. 1: 13–23 (In Russ.).
- Kholod S.S., Konoreva L.A. 2022. Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago. – Doklady Biological Sciences. 506: 212–238. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050052>
- Kholod S.S., Zhurbenko M.P. 2005. Lishainiki ostrova Wrangelya: aktivnost i ecotopicheskoe raspredelenie vidov. [Lichens of Wrangel island: activity and ecotopic distribution of species]. – Bot. Zhurn. 90(9): 1329–1367 (In Russ.).
- Lindo Z., Gonzalez A. 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. – Ecosystems. 13 (4): 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. – Global Ecology and Biogeography. 10 (1): 3–13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Makarova I.I. 1986. Lishainiki srednego techeniya reki Palyavaam (zapadnaya chast Chukotskogo nagorya). [Lichens of the middle course of the Palyavaam River (western part of the Chukchi highlands)]. – Briolikhenologicheskie issledovaniya v SSSR. Tezisy dokladov vsesoyuznogo soveschaniya. Apatity. P. 105–108 (In Russ.).
- McFadden J.P., Eugster W., Chapin F.S. 2003. A regional study of the controls on water vapor and CO₂ exchange in arctic tundra. – Ecology. 84 (10): 2762–2776. <https://doi.org/10.1890/01-0444>
- Miller N.G. 2009. Lichens and bryophytes of the alpine and subalpine zones of Katahdin, Maine, III: bryophytes. – The Bryologist. 112 (4): 704–748. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.4.704>
- Mirkin B.N., Naumova L.G. 2012. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. 488 p. (In Russ.).
- Mirkin B.N., Rosenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii. [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Odasz A.M. 1996. Bryophyte vegetation and habitat gradients in the Tikhaia Bay Region, Hooker Island, Franz Josef Land, Arctic Russia. – The Bryologist. 99 (4): 407–415. <https://doi.org/10.2307/3244103>
- Rahbek K. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? – Ecography. 18 (2): 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Ramenskii L.G. 1971. Isbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitelnogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Razzhivin V.Yu., Sekretareva N.A., Petrovsky V.V. 2013. On the flora of the south-western part of Chukotka highland. – Bot. Zhurn. 98 (7): 801–827 (In Russ.).
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? – In: Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago. P. 52–65.
- Roux P.C., Virtanen R., Heikkinen R.K., Luoto M. 2012. Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. – Ecography. 35 (11): 1048–1056. <https://doi.org/10.2307/23272479>
- Sekretareva N.A. 2003. Eutrophic communities of shrubby willows in the middle reaches of the Palyavaam River (western part of the Chukchi Highlands, Northeast Asia). – Vegetation of Russia. 5: 41–49 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2003.05.41>
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p. (In Russ.).
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 415–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramenskiy) approaches to community sistematization. – In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.
- Sobolev L.N. 1978. Metodika ekologo-tipologicheskogo issledovaniya zemel. [Methodology of ecological and typological research of lands]. Frunze. 112 p. (In Russ.).
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. – BioScience. 51 (3): 235–246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
- Stevens G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. – Am. Nat. 140(6): 893–911. <https://doi.org/10.1086/285447>
- Sukhodrovskii V.L. 1979. E'kzogennoe rel'efoobrazovanie v kriolitotzone. [Exogenous relief formation in the cryolithozone]. Moscow. 280 p. (In Russ.).
- Turetsky M.R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A.D., Tuittila E.-S. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. – The New Phytologist. 196

- (1): 49–67.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Van der Wal R., Brooker R.W. 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. — *Functional Ecology*. 18 (1): 77–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00820.x>
- Van der Wal R., Pearce I.S.K., Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. — *Oecologia*. 142 (2): 159–168.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1706-0>
- Vasilevich V.I. 1972. Kolichestvennyye metody izucheniya struktury rastitelnosti [Quantitative methods for studying the structure of vegetation]. — In.: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya "Botanika"*. 1: 7–83 (In Russ.).
- Vitt D.H., Pakarinen P. 1977. The bryophyte vegetation, production and organic components of Truelove lowland. — In: *Truelove lowland, Devon island, Canada: A high arctic ecosystem*. Edmonton, Alberta. P. 225–244.
- Washburn A.L. 1988. *Mir kholoda. Geokriologicheskie issledovaniya*. [The world of cold. Geocryological studies]. Moscow. 384 p. (In Russ.).
- Whittaker R.H. 1980. *Communities and ecosystems*. Moscow. 328 p. (In Russ.).
- Yurtsev B.A. 1968. *Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri*. [Flora of Mts. Suntar-Chayata. The problems of the history of highland landscapes of the Northeastern Siberia]. Leningrad. 235 p. (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Kucherov I.B. 1993. Mikropoyasnyi ryad tundrovyykh soobshchestv severnogo gornogo sklona (srednee techenie reki Palyavaam na zapade Chukotskogo nagor'ya) kak otrazhenie gradienta nival'nosti [The microzonal sequence of the tundra plant communities of the northern mountain slope (the middle reaches of the river Palyavaam in the west of the Chukotka mountains) as the reflection of the winter snow gradient]. — *Bot. Zhurn.* 78 (1): 24–44 (In Russ.).
- Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. 1995. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the pleistocene. — *Am. Nat.* 146 (5): 765–794.
<https://doi.org/10.1086/285824>

ТИПИЗАЦИЯ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ТЕРМОКАРСТОВЫХ МАССИВОВ ОСТРОВА КОТЕЛЬНОГО (НОВОСИБИРСКИЕ ОСТРОВА)

© 2023 г. О. И. Сумина

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

e-mail: o.sumina@spbu.ru

Поступила в редакцию 21.06.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

В Арктике таяние многолетней мерзлоты и подземных льдов — одна из современных проблем, требующая постоянного мониторинга. В районах распространения мощных полигонально-жильных льдов вследствие термокарста возникают территории, занятые группами бугров-останцов, разделенных ложбинами-просадками на месте вытаявших ледяных жил. Растительность подобных участков (массивов) представлена территориальными единицами первых уровней размерности с внутри- (мозаичность сообществ) и надфитоценотической (микро- и мезокомбинации: комплексы, их совокупности и ряды) гетерогенностью. Форма, размеры и растительность бугров и ложбин изменяются под влиянием термоденудации, меняется и растительность массива в целом, поэтому она может служить индикатором активности процессов, формирующих массив. Термокарстовый рельеф характерен для ландшафтов Новосибирских островов. По данным описаний 38 массивов, сделанных на о. Котельный в 1974–1975 гг., впервые проведена их типизация как территориальных единиц растительности. Всего выделено и охарактеризовано 7 типов массивов, относящихся к 2 классам: собственно массивы байджарахов (с минеральными буграми) и массивы с торфяными буграми (включает 1 тип массивов). Первый класс объединяет 2 группы типов: слабодифференцированные массивы (микрокомбинации) и дифференцированные массивы (мезокомбинации). В первой группе — 2 типа массивов, во второй — 4. Выделенные типы массивов байджарахов соответствуют последовательным этапам трансформации массива. Гетерогенность растительности массива со временем усложняется, а при его разрушении вновь упрощается: зачаточные массивы представлены микрокомбинациями, группа развитых (дифференцированных) массивов — мезокомбинациями, разрушающиеся массивы — микрокомбинациями. Разработанная типология массивов байджарахов удобна для практической работы и использования при дистанционном мониторинге состояния криолитозоны в целях оценки интенсивности термокарста в различающихся по флоре и растительности районах Арктики.

Ключевые слова: термокарст, байджарахи, торфяники, гетерогенность растительности, территориальные единицы, фитоценохоры, Арктика

DOI: 10.31857/S0006813623030110, **EDN:** VRLVQO

Климатические изменения и связанная с ними активизация термокарста и других процессов термоденудации, отмечаемые в последние годы в Арктике (Mel'nikov, Drozdov, 2015; Fraser et al., 2018; Frost et al., 2018; Lara et al., 2019; Lewkowicz, Way, 2019; Selroos et al., 2019; Vasil'ev et al., 2020), могут привести к непредсказуемому каскаду экологических последствий (Fraser et al., 2018). Термокарст в районах распространения подземных льдов становится причиной разрушения зданий, дорог, трубопроводов и других сооружений. В результате таяния мощных полигонально-жильных льдов дневная поверхность над ними проседает и

образуется сеть ложбин, оконтуривающих бугры-останцы из вмещавших льды отложений. Такие бугры, сложенные минеральным грунтом, называют байджарахами. Они всегда встречаются группами, вместе с ложбинами образуя массив байджарахов — хорошо отграниченный от окружающей тундры участок со сложным растительным покровом, гетерогенность которого проявляется на внутри- и надфитоценотическом уровнях: от мозаики микрогруппировок в пределах сообществ отдельных бугров или ложбин (Sumina, 1977b, 1979) до сложной комплексности целых массивов (Sumina, 2022). Растительность массива



Рис. 1. Байджарахи, о. Котельный, 1974 г.

Fig. 1. Baydzharakhs, Kotelniy Island, 1974.

вов байджарахов — образец фитоценохор первых уровней размерности. Иерархическая схема ее гетерогенности (Sumina, 1977a, b, 2022) включает следующие уровни: 1) микрогруппировки на элементах нанорельефа; 2) сообщества элементов микрорельефа (бугров и ложбин); 3) комплексы сообществ (растительность элементарных массивов); 4) сочетания комплексов (растительность массивов в целом). Форма и растительность отдельных бугров и ложбин изменяются под воздействием термоденудации, при этом меняется и растительный покров целых массивов (Sumina, 1975, 1977a, b, 2020). Территорию любого из них можно разделить на “элементарные массивы” — участки с однотипными буграми и соответствующими им ложбинами (одного или нескольких типов)¹ — в пределах которых начало, скорость и интенсивность термоденудации примерно одинаковы. Каждый элементарный массив — это двучленный или многочленный комплекс — единица уровня микрокомбинации (Isachenko, 1969). Обычно массив байджарахов объединяет несколько элементарных массивов и представляет собой совокупность комплексов или их поясной ряд, т.е. мезокомбинацию (Isachenko, 1969).

Растительность массива байджарахов — индикатор активности формирующих его процессов термоденудации (Sumina, 2020), поэтому в рамках решения актуальной проблемы мониторинга состояния криолитозоны России (Brushkov et al., 2020) может быть привлечена типизация массивов байджарахов, что позволит сравнивать их в разных районах Арктики.

Задача данной работы, продолжающей ранее опубликованный (Sumina, 2022) анализ гетерогенности растительного покрова массивов бай-

джарахов, — создание их типологии как территориальных единиц растительности на примере массивов о. Котельный.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу статьи легли материалы, собранные на юго-западном побережье о. Котельный (от 74°44' с.ш. и 138°21' в.д. до 74°40' с.ш. и 138°54' в.д.) в 1974–1975 гг. Район исследований входит в Восточносибирскую провинцию северной полосы подобласти арктических тундр (Aleksandrova, 1980). Зональная растительность — полигональные мохово-лишайниковые арктические тундры (Kruchinin, 1963) с общим проективным покрытием не более 50%: пятна голого грунта окружены мохово-лишайниковой дерниной, в которой преобладают мхи *Ditrichum flexicaule*², *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, лишайники *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria ericetorum*, *Flavocetraria cucullata*, *Peltigera rufescens*, *Dactylina arctica* и др. Из сосудистых растений доминирует *Salix polaris*, с ивой содоминируют: *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*, *Poa alpigena*, *Deschampsia borealis*; обычны *Oxyria digyna*, *Papaver polare*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga cespitosa* и др. (Sumina, 1977b).

Термокарстовые формы рельефа характерны для ландшафтов Новосибирского архипелага. На о. Котельный массивы байджарахов распространены на водоразделах, по склонам долин рек, ручьев и оврагов, на термоабразионных морских берегах (рис. 1). Кроме того, в широких долинах рек и крупных ручьев встречаются нарушенные термокарстом древние торфяники (рис. 2); некоторые геоморфологи считают их “плосковершинными байджарахами, сложенными торфянистыми отложениями” (Sisko, 1968: 131).

Всего обследовано около 40 термокарстовых массивов (байджарахов и торфяников) площадью 750–10000 м², в которых от 25 до 70% территории занимают бугры (высотой 0.5–5.0 м и диаметром в основании 3–10 м), окруженные ложбинами шириной 2–10 м.

Описание конкретного массива включало: данные о его размерах, положении в рельефе, соотношении площадей бугров и ложбин, особенностях их растительности, наличии термокарстовых водоемов (челбаков)³ и особых отличительных признаков. Для ряда массивов составляли картосхемы растительности методом инструментально-глазомерной съемки в масштабе 1 : 500.

² Названия видов мхов приведены по М.С. Игнатову и О.М. Афонину (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников — по М.П. Андрееву с соавторами (Andreev et al., 1996), сосудистых растений — по International Plant Names Index (IPNI, 2021).

³ “Челбак” — название термокарстовых водоемов, распространенное на Новосибирских островах (Gorodkov, 1956; Sisko, 1968).

¹ Типизация сообществ бугров и ложбин опубликована ранее (Sumina, 1977a, b, 2020).



Рис. 2. Плоскобугристый торфяник, о. Котельный, 1974 г.
Fig. 2. Flat-mound peatland, Kotelnny Island, 1974.

Характеризуя растительный покров массива, в качестве основной единицы принимали растительные сообщества бугров и ложбин. Для первых геоботанические описания делали в их границах, для вторых — на прямоугольных площадках около 30 м², что совпадало со средней площадью бугров. В описании отмечали: положение бугра (или ложбины) в пределах массива, увлажнение, особенности нанорельефа, процент пятен грунта или иных эродированных участков и степень их зарастания, физиономические черты сообщества, общее проективное покрытие, проективное покрытие сосудистых растений, мхов и лишайников, проективное покрытие каждого вида.

В дальнейшем была проведена типизация растительных сообществ бугров и ложбин (Sumina, 1977a, b) по эколого-фитоценологическому принципу и выделено 10 и 8 типов сообществ соответственно (табл. 1). Выделенные типы бугров можно рассматривать как ряд стадий их преобразований под влиянием термоденудации (Sumina, 1977a, b, 2020, 2022): тундровый (моховой или лишайниковый) → тундровый эродированный → конусовидный эродированный → разнотравно-лишайниковый → нивальный (это последняя стадия разрушения бугра, рис. 3). На пологих склонах процесс идет несколько иначе: бугры полностью не разрушаются, а зарастают травами — так формируются бугры луговинного типа. Сообщества торфяных бугров относятся к 3 типам, которые образуют следующий ряд: веяниково-моховой → разнотравно-веяниковый → торфяной эродированный.

При типизации массивов основным критерием было разнообразие типов сообществ бугров и ложбин, отражающее гетерогенность его растительности (наличие одного или нескольких элементарных массивов) и степень развития термоденудации. В один тип объединяли массивы с близким набором растительных сообществ буг-

ров и ложбин; сходным образом расположенные в рельефе (на водоразделах, склонах, в долинах); характеризующиеся примерно одинаковой стадией денудации.

Геоботанические названия сложных территориальных единиц растительности формируются по-разному, но, как правило, они довольно громоздки (Lavrinenko, 2020). Называя типы массивов, мы отказались от геоботанических наименований, так как разделяем мнение, что “название — это символ, а не определение” (Kuminova, 1974: 32) — оно должно указывать на основные признаки объекта. При наименовании типов массивов использовали следующий подход: название дается по типу сообществ бугров, характерному для данных массивов, либо сохраняется то название, под которым подобные массивы ранее были описаны в литературе. Использование краткого, а не полного геоботанического названия типов со-

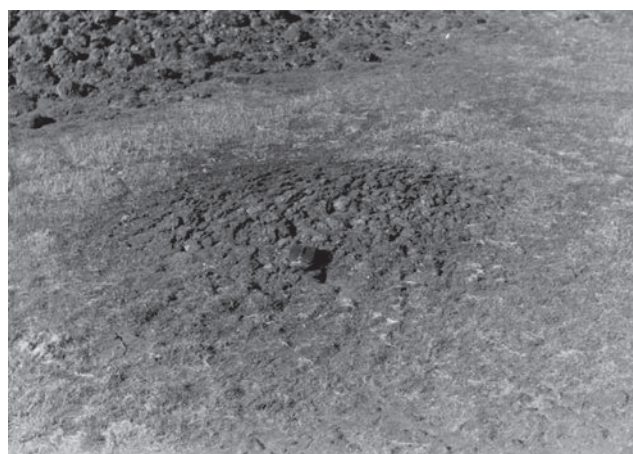


Рис. 3. Последняя стадия разрушения байджараха — размытый нивальный бугор.
Fig. 3. The last stage of the baidzharakh destruction — a washed-out nival mound.

Таблица 1. Типы сообществ бугров и ложбин: основные характеристики
Table 1. Types of thermokarst mound and trench communities: main parameters

Название типа сообществ Name of community type	Краткое название типа Short name of type	Проективное покрытие, % Plant cover, %					Внутриценотическая гетерогенность Intraphytocenotic heterogeneity
		Общее Total	Сосудистые Vascular plants	Мхи Mosses	Лишайники Lichens		
					Все All lichens	Накипные Crustose	
Бугры / Thermokarst mounds							
Ожиково-злаково-ивково-лишайниково-моховой <i>Mosses-lichens-Salix polaris-Alopecurus alpinus-Luzula confusa</i>	Тундровый моховой Tundra-like with mosses dominating	50–60	30–40	40–50	10–20	10–15	РЦМ
Пестроразнотравно-лисохвостово-ивково-лишайниковый <i>Lichens-Salix polaris-Alopecurus alpinus-forbs</i>	Тундровый лишайниковый Tundra-like with lichens dominating	60–70	30–50	5–20	50	40–45	РЦМ
Пестроразнотравно-злаково-лишайниковый эродированный <i>Lichens-graminoids-forbs, eroded</i>	Тундровый эродированный Eroded tundra-like	20–30	7–20	1–5	3–15	3–15	СПМ
Разнотравно-злаково-эпигейнолишайниковый эродированный <i>Crustose lichens-graminoids-forbs, eroded</i>	Конусовидный эродированный Eroded conical	35–40	5–15	5–10	15–35	15–35	МРМ
Разнотравно-фиппсиево-эпигейнолишайниковый <i>Crustose lichens-Phippsia algida-forbs</i>	Нивальный Nival community-like	70–80	20–30	15–20	40–50	40–50	НМ
Ожиково-ивково-кисличниково-злаково-лишайниковый <i>Lichens-graminoids-Oxyria digyna-Salix polaris-Luzula confusa</i>	Луговинный Meadow-like	60–80	50	10–40	30–50	20–40	НМ
Пестроразнотравно-эпигейнолишайниковый <i>Crustose lichens-forbs</i>	Разнотравно-лишайниковый Forbs and lichens dominating	60–80	20–30	20–25	50–70	45–60	НМ
Ивово-вейниково-ожиково-лишайниково-моховой <i>Mosses-lichens-Luzula nivalis-Calamagrostis holmii-Salix polaris</i>	Вейниково-моховой Mosses and <i>Calamagrostis holmii</i> dominating	50–95	50–60	40–90	15–40	15–30	НМ
Пестроразнотравно-вейниково-лишайниковый <i>Lichens-Calamagrostis holmii-forbs</i>	Разнотравно-вейниковый Forbs and <i>Calamagrostis holmii</i> dominating	40–70	20–40	5–25	20–50	20–40	НМ
Разнотравно-вейниково-лишайниковый эродированный <i>Lichens-Calamagrostis holmii-forbs, eroded</i>	Торфяной эродированный Peat eroded	20	3–5	+	20	15	СПМ

Таблица 1. Окончание

Название типа сообществ Name of community type	Краткое название типа Short name of type	Проективное покрытие, % Plant cover, %					Внутриценогическая гетерогенность Intraphytocenotic heterogeneity
		Общее Total	Сосудистые Vascular plants	Мхи Mosses	Лишайники Lichens		
					Все All lichens	Накисные Crustose	
Ложбины / Trenches							
Лисохвостово-ивково-лишайниково-моховой Mosses-lichens- <i>Salix polaris-Alopecurus alpinus</i>	Лисохвостовый тундровый Tundra-like with <i>Alopecurus alpinus</i>	60—100	40—55	50—95	15—50	7—30	РЦМ
Лисохвостово-ожиково-ивково-лишайниково-моховой Mosses-lichens- <i>Salix polaris-Luzula confusa-Alopecurus alpinus</i>	Ожиковый тундровый Tundra-like with <i>Luzula confusa</i>	60—100	30—60	60—95	10—55	7—45	РЦМ
Лисохвостово-моховой Mosses- <i>Alopecurus alpinus</i>	Лисохвостовый <i>Alopecurus alpinus</i> dominating	90—100	20—50	80—100	7—20	7—20	НМ
Кисличниково-моховой Mosses- <i>Oxyria digyna</i>	Кисличниковый <i>Oxyria digyna</i> dominating	90—100	20—50	90—95	15—30	15—30	НМ
Злаково-пестроразнотравно-мохово-эпигейнолишайниковый Crustose lichens-mosses-forbs-graminoids	Разнотравно-лишайниковый Forbs and lichens dominating	95	30—50	45—70	30—60	30—60	НМ
Фиппсиево-разнотравно-эпигейнолишайниковый Crustose lichens-forbs- <i>Phippsia algida</i>	Нивальный Nival community-like	15—20	5	7—10	2—7	2—7	НМ
Разнотравно-моховой Mosses-forbs	Челбачный Chelbaks	100	7—15	100	+	+	ГП
Дюпонциево-моховой Mosses- <i>Dupontia fisheri</i>	Дюпонциевый <i>Dupontia fisheri</i> dominating	95—100	30—40	95—100	—	—	ГП

Примечание: Названия типов мозаичности приведены по Н.В. Матвеевой (Matveyeva, 1998): РЦМ – Регулярно-циклическая мозаика; СПМ – Спорадично-пятнистая мозаика; НМ – Нерегулярная мозаика; МРМ – Микропоясный ряд микрогруппировок; ГП – гомогенный покров.

Note. The types of mosaic according to Matveyeva (1998): РЦМ – Regular-cyclic mosaic; СПМ – Sporadically spotted mosaic; НМ – Irregular mosaic; МРМ – Micro-belt row of patches; ГП – Homogeneous cover.

обществ бугров (табл. 1) удобнее с практической точки зрения. С одной стороны, оно проще и подчеркивает, как уже сказано, основную их особенность; с другой – применение предложенного подхода другими исследователями могло бы облегчить сравнение массивов из разных районов Арктики. Анализ литературы показывает, что в разных районах байджарахи обладают внешним

сходством. Авторы публикаций чаще всего описывают бугры с тундровой дерниной, растительностью луговинного типа и эродированные⁴. В то же время, сообщества бугров, относящиеся к одной стадии развития (например, луговинные), по видовому составу в разных районах могут суще-

⁴ По нашим наблюдениям, физиономическое сходство есть и у сообществ ложбин (Sumina, 1976, 2020).

ственно различаться, так что по геоботаническим названиям, учитывающим локальные особенности, не всегда можно судить о сходстве позиции сообществ в динамическом ряду (т.е. о степени развития термоденудации).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Термокарстовые массивы острова Котельного (табл. 2) образуют 2 крупных кластера (классы типов массивов): собственно массивы байджарахов и массивы с торфяными буграми. Различаются они по набору типов сообществ бугров и ложбин, что зависит от субстрата (минерального грунта или торфа). Первый из классов включает 2 группы типов массивов байджарахов: слабодифференцированные (дву- или многочленные комплексы, т.е. микрокомбинации) и дифференцированные (поясные ряды комплексов или их совокупности — мезокомбинации). Группы типов массивов различаются, в первую очередь, по разнообразию сообществ бугров. Массивы из первой группы образованы буграми одного типа, т.е. совпадают с элементарным массивом; сообщества ложбин в них представлены 1–2 типами, причем один из них сходен с растительностью бугров. Такие массивы соответствуют либо началу термокарста, либо последней стадии разрушения массива. Вторая группа типов объединяет массивы с более сложной гетерогенностью растительного покрова, состоящие из нескольких элементарных.

Ниже приведены систематический перечень и описания выделенных типов массивов.

Термокарстовые массивы о. Котельного:

Класс типов массивов: Собственно массивы байджарахов

Группа типов массивов: Слабодифференцированные массивы

Тип массивов:

1. Зачаточный массив
2. Массив с нивальными буграми

Группа типов массивов: Дифференцированные массивы

Тип массивов:

3. Массив с тундровыми эродированными буграми
4. Термокарстовый комплекс
5. Байджараховый цирк
6. Массив с луговинными буграми

Класс типов массивов: Массивы с торфяными буграми

Тип массивов:

7. Плоскобугристый торфяник⁵

Класс типов массивов: Собственно массивы байджарахов

Группа типов: Слабодифференцированные массивы
(табл. 2, 3)

1. Зачаточный массив

Такие массивы в литературе были описаны как начальная стадия их формирования: “зачаточные, эмбриональные байджарахи” (Tikhomirov, 1956, 1959; Mitt, 1959; Karavaeva, 1965). Иначе их можно назвать “массивы с тундровыми буграми” (Sumina, 1977a, b), так как последние представляют собой инициальный этап образования бугров. Такие массивы приурочены к водоразделам и пологим (5–10°) склонам речных долин, встречаясь преимущественно в их верхней части (Mitt, 1959; Sisko, 1968; Sumina, 1977b). Характерно наличие сообществ бугров 1 типа (тундрового мохового или тундрового лишайникового) и ложбин 1–2 типов (лисохвостового тундрового или ожикового тундрового, а также лисохвостового). Невысокие (0.5–0.8 м) бугры диаметром 5–8 м занимают около 40–50% площади массива. Ложбины по характеру растительности мало отличаются от них. Данный тип массивов широко распространен в районе исследований.

2. Массив с нивальными буграми

В литературе подобные массивы не описаны, это заключительная стадия их разрушения. Массивы этого типа приурочены к небольшим глубоким оврагам. Общий вид массива определяют темно-серые нивальные бугры и такие же нивальные ложбины. Сообщества бугров — 1 типа, ложбин — 2 (нивального и кисличникового). На бугры (высота 0.4–1.0 м, диаметр 4–7 м) приходится 25–50% площади. В районе исследований этот тип массивов встречается редко, нами был отмечен только дважды.

Группа типов: Дифференцированные массивы
(табл. 2, 4)

3. Массив с тундровыми эродированными буграми

Похожие массивы были описаны на Восточном Таймыре в районе бухты Прончищевой (Sumina, 1979); это следующая, после зачаточного

⁵ Плоскобугристыми называют торфяники различного генезиса, в данной статье мы рассматриваем только те, которые образовались вследствие термокарста.

Таблица 2. Выделение типов массивов с учетом набора сообществ бугров и ложбин
Table 2. Massif types identification taking into account the set of mound and trench communities.
(The names of the massif types, and mound and trench communities in English see in the Note, under the letters A–G and numbers 1–18)

Название типа массивов Name of the massif type	Массив (А) Зачаточный					Массив с луговыми					Массив с тундровыми эродированными буграми (С)					Термокарстовый комплекс (D)					Байджаракховый цирк (E)					Массив с ниваль- ными буграми (F)					Плоскобугристый торфяник (G)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38		
Типы сообществ бугров / Types of the thermokarst mound communities																																								
Тундровый моховой (1) Тундровый лишайниковый (2) Тундровый эродированный (3) Конусовидный эродированный (4) Нивальный (5) Луговинный (6) Разнотравно-лишайниковый (7) Вейниково-моховой (8) Разнотравно-вейниковый (9) Торфяной эродированный (10)	+	+	+	+	+																																			
						+			+	+			+	+	+	+	+																							
								+	+				+	+	+	+	+	+																						
Типы сообществ ложбин / Types of the trench communities																																								
Лисохвостовый тундровый (11) Ожиковый тундровый (12) Лисохвостовый (13) Кисличниковый (14) Разнотравно-лишайниковый (15) Нивальный (16) Челбачный (17) Дюпониевый (18) Число типов бугров Number of mound types Число типов ложбин Number of trench types	+	+	+	+	+	+																																		
	+	+	+	+	+																																			

Note: Names of massif types: (A) – Embryonal massif; (B) – Massif with meadow-like mounds; (C) – Massif with eroded tundra-like mounds; (D) – Thermokarst complex; (E) – Baidzharakh circus; (F) – Massif with nival community-like mounds; (G) – Massif with flat peat mounds. Names of mound and trench communities: (1) – Tundra-like with mosses dominating; (2) – Tundra-like with lichens dominating; (3) – Eroded tundra-like; (4) – Eroded tundra-like; (5) – Nival community-like; (6) – Meadow-like; (7) – Forbs and lichens dominating; (8) – Mosses and *Calamagrostis holmii* dominating; (9) – Forbs and *Calamagrostis holmii* dominating; (10) – Peat eroded; (11) – Tundra-like with *Alopecurus alpinus*; (12) – Tundra-like with *Luzula confusa*; (13) – *Alopecurus alpinus* dominating; (14) – *Oxyria digyna* dominating; (15) – Forbs and lichens dominating; (16) – Nival community-like; (17) – Chelbaks; (18) – *Duportia fisheri* dominating.

Таблица 3. Основные характеристики массивов байджарахов, входящих в группу типов “Слабодифференцированные массивы”**Table 3.** Main parameters of the baidzhakh massifs belonging to the group of types “Weakly differentiated massifs”

Тип массивов Type of massifs	Зачаточный массив Embryonal massif				Массив с нивальными буграми Massif with nival community-like mounds	
№ массива в Таблице 2 № of the massif in Table 2	1	2	3	4	28	29
Площадь массива, м ² Massif area, m ²	1750	1200	3500	10000	1500	1500
Площадь бугров, % Area of thermokarst mounds, %	40	40	40	50	25	50
Типы сообществ бугров, % / Types of the thermokarst mound communities, %						
Тундровый моховой Tundra-like with mosses dominating	100	100	100	100		
Нивальный Nival community-like					100	100
Типы сообществ ложбин, % / Types of the trench communities, %						
Лисохвостовый тундровый Tundra-like with <i>Alopecurus alpinus</i>	50	60	60	70		
Ожиковый тундровый Tundra-like with <i>Luzula confusa</i>	50					
Лисохвостовый <i>Alopecurus alpinus</i> dominating		40	40	30		
Кисличниковый <i>Oxyria digyna</i> dominating					5	30
Нивальный Nival community-like					95	70
Число типов бугров Number of mound types	1	1	1	1	1	1
Число типов ложбин Number of trench types	2	2	2	2	2	2

массива, стадия развития термокарста. Массивы этого типа приурочены к умеренно крутым (10–15°) склонам. Характерны тундровые эродированные бугры; благодаря светлому незадернованному суглинку на их вершинах массивы хорошо видны издалека. Сообщества бугров представлены 2 типами (тундровым лишайниковым и тундровым эродированным), ложбин – 2–4 (обычны лисохвостовый тундровый и лисохвостовый типы). На бугры высотой 1.0–1.2 м и диаметром 6–8 м приходится 40–50% площади. Элементарные массивы, в зависимости от их расположения, образуют совокупность комплексов или короткий поясной ряд комплексов (тогда в верхней части

склона находятся тундровые лишайниковые бугры, а тундровые эродированные – ниже). Этот тип массивов широко распространен в районе исследований.

4. Термокарстовый комплекс

Под этим названием В.Д. Александрова (Alexandrova, 1963, 1968) описала такие массивы на о. Большой Ляховский; упоминаются они и в работах других исследователей (Gorodkov, 1956; Kruchinin, 1963; Mikhaylov, 1971). Первоначально мы называли этот тип “челбачный массив” (Sumina, 1977b), чтобы подчеркнуть его особенность

Таблица 4. Основные характеристики массивов байджарахов, входящих в группу типов “Дифференцированные массивы”
Table 4. Main parameters of the baidzharakh massifs belonging to the group of types “Differentiated massifs”

Тип массивов Type of massifs	Массив с луговинными буграми Massif with meadow-like mounds						Массив с тундровыми эродированными буграми Massif with eroded tundra-like mounds				Термокарстовый комплекс Thermokarst complex				Байджараховый цирк Baidzharakh circus		
	7	8	9	10	12		13	14	17		22	20	21	24	26	27	25
№ массива в Таблице 2 № of the massif in Table 2	3000	10000	1500	1500	6500		5000	3500	5000		2000	900	750	4200	2500	1900	17000
Площадь массива, м ² Massif area, m ²	30	35	45	40	35		40	40	50		40	30	40	40	40	30	45
Площадь бугров, % Area of thermokarst mounds, %	Типы сообществ бугров, % / Types of the thermokarst mound communities, %																
Тундровый лишайниковый Tundra-like with lichens dominating	30	55	45	75	35		40	50	5					25			
Тундровый эродированный Eroded tundra-like					30		60	50	95		80	80	55	20	30	30	5
Конусовидный эродированный Eroded conical											20	20	45	10	40	20	90
Нивальный/Nival community-like														45	30	50	5
Луговинный/Meadow-like	70	45	55	25	30												
Разнотравно-лишайниковый Forbs and lichens dominating					5												
Типы сообществ ложбин, % / Types of the trench communities, %																	
Ожиковый тундровый Tundra-like with <i>Luzula confusa</i>	40	85	45	5	35		10		10								
Лисохвостовый тундровый Tundra-like with <i>Alopecurus alpinus</i>				5	50		20	90									
Лисохвостовый <i>Alopecurus alpinus</i> dominating	60	15	40	40	10		15	10	90		40	50	50				
Кисличниковый <i>Oxyria digyna</i> dominating			15	50	5		55				50	30		30	15	5	50
Разнотравно-лишайниковый Forbs and lichens dominating											7						10
Челбачный/Chelbaks											3	20	50				
Нивальный/Nival community-like														70	85	95	40
Число типов бугров Number of mound types	2	2	2	2	4		2	2	2		2	2	2	4	3	3	3
Число типов ложбин Number of trench types	2	2	3	4	4		4	2	2		4	3	2	2	2	2	3



Рис. 4. Термокарстовый комплекс.

Fig. 4. Thermokarst complex.



Рис. 5. Байджараховый цирк.

Fig. 5. Baidzharakh circus.

и избежать возможной терминологической путаницы. Данные массивы приурочены к слабонаклонным поверхностям водоразделов. Характерно размещение массива в неглубокой (1–1.5 м) котловине с крутыми осыпающимися стенками, в центре которой вокруг термокарстового водоемачелбака, располагаются конусовидные эродированные бугры (рис. 4). По краю котловины всегда есть бугры, не оформившиеся до конца: одной стороной они причленяются к стенке котловины, их плоская вершина лежит вровень с окружающей тундрой. Обычно котловина не замкнута — на участке, где уклон поверхности больше, ее стенку размывают талые воды. Для массивов характерны конусовидные эродированные бугры и ложбины челбачного типа. Сообщества бугров представлены 2–3 типами (преимущественно это тундровый эродированный и конусовидный эродированный), ложбин — 3–5 (повсеместно представлены челбачный и лисохвостовый типы). Бугры высотой до 1.5 м и диаметром до 5 м занимают 30–40% площади. Массив включает несколько нерегулярно расположенных элементар-

ных массивов, которые формируют совокупность комплексов. Этот тип массивов довольно часто встречается в районе исследований.

5. Байджараховый цирк

Под этим названием массивы описаны в литературе (Sisko, 1968, 1971; Korotkevich, 1972 и др.), реже используется термин “термокарстовый цирк” (Kruchinin, 1963). Все авторы рассматривают такие массивы как пример максимального разрушения дневной поверхности процессами термоденудации, как наиболее развитую форму “байджарахового рельефа” (рис. 5). Массивы этого типа занимают крутые (более 15°) склоны округлых котловин термокарстового происхождения, поперечник которых составляет 50 м и более. По дну котловины сочится вода, которая, собираясь в ручей, прорезает стенку котловины и впадает в более крупный водоток. Если соседние котловины сливаются, массив занимает огромную территорию. Характерно максимальное разнообразие типов сообществ бугров (3–4) и лож-

Таблица 5. Основные характеристики массивов, входящих в класс типов “Массивы с торфяными буграми”
Table 5. Main parameters of the massifs belonging to the class of types “Massifs with peat mounds”

Тип массивов Type of massifs	Плоскобугристый торфяник Massif with flat peat mounds							
№ массива в Таблице 2 № of the massif in Table 2	30	31	32	33	34	35	38	37
Площадь массива, м ² Massif area, m ²	1500	2100	5000	4500	15000	7000	1750	2100
Площадь бугров, % Area of thermokarst mounds, %	60	55	65	65	40	50	65	70
Типы сообществ бугров, % / Types of the thermokarst mound communities, %								
Вейниково-моховой Mosses and <i>Calamagrostis holmii</i> dominating	95	90	50	70	52	80	25	20
Разнотравно-вейниковый Forbs and <i>Calamagrostis holmii</i> dominating	5	25	50	20	33	5		80
Торфяной эродированный Peat eroded		25	15	10	15	15	75	
Типы сообществ ложбин, % / Types of the trench communities, %								
Лисохвостовый тундровый Tundra-like with <i>Alopecurus alpinus</i>	50	13		65	10			
Лисохвостовый <i>Alopecurus alpinus</i> dominating	8	25	35	15	50	2	80	70
Кисличниковый <i>Oxyria digyna</i> dominating	40	35	10					
Челбачный Chelbaks	2	2	5					
Дюпонциевый <i>Dupontia fisheri</i> dominating		25	50	20	40	98	20	30
Число типов бугров Number of mound types	2	3	3	3	3	3	2	2
Число типов ложбин Number of trench types	4	5	4	3	3	2	2	2

бин (2–5) по сравнению с другими типами массивов. Облик массивов определяют крупные конусовидные эродированные (высотой до 5 м, диаметром до 12 м) и нивальные бугры. Среди типов сообществ ложбин преобладают нивальный и кисличниковый. Бугры занимают 30–45% площади массива и формируют наиболее полно и ясно выраженный пространственно-временной ряд, отражающий стадии их развития: от тундровых — до нивальных (Sumina, 2020, 2022). Эле-

ментарные массивы, полосами вытянутые поперек склона, образуют поясной ряд комплексов. Этот тип массивов широко распространен в районе исследований.

6. Массив с луговинными буграми

Как целое, такие массивы в литературе не описаны, хотя нередко упоминаются бугры-байджарахи, растительность которых близка к луго-

Таблица 6. Общие характеристики выделенных типов массивов байджарахов
Table 6. Main parameters of distinguished baidzharakh massif types

Тип массивов Type of massifs	Площадь, м ² Massif area, m ²	Площадь бугров, % Area of mounds, %	Число типов бугров Number of mound types	Число типов ложбин Number of trench types	Горизонтальная структура растительности Pattern of vegetation cover	Уровень гетерогенности Heterogeneity level
Зачаточный массив Embryonal massif	1200–10000	40–50	1	1–2	Дву- или много- членный ком- плекс Two- or multi- component com- plex	Микрокомби- нация Microcombina- tion
Массив с тунд- ровыми эроди- рованными буграми Massif with eroded tundra- like mounds	3500–5000	40–50	2	2–4	Поясной ряд комплексов или совокупность комплексов Belt row of com- plexes or aggregate of complexes	Мезокомбина- ция Mesocombina- tion
Термокарсто- вый комплекс Thermokarst complex	750–2000	30–40	2–3	2–5	Совокупность комплексов Aggregate of com- plexes	Мезокомбина- ция Mesocombina- tion
Байджарахо- вый цирк Baidzharakh circus	1900–17000	30–45	3–4	2–5	Поясной ряд комплексов Belt row of com- plexes	Мезокомбина- ция Mesocombina- tion
Массив с нивальными буграми Massif with nival community-like mounds	1500	25–50	1	2	Дву- или много- членный ком- плекс Two- or multi- component com- plex	Микрокомби- нация Microcombina- tion
Массив с луго- винными буграми Massif with meadow-like mounds	1500–10000	30–45	2–4	2–4	Поясной ряд комплексов или совокупность комплексов Belt row of com- plexes or aggregate of complexes	Мезокомбина- ция Mesocombina- tion

винному типу (Tikhomirov, 1938; Dorogostayskaya, 1959; Aleksandrova, 1963; Zanolka, 1995; Telyatnikov et al., 2017 и др.). Массивы данного типа соответствуют стадии затухания термокарста. Они встречаются на пологих склонах широких долин с

благоприятными условиями снеговой защиты и увлажнения, которые способствуют обильному разрастанию трав. Густой ярко-зеленый травостой на буграх хорошо заметен издали и определяет облик массивов. Сообщества бугров пред-

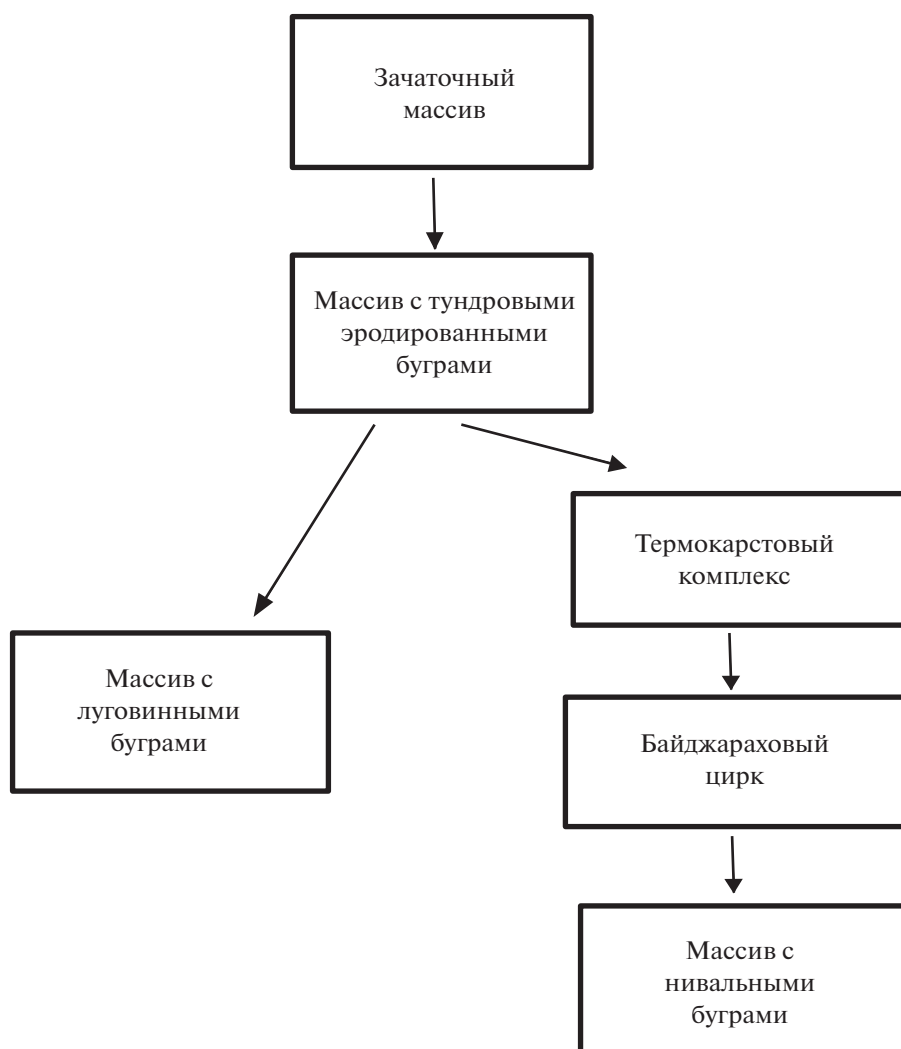


Рис. 6. Этапы развития массива байджарахов.

Fig. 6. Stages of baidzharakh massif development.

ставлены 2–4 типами (обычны луговинный и тундровый лишайниковый), ложбин — также 2–4 (преимущественно ожиковый тундровый, лисохвостовый и кисличниковый типы). На бугры высотой до 1.2 м и диаметром 4–7 м приходится 30–45% площади. Элементарные массивы располагаются довольно четкими полосами поперек склона (образуют поясной ряд комплексов), реже — нерегулярно (совокупность комплексов). Данный тип массивов в районе исследований встречается нечасто.

Класс типов массивов: Массивы с торфяными буграми (табл. 2, 5)

По признакам растительности торфяники хорошо отличаются от массивов байджарахов. Для них характерны сообщества влаголюбивых видов (*Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Caltha arctica*, *Arctophila fulva*, *Cardamine pratensis*, *Ranunculus hyperboreus*, *Saxifraga foliolosa*) в ложбинах и доми-

нирование *Calamagrostis holmii* и *Luzula nivalis* в сообществах торфяных бугров.

7. Плоскобугристый торфяник

Плоскобугристые торфяники подробно описаны Н.И. Пьявченко (P'yavchenko, 1955); для Новосибирских островов сведения о них приводят Б.Н. Городков (Gorodkov, 1956), В.Д. Александрова (Aleksandrova, 1966) и Р.К. Сиско (Sisko, 1968). Массивы этого типа приурочены к поймам рек, широким долинам ручьев и низким побережьям лагун. Их облик определяют столообразные торфяные бугры, которые, благодаря слагающему материалу, долго сохраняют свою форму. Наличие торфяных эродированных бугров с плоскими черно-коричневыми верхушками делает массивы заметными издали. Еще один физиономический признак — ярко-зеленый аспект ложбин дюпон-

циевого типа. В каждом массиве представлены 2–3 типа сообществ бугров (вейниково-моховой, разнотравно-вейниковый, торфяной эродированный) и 2–4 типа ложбин (чаще всего дюпоницевый и лисохвостовый). Торфяные бугры занимают 40–70% площади массива, обычно они имеют больший диаметр (8–10 м), чем байджарахи, а их высота редко превосходит 1 м. Только вдоль глубоких (2–2.5 м) ложбин основного стока, напоминающих узкие коридоры, бугры более высокие. Плоскобугристый торфяник включает несколько элементарных массивов, образующих совокупность комплексов.

Таким образом, собственно массивы байджарахов в районе исследований довольно разнообразны (табл. 6). Шесть выделенных типов отражают динамику преобразований ландшафта под влиянием термоденудации (рис. 6). Важно отметить, что со временем горизонтальная структура растительного покрова массива усложняется, а при его разрушении вновь упрощается: зачаточные массивы представлены микрокомбинациями, группа дифференцированных массивов – мезокомбинациями, массивы с нивальными буграми – микрокомбинациями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенная типология массивов, образованных буграми и ложбинами, возникшими в результате термокарста и меняющимися под воздействием термоденудации, – это первая попытка систематизировать их разнообразие как территориальных единиц растительности. Сложная гетерогенность растительного покрова массивов байджарахов отражает их динамические изменения. Отказ от геоботанических названий при наименовании типов массивов и использование кратких названий типов сообществ бугров и ложбин позволяет подчеркнуть важные их особенности, но при этом избежать излишней детализации (упоминания конкретных видов и иных индивидуальных признаков сообществ). В результате, предложенный подход может быть удобен для практической работы – при дистанционном мониторинге и оценке интенсивности термокарста и других процессов термоденудации путем сравнения массивов в различающихся по флоре и растительности районах Арктики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен И.Н. Сафроновой, участвовавшей в 1974 г. в полевом сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleksandrova] Александрова В.Д. 1963. Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского. – Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ. 224: 6–36.
- [Aleksandrova] Александрова В.Д. 1966. К истории растительности Новосибирских островов в послеледниковое время. – Бот. журн. 51 (11): 1580–1592.
- [Aleksandrova] Александрова В.Д. 1968. Динамика растительности термокарстовых комплексов в арктической Якутии. – В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. С. 144–146.
- Aleksandrova V.D. 1980. The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge, London, New York. 247 p.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I. 1996. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. – The Bryologist. 99 (2): 137–169. <https://doi.org/10.2307/3244545>
- [Brushkov et al.] Брушков А.В., Дроздов Д.С., Дубровин В.А., Железняк М.Н., Садуртдинов М.Р., Сергеев Д.О., Горобцов Д.Н., Остарков Н.А., Гулидов Р.В., Малкова Г.В., Бадина С.В., Фалалеева А.А., Шелков Я.Ю. 2020. О создании системы государственного геоэкологического мониторинга. – В газете “Вестник инженерных изысканий”. 16 ноября 2020. № 91.
- [Dorogostayskaya] Дорогостайская Е.В. 1959. О сменах растительности в связи с термокарстом на севере Якутии. – Изв. Сиб. отд. АН СССР. 12: 91–100.
- Fraser R.H., Kokelj S.V., Lantz T.C., McFarlane-Winchester M., Olthoff I., Lacelle D. 2018. Climate sensitivity of High Arctic permafrost terrain demonstrated by widespread ice-wedge thermokarst on Banks Island. – Remote Sensing. 10 (6). Paper number: 954. <https://doi.org/10.3390/rs10060954>
- Frost G.V., Christopherson T., Jorgenson M.T., Liljedahl A.K., Macander M.J., Walker D.A., Wells A.F. 2018. Regional patterns and asynchronous onset of ice-wedge degradation since the mid-20th century in Arctic Alaska. – Remote Sensing. 10 (8). Paper number: 1312. <https://doi.org/10.3390/rs10081312>
- [Gorodkov] Городков Б.Н. 1956. Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). – В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. М.–Л. С. 7–132.
- [Ignatov, Afonina] Игнатов М.С., Афонина О.М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР. – Arctoa. 1: 1–85. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.01>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2021. <http://www.ipni.org> (Accessed 14.06.2022).
- [Isachenko] Исаченко Т.И. 1969. Сложение растительного покрова и картографирование. – Геоботаническое картографирование. С. 20–32. <https://doi.org/10.31111/geobotma/1969.20>
- [Karavaeva] Караева Н.А. 1965. Почвенный покров арктической тундры о. Бол. Ляховского (Северная Якутия). – Почвоведение. 2: 11–25.

- [Korotkevich] Короткевич Е.С. 1972. Полярные пустыни. Л. 420 с.
- [Kruchinin] Кручинин Ю.А. 1963. Физико-географические наблюдения на острове Котельном. — Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ. 224: 143–165.
- [Kuminova] Кумина А.В. 1974. Классификация растительности и дробное геоботаническое районирование. — В кн.: Тезисы докл. IV Всес. совещ. по классификации растительности. Львов. С. 31–33.
- Lara M.J., Chipman M.L., Hu F.S. 2019. Automated detection of thermoerosion in permafrost ecosystems using temporally dense Landsat image stacks. — *Remote Sens. Environ.* 221: 462–473.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.11.034>
- [Lavrinenko] Лавриненко И.А. 2020. Типология и синтаксономический состав территориальных единиц растительности: новый подход на примере изучения арктических маршей. — *Растительность России.* 39: 100–148.
<https://doi.org/10.3111/vegrus/2020.39.100>
- Lewkowicz A.G., Way R.G. 2019. Extremes of summer climate trigger thousands of thermokarst landslides in a High Arctic environment. — *Nature Communications.* 10. Paper number: 1329.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-09314-7>
- [Matveyeva] Матвеева Н.В. 1998. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб. 220 с.
- [Mel'nikov, Drozdov] Мельников В.П., Дроздов Д.С. 2015. Криогенные риски арктических территорий. — В кн.: Труды Междунар. конф. “Арктика, Субарктика: мозаичность, контрастность, вариативность криосферы”. Тюмень. С. 243–246.
- [Mikhaylov] Михайлов И.С. 1971. Анализ пространственной структуры некоторых ландшафтов арктической зоны. — Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ. 304: 147–163.
- [Mitt] Митт К.Л. 1959. К геоморфологической характеристике Анабаро-Оленекской приморской низменности. — *Вопросы физ. географии полярных стран.* 2: 186–195.
- [P'yavchenko] Пьявченко Н.И. 1955. Бугристые торфяники. М. 280 с.
- Selroos J.O., Cheng H., Vidstrand P., Destouni G. 2019. Permafrost thaw with thermokarst wetland-lake and societal-health risks: dependence on local soil conditions under large-scale warming. — *Water.* 11 (3). Paper number: 574.
<https://doi.org/10.3390/w11030574>
- [Sisko] Сиско Р.К. 1968. Геоморфологическая характеристика о. Столбового (Новосибирские острова). — Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ. 285: 123–142.
- [Sisko] Сиско Р.К. 1971. Физико-географическое районирование и внутриландшафтное деление Новосибирских островов. — Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ. 304: 164–186.
- [Sumina] Сумина О.И. 1975. Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). — *Бот. журн.* 60 (9): 1311–1319.
- [Sumina] Сумина О.И. 1976. Особенности растительности бугров-байджарахов в связи с их географическим распространением. — *Бот. журн.* 61 (5): 682–690.
- [Sumina] Сумина О.И. 1977а. Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). К изучению неоднородности растительного покрова в тундровой зоне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.
- [Sumina] Сумина О.И. 1977b. Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). К изучению неоднородности растительного покрова в тундровой зоне: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 215 с.
- [Sumina] Сумина О.И. 1979. Растительность байджарахов в окрестностях бухты Марии Прончищевой (Северо-Восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 118–132.
- [Sumina] Сумина О.И. 2020. Классификация растительности массивов байджарахов в двух районах подзоны арктических тундр Сибирского сектора Российской Арктики. — *Растительность России.* 39: 75–99.
<https://doi.org/10.3111/vegrus/2020.39.75>
- [Sumina] Сумина О.И. 2022. Гетерогенность растительного покрова массивов байджарахов (о. Котельный, Новосибирские острова). — *Бот. журн.* 107 (6): 523–535.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622060102>
- [Telyatnikov et al.] Телятников М.Ю., Троева Е.И., Пристяжнюк С.А., Черосов М.М. 2017. Растительность западной части кряжа Прончищева и прилегающей равнины (подзона арктических тундр Якутии). — *Turczaninowia.* 20 (3): 72–94.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.3.8>
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1938. О растительности бугров-байджарахов на севере Якутии. — *Природа.* 11–12: 94–100.
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1956. О происхождении бугров-байджарахов в связи с термокарстом и динамикой растительности на севере Сибири. — В кн.: Тезисы и планы докл. 7 Междувед. совещ. по мерзлотоведению. Ч. 2. М. С. 22–24.
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1959. О происхождении бугров-байджарахов в связи с термокарстом и динамикой растительности на севере Сибири. — В кн.: Материалы по общему мерзлотоведению. М. С. 162–167.
- [Vasil'ev et al.] Васильев А.А., Гравис А.Г., Губарьков А.А., Дроздов Д.С., Коростелев Ю.В., Малкова Г.В., Облогов Г.Е., Пономарева О.Е., Садуртдинов М.Р., Стрелецкая И.Д., Стрелецкий Д.А., Устинова Е.В., Широков Р.С. 2020. Деградация мерзлоты: результаты многолетнего геоэкологического мониторинга в западном секторе российской Арктики. — *Криосфера Земли.* 24 (2): 15–30.
[https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2020-2\(15-30\)](https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2020-2(15-30))
- [Zanokha] Заноха Л.Л. 1995. Классификация луговых сообществ тундровой зоны полуострова Таймыр: ассоциация *Saxifraga hirculi*-*Poetum alpigeneae*. — *Бот. журн.* 80 (5): 25–35.

TYOLOGY OF TERRITORIAL VEGETATION UNITS ON THE EXAMPLE OF THERMOKARST MASSIFS ON KOTELNY ISLAND (NEW SIBERIAN ISLANDS)

O. I. Sumina

St. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia
#e-mail: o.sumina@spbu.ru

In the Arctic, permafrost and underground ice melting is one of the modern problems that requires constant monitoring. In the areas with spreading thick ice-wedge polygonal networks, the territories occupied by groups of mounds separated by trenches formed in the place of melted ice veins are a widespread result of thermokarst. The vegetation of such territories (referred to as massifs) is represented by territorial units of the first hierarchy levels with an intra- (mosaic of patches within communities) and supraphytocenotic (micro- and mesokombinations: complexes, their aggregates and series) heterogeneity. The shape, size and vegetation of the mounds and trenches change under the influence of thermal denudation, and the vegetation of a whole massif also changes, so it can serve as an indicator of thermokarst intensity. The relief formed by thermokarst is typical of the landscapes of New Siberian Islands. According to the descriptions of 38 massifs made on Kotelny Island in 1974–1975, they were for the first time typified as territorial units of vegetation. In total, 7 types of massifs belonging to 2 classes are identified and characterized: *baidzharakh massifs proper* (with mineral mounds) and *massifs with peat mounds* (including 1 type of massifs). The first class comprises 2 groups of types: *weakly differentiated massifs* (microcombinations) and *differentiated massifs* (mesocombinations). In the first group, there are 2 types of massifs, in the second one – 4 types. Six distinguished types of baidzharakh massifs correspond to successive stages of massif transformation (a scheme is given). The heterogeneity of massif vegetation becomes more complicated with time, and becomes simpler again, when the massif is destroyed. Embryonal massifs are represented by microcombinations, a group of developed (differentiated) massifs – by mesocombinations, collapsing massifs – by microcombinations. The developed typology of the baidzharakh massifs as territorial vegetation units is convenient for practical work and using in monitoring and comparative assessment of thermokarst intensity in the Arctic areas with different flora and vegetation.

Keywords: thermokarst, baidzharakhs, peatlands, heterogeneity of vegetation, territorial units, phytocenoses, Arctic

ACKNOWLEDGEMENTS

Author is deeply grateful to I.N. Safronova who took part in the data field collection in 1974.

REFERENCES

- Aleksandrova V.D. 1963. Oчерк флоры и растительности острова Большого Ляховского [Sketch on the flora and vegetation of the Big Lyakhovskiy Island]. – Trudy Arkticheskogo i Antarkticheskogo NII. 224: 6–36 (In Russ.).
- Aleksandrova V.D. 1966. A contribution to the history of the vegetation of Novosibirskiy Islands during the postglacial time. – Bot. Zhurn. 51 (11): 1580–1592 (In Russ.).
- Aleksandrova V.D. 1968. Dinamika rastitel'nosti termokarstovyykh kompleksov v arkticheskoy Yakutii [Vegetation dynamics of thermokarst complexes in the Arctic Yakutia]. – Materialy po dinamike rastitel'nogo pokrova. Vladimir. P. 144–146 (In Russ.).
- Aleksandrova V.D. 1980. The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge, London, New York. 247 p.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I. 1996. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. – The Bryologist. 99 (2): 137–169. <https://doi.org/10.2307/3244545>.
- Brushkov A.V., Drozdov D.S., Dubrovin V.A., Zheleznyak M.N., Sadurtdinov M.R., Sergeyev D.O., Gorobtsov D.N., Ostarkov N.A., Gulidov R.V., Malkova G.V., Badina S.V., Falaleyeva A.A., Shelkov Ya.Yu. 2020. O sozdaniy sistemy gosudarstvennogo geokriologicheskogo monitoringa [On the development of a state geocryological monitoring system]. – In: gazeta Vestnik inzhenernykh izyskaniy. 16 November 2020, № 91 (In Russ.).
- Dorogostayskaya E.V. 1959. O smenakh rastitel'nosti v svyazi s termokarstom na severe Yakutii [On changes in vegetation due to thermokarst in the north of Yakutia]. – In: Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. 12: 91–100 (In Russ.).
- Fraser R.H., Kokelj S.V., Lantz T.C., McFarlane-Winchester M., Olthof I., Lacelle D. 2018. Climate sensitivity of High Arctic permafrost terrain demonstrated by widespread ice-wedge thermokarst on Banks Island. – Remote Sensing. 10 (6). Paper number: 954. <https://doi.org/10.3390/rs10060954>
- Frost G.V., Christopherson T., Jorgenson M.T., Liljedahl A.K., Macander M.J., Walker D.A., Wells A.F. 2018. Regional patterns and asynchronous onset of ice-wedge degradation since the mid-20th century in Arctic Alaska. –

- Remote Sensing. 10 (8). Paper number: 1312.
<http://doi.org/10.3390/rs10081312>
- Gorodkov B.N. 1956. The vegetation and soils of the Kotelnny Island (the New Siberian archipelago). — In: The vegetation of the Far North of the USSR and its utilization. 2: 7–132 (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M. 1992. Check-list of mosses of the former USSR. — *Arctoa*. 1: 1–85 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15298/arctoa.01.01>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2021.
<http://www.ipni.org> (Accessed 14.06.2022).
- Isachenko T.I. 1969. The structure of the vegetational cover and mapping — *Geobotanicheskoe kartografirovanie*. Leningrad. P. 20–32 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/geobotmap/1969.20>
- Karavaeva I.A. 1965. Pochvennyy pokrov arkticheskoy tundry o. Bol. Lyakhovskogo (Severnaya Yakutiya) [Soil cover of the arctic tundra on Bol. Lyakhovsky Island (Northern Yakutia)]. — *Pochvovedeniye*. 2: 11–25 (In Russ.).
- Korotkevich E.S. 1972. Polar deserts. Leningrad. 420 p. (In Russ.).
- Kruchinin Yu.A. 1963. Fiziko-geograficheskiye nablyudeniya na ostrove Kotel'nom [Physical and geographical observations on the Kotelnny Island]. — In: *Trudy Arkticheskogo i Antarkticheskogo NII*. 224: 143–165 (In Russ.).
- Kuminova A.V. 1974. Klassifikatsiya rastitel'nosti i drobnoye geobotanicheskoye rayonirovaniye [Classification of vegetation and fractional geobotanical zoning]. — In: *Tezisy dokladov IV Vsesoyuznogo Soveshchaniya po klassifikatsii rastitel'nosti*. L'vov. P. 31–33 (In Russ.).
- Lara M.J., Chipman M.L., Hu F.S. 2019. Automated detection of thermoerosion in permafrost ecosystems using temporally dense Landsat image stacks. — *Remote Sens. Environ.* 221: 462–473.
<http://doi.org/10.1016/j.rse.2018.11.034>
- Lavrinenko I.A. 2020. Typology and syntaxonomic composition of vegetation territorial units: novel approach suggested with the case study of Arctic marshes. — *Vegetation of Russia*. 39: 100–148 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100>
- Lewkowicz A.G., Way R.G. 2019. Extremes of summer climate trigger thousands of thermokarst landslides in a High Arctic environment — *Nature Communications*. 10. Paper number: 1329.
<http://doi.org/10.1038/s41467-019-09314-7>
- Matveyeva N.V. 1998. Zonation in plant cover of the Arctic. Saint-Petersburg. 220 p. (In Russ.).
- Mel'nikov V.P., Drozdov D.S. 2015. Cryogenic risks at Arctic territories. — In: *Arctic, Subarctic; mosaic, contrast, variability of the Cryosphere*. Proceedings of the International Conference. Tyumen. P. 243–246 (In Russ.).
- Mikhaylov I.S. 1971. Analiz prostranstvennoy struktury nekotorykh landshaftov arkticheskoy zony. [Analysis of the spatial structure of some landscapes of the Arctic zone]. — In: *Trudy Arkticheskogo i Antarkticheskogo NII*. 304: 147–163 (In Russ.).
- Mitt K.L. 1959. K geomorfologicheskoy kharakteristike Anabaro-Olenekskoy primorskoy nizmennosti [On the geomorphological characteristic of the Anabar-Olenek coastal lowland]. — In: *Voprosy fizicheskoy geografii polyarnykh stran*. Vyp. 2. Moscow. P. 186–195 (In Russ.).
- P'yavchenko N.I. 1955. Bugristyye torfyaniki [Frozen Peatlands]. Moscow. 280 p. (In Russ.).
- Selroos J.O., Cheng H., Vidstrand P., Destouni G. 2019. Permafrost thaw with thermokarst wetland-lake and societal-health risks: dependence on local soil conditions under large-scale warming. — *Water*. 11 (3). Paper number: 574.
<http://doi.org/10.3390/w11030574>
- Sisko R.K. 1968. Geomorfologicheskaya kharakteristika o. Stolbovogo (Novosibirskie ostrova) [Geomorphological characteristics of the Stolbovoy Island (New Siberian Islands)]. — In: *Trudy Arkticheskogo i Antarkticheskogo NII*. 285: 123–142 (In Russ.).
- Sisko R.K. 1971. Fiziko-geograficheskoye rayonirovaniye i vnutilandshaftnoye deleniye Novosibirskikh ostrovov [Physical-geographical zoning and intralandscape division of the New Siberian Islands]. — In: *Trudy Arkticheskogo i Antarkticheskogo NII*. 304: 164–186 (In Russ.).
- Sumina O.I. 1975. Vegetation of the baydzherakhs of the Kotelnny Island (New Siberian Islands). — *Bot. Zhurn.* 60 (9): 1311–1319 (In Russ.).
- Sumina O.I. 1976. Peculiarities of vegetation of hillocks-baydzherakhs with respect to their geographical distribution. — *Bot. Zhurn.* 61 (5): 682–690 (In Russ.).
- Sumina O.I. 1977a. Rastitel'nost massivov baydzharakhov o. Kotel'nogo (Novosibirskie ostrova). K izucheniyu neodnorodnosti rastitel'nogo pokrova v tundrovoy zone [Vegetation of the baydzherakhs' massifs of the Kotelnny Island (New Siberian Islands). To the study of vegetation heterogeneity in tundra zone]: *Abstr. Diss.* ... Kand. Sci. Leningrad. 21 p. (In Russ.).
- Sumina O.I. 1977b. Rastitel'nost massivov baydzharakhov o. Kotel'nogo (Novosibirskie ostrova). K izucheniyu neodnorodnosti rastitel'nogo pokrova v tundrovoy zone. [Vegetation of the baydzherakhs' massifs of the Kotelnny Island (New Siberian Islands). To the study of vegetation heterogeneity in tundra zone]: *Diss.* ... Kand. Sci. Leningrad. 215 p. (In Russ.).
- Sumina O.I. 1979. Rastitel'nost baydzharakhov v okrestnostyakh bukhty Marii Pronchishchevoy (Severo-Vostochnyy Taimyr) [Vegetation of baydzherakhs in the vicinity of Mariya Pronchishcheva Bay (northeast of the Taimyr Peninsula)]. — In: *Arkticheskoye tundry i polyarnye pustyni Taimyra*. Leningrad. P. 118–132 (In Russ.).
- Sumina O.I. 2020. Classification of vegetation of baydzharakh massifs in two sites of the arctic tundra subzone in the Siberian sector of the Russian Arctic. — *Vegetation of Russia*. 39: 75–99 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.75>
- Sumina O.I. 2022. Heterogeneity of vegetation cover of baydzharakh massifs (Kotelnny Island, New Siberian Islands). — *Bot. Zhurn.* 107 (6): 523–535 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622060102>

- Telyatnikov M.Yu., Troeva E.I., Pristyazhnyuk S.A., Cherosov M.M. 2017. The vegetation of western part of the Pronchishchev ridge and the adjacent plain (the Arctic tundra subzone of Yakutia). — *Turczaninowia*. 20 (3): 72–94 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.3.8>
- Tikhomirov B.A. 1938. O rastitel'nosti bugrov-baydzharakhov na severe Yakutii [On the vegetation of the baydzherakhs-hillocks in the north of Yakutia]. — *Priroda*. 11–12: 94–100 (In Russ.).
- Tikhomirov B.A. 1956. O proiskhozhdenii bugrov-baydzharakhov v svyazi s termokarstom i dinamikoy rastitel'nosti na severe Sibiri [On the origin of baydzherakhs-hillocks in connection with thermokarst and vegetation dynamics in the North of Siberia]. — In: *Tezisy i plany dokladov 7 Mezhdudomstvennogo soveshchaniya po merzlotovedeniyu. Part 2*. Moscow. P. 22–24 (In Russ.).
- Tikhomirov B.A. 1959. O proiskhozhdenii bugrov-baydzharakhov v svyazi s termokarstom i dinamikoy rastitel'nosti na severe Sibiri [On the origin of baydzherakhs-hillocks in connection with thermokarst and vegetation dynamics in the North of Siberia]. — In: *Materialy po obshchemu merzlotovedeniyu*. Moscow. P. 162–167 (In Russ.).
- Vasil'yev A.A., Gravis A.G., Gubar'kov A.A., Drozdov D.S., Korostelev Yu.V., Malkova G.V., Oblogov G.E., Ponomareva O.E., Sadurtdinov M.R., Streletskaya I.D., Streletskiy D.A., Ustinova V., Shirokov R.S. 2020. Permafrost degradation: results of the long-term geocryological monitoring in the Western sector of Russian Arctic. — *Kriosfera Zemli*. 24 (2): 15–30 (In Russ.).
[https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2020-2\(15-30\)](https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2020-2(15-30))
- Zanokha L.L. 1995. Classification of meadows communities of the tundra zone in the Taimyr peninsula: the association *Saxifraga hirculi*–*Poetum alpigenae*. — *Bot. Zhurn.* 80 (5): 25–35 (In Russ.).

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОЧВАХ О. УРУП (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

© 2023 г. Н. С. Ликсакова^{1,*}, Е. А. Глазкова^{1,**},
Е. Ю. Кузьмина^{1,***}, С. Ф. Хохлов^{2,****}

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

²Почвенный институт им. В.В. Докучаева
Пыжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017, Россия

*e-mail: nliksakova@binran.ru; nliks@mail.ru

**e-mail: elena.glazkova@binran.ru; eglazkova@hotmail.com

***e-mail: kuzmina@binran.ru; ekuzmina@yandex.ru

****e-mail: khohlov2000@mail.ru

Поступила в редакцию 29.07.2022 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

В статье представлены новые данные о растительности о. Уруп (Курильские острова), полученные в ходе исследований авторов в 2019 и 2021 гг. Дана характеристика основных лесных сообществ (каменноберезняков, ивняков и зарослей кедрового стланика), а также скальной и болотной растительности и растительности нарушенных местообитаний. Уточнена, а в ряде случаев впервые проведена эколого-фитоценотическая классификация изученных сообществ, приведены таблицы геоботанических описаний для ряда ассоциаций. Рассмотрены закономерности распределения растительности в долинах рек. Показано, что в северной части острова в растительном покрове тихоокеанской стороны возрастает роль болотных и кустарничковых сообществ по сравнению с охотоморской стороной. Приводится описание почв в связи со сформированными на них растительными сообществами. Обсуждаются причины выявленных закономерностей в распределении растительности, в частности, влияние рельефа, холодных океанических ветров и туманов.

Ключевые слова: каменноберезняки, кедровый стланник, скальная растительность, болота, растительность речных долин, эколого-фитоценотическая классификация, растительность, Курильские острова, остров Уруп

DOI: 10.31857/S0006813623030079, **EDN:** VQOXGW

Остров Уруп — один из наиболее труднодоступных островов Курильского архипелага. Во время экспедиции 2019 г. “Восточный бастион — Курильская гряда”, организованной Русским географическим обществом и Экспедиционным центром Министерства обороны, нами были получены данные о растительном покрове острова, опубликованные в ряде статей (Czernyadjeva et al., 2020; Glazkova, Liksakova, 2020, 2021a,b; Sofronova et al., 2020, 2022; Ellis et al., 2021, 2022; Liksakova et al., 2021). В работе, посвященной растительности острова Уруп (Liksakova et al., 2021), дана характеристика основных ее типов — приморской растительности, лугов, болот, лесов, кустарничковой и кустарничковой растительности. Однако полевыми исследованиями 2019 г. была охвачена лишь незначительная часть острова, и количество данных, собранных во время экспедиции, было недостаточным для детальной классификации и

подробной характеристики всех выделенных ассоциаций. В ходе второй экспедиции в 2021 г. были получены новые сведения о растительности острова. Это позволило охарактеризовать типы растительности, для которых не было достаточного количества данных в предыдущей работе, и дополнить уже изученные типы растительности новыми ассоциациями или более детально охарактеризовать их особенности.

Остров Уруп — один из островов Большой гряды Курильских островов, образовавшихся в результате вулканической деятельности в зоне субдукции — погружения тихоокеанской океанической литосферной плиты под континентальную. И если более южные острова — Итуруп и Кунашир — в разные геологические периоды соединялись через о. Хоккайдо с о. Сахалин и материком, то Уруп относится к океаническим островам. Он

отделен от Итурупа глубоким проливом Фриза, и даже во время сильных океанических регрессий в последнюю ледниковую эпоху не соединялся с ним (Razjigaeva et al., 2019).

Климат на острове океанический, характеризуется высокой влажностью (среднегодовое количество осадков 1230 мм на севере и 1040 мм на юге), относительно прохладным летом и более или менее мягкой зимой. Среднегодовая температура на севере острова $+2.2^{\circ}\text{C}$, на юге $+2.7^{\circ}\text{C}$, при этом самые высокие температуры наблюдаются в августе ($+11$ – $+13^{\circ}\text{C}$), самые низкие – в феврале (-5 – -6°C) (Spravochnik..., 1970; Nauchno-prikladnoy..., 1990; Atlas..., 2009). Большое значение для растительности имеет перераспределение снега в рельефе под действием ветра.

Остров Уруп вытянут с северо-востока на юго-запад на 116 км, его площадь составляет около 1428 км². Рельеф острова среднегорный (высота гор от 800 до 1426 м), с пологими морскими террасами, прорезанными сетью речных долин. Морские террасы сложены плотными вулканогенно-осадочными породами, которые перекрыты маломощным почвенно-пирокластическим чехлом.

Почвенный покров острова практически не изучен. Из литературных источников известны описания и химические показатели только двух разрезов в центральной части острова на Охотоморском побережье (Polokhin, 2017, 2019). Почва, описанная в нижней части юго-юго-западного склона горы Рудакова к оз. Токотан, определена как дерново-перегнойная среднемошная охристая вулканическая, а на береговом песчаном валу – как дерновая слоисто-песчаная вулканическая. Согласно карте почвенного покрова о. Уруп, на морских террасах и в нижних частях горных склонов преобладают охристые типичные и охристо-подзолистые почвы (Kostenkov et al., 2009).

Обобщающую геоботаническую характеристику Курильских островов давали М. Tatewaki (1928, 1931, 1933, 1957), Д.П. Воробьев (Vorob'ev, 1963), В.Ю. Баркалов (Barkalov, 2002), К. Ganzei (2015). Сведения о растительности есть также в статьях Р.Н. Сабирова и Н.Д. Сабировой (Sabirov, Sabirova, 2005), С.Ю. Гришина (Grishin, 2008) и др. Ряд работ посвящен характеристике растительности отдельных островов Курильского архипелага: о. Итуруп (Seledets, 1969, 1970), Матуа (Grishin, Terekhina, 2012), Атласова (Grishin et al., 2009) и др. Некоторые работы посвящены отдельным типам растительности Курильских островов – лесам (Поров, 1963), бамбучникам (Yaroshenko, 1960). Полных геоботанических описаний в работах не приводится, что существенно затрудняет сравнение и классификацию растительности.

Для растительности острова характерно преобладание на склонах каменноберезовых лесов с курильским бамбуком (*Saso–Betuletum ermanii*), часто редкостойных и низкорослых. На вершинах хребтов и в местах с разреженным бамбуком образуются каменноберезняки вейниковые (*Calamagrostio–Betuletum ermanii*). В нижних частях склонов, примыкающих к долинам, встречаются каменноберезняки высокотравные (*Filipendulo–Betuletum ermanii*). В ложбинах и местами на склонах отмечены заросли ольховника с бамбуком (*Saso–Alnetum maximowiczii*) или с высокотравьем (*Filipendulo–Alnetum maximowiczii*). Ольховники вейниковые (*Calamagrostio–Alnetum maximowiczii*) встречаются как в нижних частях склонов, так и на морских террасах. Широко распространены заросли кедрового стланика и курильского бамбука, располагающиеся на плато и в верхних частях склонов. На пологих участках морских террас произрастают разнотравные (*Sanguisorbetum tenuifolii*) и вейниковые (*Calamagrostidetum langsdorffii*) луга, в долинах рек и в нижних частях склонов морских террас преобладают высокотравные луга (*Filipenduletum camtschaticum*). Для приморской растительности характерны мертензиево-гонкениевые (*Mertensio–Honckenyetum oblongifoliae*) сообщества на песчаных и каменистых пляжах, высокотравно-колосняковые (*Senecio pseudoarnicae–Leymetum*) – вдоль береговых валов и осоково-колосняковые (*Carici macrocephalae–Leymetum*) сообщества на дюнах. Старые дюны покрыты приморскими разнотравными лугами (*Varioherboso–Galietum ruthenici*) и зарослями шиповника (*Varioherboso–Rosetum rugosae*). В южной части острова на пологом склоне развита обширная грядово-озерковая болотная система, на которой преобладают сообщества миддендорфоосоково-сфагновой ассоциации (*Carici middendorffii–Sphagnetum papillosum*), распространены пухляково-сфагновые сообщества (*Trichophoro cespitosae–Sphagnetum*), а пониженные участки занимают цуйсикаринскоосоково-сфагновые (*Cariceto tsuishikarense–Sphagnetum*) и топяноосоково-сфагновые (*Cariceto limosae–Sphagnetum*) болота. По понижениям в долинах рек встречаются скрытоплодноосоковые сообщества (*Caricetum cryptocarpae*). Кроме того, на менее дренированных местообитаниях в широких долинах встречаются небольшие участки пушицево-сфагновых (*Sphagno–Eriophoretum vaginatum*) и тростниково-сфагновых (*Sphagno–Phragmitetum australis*) болот. На открытых пологих возвышенностях распространены кустарничковые сообщества с доминированием шикши (*Vaccinio–Empetretum sibirici*) (Likskova et al., 2021). По данным ряда исследователей (Vorob'ev, 1963; Grishin, 2008), распределение растительности на о. Уруп асимметрично: леса западной, охотоморской стороны поднимаются

выше, чем леса восточной, океанической стороны. Это связано с морскими течениями, по-разному влияющими на климат западного и восточного побережий острова.

В настоящее время остров практически необитаемый — постоянного населения здесь нет, за исключением работников маячной службы и золотодобывающего предприятия, расположенного в южной части острова. Однако в разные исторические периоды природа острова подвергалась антропогенному воздействию — от поселений айнов до размещения японских и советских воинских частей. Наиболее заметному влиянию подвергся полуостров Кастрикум, на котором расположены остатки деревянного и бетонного аэродромов.

Настоящая статья включает характеристику растительных ассоциаций, не приводившихся нами ранее (Liksakova et al., 2021), а также дополненную новыми данными характеристику ранее описанных ассоциаций. Кроме того, рассмотрены закономерности распределения растительности в долинах рек и приведена характеристика почвенного покрова под лесной растительностью, бамбучником, разнотравными и вейниковыми лугами и осоково-сфагновыми болотами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились Н.С. Ликсаковой, Е.А. Глазковой и С.Ф. Хохловым в конце августа — начале сентября 2019 и 2021 гг. Е.Ю. Кузьмина определила собранные образцы мхов камерально. Исследования в 2019 г. проходили в районе бухты Новокурильской и залива Шукина, в 2021 г. — в районе оз. Токотан, бухты Ирины (залив Наталии), ручья Рыбного (бухта Песочная) и на полуострове Кастрикум. Большинство точек исследования расположены на западном берегу острова, омываемом Охотским морем, лишь на п-ове Кастрикум удалось исследовать также часть восточного берега (со стороны Тихого океана).

Во время экспедиций на о. Уруп было выполнено 164 геоботанических описания — на пробных площадях размером 20×20 м в лесах и 10×10 м или в границах фитоценозов в травяных и кустарничковых сообществах. Для лесов отмечались высота древостоя и сомкнутость крон, для всех сообществ — видовой состав по ярусам и проективное покрытие видов в процентах. Образцы сосудистых растений и напочвенных мхов были собраны для последующего определения. В 2021 г. наибольшее внимание уделялось новым и слабо изученным ранее типам сообществ. Кроме того, исследовались сообщества ранее описанных нами ассоциаций для дальнейшего уточнения их характеристик. Координаты приведенных в работе

описаний даны в табл. 7 (таблицы представлены в электронном приложении к статье).

Описания, выполненные в ходе двух экспедиций, были собраны в единую базу данных в программе Turboveg (Hennekens, Schaminée, 2001). Обработка велась табличным методом, ассоциации выделялись на основе доминирующих видов или групп экологически близких видов. Русские и латинские бинарные названия ассоциаций даны по видам-доминантам и субдоминантам (Shennikov, 1964; Vasilevich, 2010). Названия сосудистых растений в большинстве случаев даны в соответствии с монографией В.Ю. Баркалова (Barkalov, 2009) с учетом современных таксономических обработок по некоторым группам растений (Probatova, Barkalov, 2015; Tzvelev, Probatova, 2019; и др.). Названия мхов приводятся по списку мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006), с учетом современных таксономических публикаций.

Исследования почв проводились в основном на субгоризонтальной поверхности морских террас, а также в днищах балок и поймах рек. Изучены прибрежно-морские природные комплексы и заболоченные массивы торфяников.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Болотная растительность

На п-ове Кастрикум в северной части о. Уруп встречаются небольшие болота. Все они приурочены к морской террасе на тихоокеанской стороне острова, занимая ее горизонтальную поверхность. Площадь болот колеблется от 1 до 7 га. Они варьируют по типу питания и слагающим их растительным сообществам. В основном это переходные болота, лишь небольшие участки низинных болот отмечены у водотоков. Глубина торфа 50–60 см, реже до 2 м.

Среди описанных фитоценозов выделяются сообщества обводненных мочажин, сообщества выровненных участков сфагновых болот (ковров), сообщества кочек и гряд. Как на выровненных участках, так и на кочках и грядах встречаются фитоценозы, в которых сфагновые мхи не играют значительной роли. Здесь совместно растут болотные и тундровые кустарнички, заметную роль играют виды лугового разнотравья.

Рассмотрим наиболее выраженные группы ассоциаций и ассоциации исследованных нами болот (табл. 1).

В сильнообводненных мочажинах встречаются осоковые и осоково-сфагновые сообщества с доминированием *Carex dolichocarpa* — длинноплодноосоковые **Caricetum dolichocarphae** и длинноплодноосоково-сфагновые **Caricetum dolichocarphae-Sphagnetum**, с участием *Eriophorum angustifolium*, *Juncus fauriensis* subsp. *kamschatcensis*. Местами

обильны *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* и *Trichophorum cespitosum*. В некоторых мочажинах встречается *Carex livida*, впервые отмеченная нами для Урупа в 2019 г. на болоте в южной части острова (Glazkova, Liksakova, 2021a, b). Моховой покров часто не выражен — осоки растут прямо на обводненном сильно разложившемся торфе. В других же сообществах встречаются *Sphagnum papillosum*, *S. fallax*, реже *S. pulchrum* и другие мхи.

Неглубокие мочажины, ровные участки и невысокие кочки покрыты более или менее сомкнутым сфагновым ковром. В нем преобладает *Sphagnum papillosum*, встречаются *S. capillifolium*, *S. pulchrum*, *S. russowii*, *S. alaskense* и др. В травяно-кустарничковом ярусе наиболее регулярно и обильно растет *Sieversia pentapetala*, образуя асс. **Sieversio-Sphagnetum papillosum** и **Sieversio-Sphagnetum alaskensis**, местами доминирует *Scirpus maximowiczii* (асс. **Scirpo-Sphagnetum papillosum**, **Scirpo-Sphagnetum girgensohnii**), реже *Trichophorum cespitosum* (**Trichophoro-Sphagnetum papillosum**), *Empetrum sibiricum* или *Juncus fauriensis* subsp. *kamschatcensis* (асс. **Juncus fauriensis-Sphagnetum alaskensis**). В большинстве сообществ этих ассоциаций регулярно встречаются *Andromeda polifolia*, *Carex pauciflora*, *C. nardina*, *C. middendorffii*, *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, *Ledum palustre*, местами — невысокие экземпляры *Pinus pumila*, *Betula ermanii* и *Alnus maximowiczii*.

На более высоких кочках и слабо заболоченных участках распространены шикшево-сфагновые и миддендорфоосоково-шикшево-сфагновые сообщества (**Empetro-Sphagnetum fusci**, **Carici middendorffii-Empetro-Sphagnetum girgensohnii**, **Carici middendorffii-Empetro-Sphagnetum russowii**). В моховом покрове преобладают *Sphagnum fuscum*, *S. russowii*, *S. girgensohnii*, встречаются *S. papillosum* и *S. alaskense*. В травяно-кустарничковом ярусе, помимо шикши и осоки Миддендорфа, отмечены *Eriophorum vaginatum*, *Geum calthifolium*, *Arctous alpina*, *Drosera rotundifolia* и др.

В сообществе асс. **Carici middendorffii-Empetro-Sphagnetum russowii** (№169, табл. 1) сделана прикопка на глубину 70 см. Слаборазложившийся сфагновый торф мощностью 50 см развит на современных отложениях локальных извержений вулканов общей мощностью 30 см, которые подстилает торфяная толща. Установившийся уровень воды — 60 см от поверхности. На глубине 20 и 50 см были взяты образцы торфа. В самом сообществе наиболее обильны *Sphagnum russowii* (50%), присутствуют *S. fuscum* (15%) и *S. papillosum* (5%), в то время как торф сложен исключительно *Sphagnum russowii*. Вероятно, с нарастанием толщины мохового покрова произошло усиление роли атмосферного минерального питания, и внедрили более олиготрофные виды.

Еще более сухие участки характеризуются отсутствием сфагновых мхов. Такие участки встречаются на высоких кочках и по краям болот, иногда образуя плавный переход между заболоченными участками и тундроподобными кустарничковыми сообществами, к которым можно отнести некоторые из описанных сообществ. Здесь развиваются миддендорфоосоково-шикшевые, пушицево-шикшевые и разнотравно-шикшевые сообщества с участием как болотных, так и луговых видов сосудистых растений (**Vaccinio uliginosi-Empetretum sibirici**, **Carici middendorffii-Empetretum sibirici**, **Eriophoro vaginati-Empetretum sibirici**, **Sanguisorbo tenuifolii-Empetretum sibirici**). Доминирует или играет заметную роль в них *Empetrum sibiricum*, местами совместно с *Eriophorum vaginatum*, регулярно встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron aureum*, *Carex middendorffii*, реже *Arctous alpina*, *Rubus chamaemorus*, *Juncus haenkei*, заметную роль играют виды лугового разнотравья — *Anemonastrum villosissimum*, *Saussurea riederii*, *Trisetum molle*, *Geranium erianthum*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Iris setosa*. Последние два вида, хоть и характерны для разнотравных лугов, обычны и на мезотрофных болотах (Boch, Mazing, 1979). В моховом покрове наиболее часто встречаются *Rhytidadelphus squarrosus* и *Dicranum majus*. Местами моховой покров практически не выражен, хотя осоки и болотные виды играют заметную роль в сложении сообществ.

На прямоугольном участке площадью 0.5 га было описано сообщество с доминированием *Carex vaginata* var. *petersii* и *Juncus haenkei*, под которыми обильно разросся *Maianthemum dilatatum*. Совместно с ними встречаются *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii*, *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *Festuca rubra*, *Bistorta vivipara*, *Luzula kjellmaniana* и ряд луговых видов. Сообщество с доминированием ситника Генке описано С.Ю. Гришиным и Н.В. Терехиной (Grishin, Terekhina, 2012) на о. Матуа, где оно располагалось в понижении на плоской террасе. Пока неясно, являются ли такие сообщества сукцессионной стадией после нарушений. В нашем случае в пользу этого предположения может говорить близость к аэродрому.

Среди описанных нами фитоценозов наиболее широко распространены сообщества с доминированием *Carex middendorffii* и *Sphagnum papillosum*. Эти сообщества встречаются от Японии и Сахалина до Камчатки (Gimingham, 1984; Vlastova, 1960; Boch, Mazing, 1979; Neshataeva, 2009; Nishimura et al., 2009). Большую роль они играют и на болотном массиве в южной части острова Уруп (Liksakova et al., 2021). Однако сочетание *Carex middendorffii* со *Sphagnum russowii* или *S. girgensohnii* ранее и в литературе нам не встречалось. В сочетании с шикшей *Carex middendorffii* приводится М.С. Боч и В.В. Мазингом для Западнокам-

чатской провинции (Boch, Mazing, 1979), а на восточной Камчатке *Carex middendorffii* и *Sphagnum papillosum* встречаются совместно с *Myrica tomentosa* (Neshataeva, 2009; Neshataeva et al., 2021). Также ранее не отмечена асс. *Sieversio-Sphagnetum papillosum* — на болоте на юге острова *Sieversia pentapetala* является содоминантом с *Carex middendorffii* в асс. *Carici middendorffii-Sphagnetum papillosum*, здесь же *Carex middendorffii* растет на кочках совместно с шикшей, а в сообществах с сиеверсией ее роль незначительна. Возможно, близка к асс. *Carici middendorffii-Sphagnetum papillosum* и асс. *Scirpo-Sphagnetum papillosum*, поскольку *Carex middendorffii* играет в ней заметную роль. Вероятно, при более детальных исследованиях некоторые сообщества, одним из доминантов в которых является *Carex middendorffii* или *Sphagnum papillosum*, можно будет отнести к вариантам асс. *Carici middendorffii-Sphagnetum papillosum*, либо объединить близкие с ней ассоциации в одну группу.

Довольно широко распространены и сообщества *Trichophoro-Sphagnetum papillosum*. На Сахалине *Trichosporum cespitosum* обычен по краям мочажин грядово-мочажинных болот (Vlastova, 1960). Такие сообщества были описаны нами и на болотном массиве в южной части о-ва Уруп (Liksakova et al., 2021).

Carex dolichocarpa (= *C. michauxii*) также приводится в составе флоры болот от Японии до Камчатки. Она характерна для болот, расположенных на океанических побережьях Восточнокамчатской провинции (Boch, Mazing, 1979). Встречается также в Японии на о-ве Хонсю, где занимает пониженные участки с низкой pH и относительно более высокой температурой (Sasaki et al., 2013).

По сравнению с болотным массивом, расположенным на юге острова (Liksakova et al., 2021), на полуострове Кастрикум мы наблюдаем гораздо более значительное участие шикши и голубики, смещение экологической приуроченности *Carex middendorffii* от мочажин и ковров к более сухим кочкам, большую роль *Arctous alpina* и других тундровых видов. Возможно, это связано с разницей в климатических условиях — северная часть острова и тихоокеанское побережье отличаются более прохладным климатом, здесь наблюдается более поздняя вегетация и большая частота туманов. Так, на берегу Тихого океана на склоне террасы к морю растения находились в более ранней фазе, чем на охотоморской стороне — в начале сентября здесь цвели многие виды, уже перешедшие в стадию плодоношения на берегу Охотского моря.

Кустарничковые сообщества с доминированием шикши некоторые авторы относят к тундрам (Krestov, 2004; Neshataeva et al., 2021). Авторы последней работы выделяют шикшевики на дре-

нированных приморских равнинах в приморские кустарничковые тундры. Они считают эти сообщества инверсионными в восточной части Камчатки, где тундровые сообщества располагаются ниже каменноберезовых лесов и кедрового стланика. По мнению авторов, причиной такой инверсии является застаивание на приморских равнинах холодных воздушных масс, стекающих с окружающих гор. В нашем случае шикшевые сообщества также расположены ниже каменноберезовых лесов и зарослей кедрового стланика и, вероятно, могут быть названы инверсионными. Однако из-за постоянных и часто сильных ветров трудно представить, чтобы причиной образования этих сообществ было застаивание холодного воздуха. Гораздо более заметно здесь влияние холодных океанических течений и зимних северо-восточных ветров. Распространение шикшевику вблизи морских берегов ниже уровня луговых, древесных и кустарниковых сообществ характерно и для других островов Курильской гряды (Grishin et al., 2009).

Скальная растительность

По всему острову на каменистых склонах морских террас и речных долин развиваются скальные сообщества. Это комплексные сообщества или группировки, образованные как скальными, так и поселяющимися на пологих карнизах и в заполненных рыхлым субстратом трещинах скал луговыми и приморскими видами. Часто они несомкнутые — растительностью покрыты отдельные участки, разрозненные или более или менее связанные между собой (рис. 1). Для скальных сообществ характерны особые условия местообитания: скудный субстрат, нерегулярное увлажнение, воздействие сильных ветров и резких перепадов температур. Это способствует формированию ксероморфного облика скальных растений (Egorova, 1970).

Наиболее крутые скалы, образованные застывшими лавами, обычно не покрыты растительностью — на них встречаются лишь отдельные экземпляры некоторых петрофильных видов сосудистых растений. Особенно декоративны куртины *Chrysanthemum arcticum*, поселяющегося на отвесных приморских скалах. На практически голых приморских скалах встречаются также отдельные особи или куртины *Saxifraga cherlerioides*, *Plantago camtschatica*, *Cochlearia officinalis*, *Artemisia schmidtiana*, *Stellaria ruscifolia*. На отвесных обнажениях горных пород вдоль рек произрастают скальные папоротники *Woodsia polystichoides* и *Cystopteris fragilis*. Все эти виды не встречаются в других местообитаниях, их можно отнести к облигатным петрофитам. Только на скалах нами были встречены также *Draba borealis*, *Potentilla megalantha*, *Primula matsumurae*, *Puccinellia kurilensis*,



Рис. 1. Скальная растительность.

Fig. 1. Rock communities.

Sagina saginoides. Некоторые виды чаще встречаются на скалах, но отмечены и в других местообитаниях — на лугах, в кустарничковых сообществах или на речных отмелях: *Rhodiola rosea*, *Rhododendron camtschaticum*, *Cassiope lycopodioides*, *Euphrasia mollis*, *Lloydia serotina*, *Mertensia pterocarpa*.

Общее проективное покрытие варьирует от близкого к 0 до 80%, при этом всегда ту или иную площадь занимают голые скалы. Участие луговых и приморских видов зависит от крутизны склона, от близости к морю, а также связано с расположением сообщества в той или иной части склона. Сверху, как правило, заходят луговые виды, приморские растения чаще встречаются в нижних частях склонов. Высока пестрота и мозаичность растительного покрова. Размер более или менее однородных сообществ иногда не превышает 3—5 м². Нами исследована растительность как при-

морских скал, так и крутых скалистых берегов рек и ручьев в глубине острова (табл. 2). При выделении групп сообществ мы использовали как доминантные виды, так и виды, характерные только для данной группы, но не являющиеся обильными.

В описанных нами сообществах наиболее часто встречаются *Rhodiola rosea*, *Potentilla megalantha*, *Stellaria ruscifolia*, *Rhododendron camtschaticum*, *Anemonastrum villosissimum*, *Aruncus dioicus*, *Saussurea riederii*, *Poa macrocalyx*, *Festuca rubra*, *Leymus mollis*. По доминирующим или наиболее обильным видам или группам видов описанные сообщества можно разбить на следующие группы:

1. Сообщества с доминированием или высоким обилием скальных и приморских видов. Располагаются на слабо заросших скалах, обращенных к морю. Наиболее постоянны в них *Chrysan-*

themum arcticum, *Cochlearia officinalis*, *Stellaria ruscifolia*, *Ligusticum scoticum*, *Poa macrocalyx*. Практически отсутствуют луговые виды. Моховой покров не выражен.

2. Сообщества с высоким обилием скальных, приморских и луговых видов. Приурочены к более пологим склонам с выходами скальных пород вдоль берега моря. Характеризуются, как правило, более сомкнутым растительным покровом. Наиболее значимую роль в растительных сообществах играют *Potentilla megalantha*, *Hedysarum nonnae*, *Poa macrocalyx*, *Leymus mollis*, *Festuca rubra*, *Carex gmelinii*, *Anemonastrum villosissimum*, *Saussurea riederii*, *Bistorta vivipara* и др. Наибольшее участие луговых видов отмечается в верхних частях склонов и на более пологих участках. В моховом ярусе наиболее часто встречаются *Rhytidiadelphus japonicus* и *Brachythecium* sp.

3. Сообщество с обилием горно-тундровых видов приурочено к скальным выступам над берегом реки недалеко от устья, где еще заметно морское влияние. Обильны *Cassiope lycopodioides*, *Rhododendron camtschaticum*, *Geum calthifolium*, заметную роль играют луговые виды.

4. Сообщества приречных и приручьевых скал. Здесь другой состав петрофитов, встречаются *Woodsia polystichoides*, *Cystopteris fragilis*, *Mertensia pterocarpa*. Эти виды не были встречены нами на приморских скалах, хотя у В.Ю. Баркалова (Barkalov, 2009) для последних двух видов в качестве местообитаний отмечены каменистые склоны морских террас. Для этих сообществ характерно участие или доминирование *Calamagrostis sachalinensis*, свойственного также склоновым камменноберезнякам. Везде отмечен *Rhododendron camtschaticum*, а из луговых видов встречены только *Aruncus dioicus*, *Anemonastrum villosissimum* и *Saussurea riederii*. На скалах отмечены и кустарники — *Alnus maximowiczii*, *Weigela middendorffiana*, *Botryostegia bracteata*. Моховой покров в разной степени развит, его состав сильно различается на описанных нами участках, среди собранных мхов найдено много новых для острова видов (Sofronova et al., 2022).

Березняки

Ранее нами на основе 6 геоботанических описаний и маршрутных наблюдений были выделены 3 ассоциации камменноберезовых лесов: камменноберезняки бамбучниковые (*Saso–Betuletum ermanii*), камменноберезняки вейниковые (*Calamagrostio–Betuletum ermanii*) и камменноберезняки высокотравные (*Filipendulo–Betuletum ermanii*) (Liksova et al., 2021). Данные экспедиции 2021 г. подтверждают это разделение и позволяют уточнить и дополнить характеристику ассоциаций на

основе 14 описаний, выполненных нами за две экспедиции (табл. 3).

Наиболее частым спутником каменной березы в древостое является *Sorbus commixta*. *Alnus maximowiczii* выступает в качестве примеси лишь по понижениям и вблизи водотоков, а *Cerasus nipponica* и клены (*Acer ukurunduense*, *A. mayrii*) встречаются значительно реже и, как правило, вдали от побережья. В подлеске наиболее обычны *Taxus cuspidata* и *Ilex rugosa* — чаще всего они произрастают совместно в камменноберезняках бамбучниковых со значительным участием вейника *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsдорffii* и осоки *Carex vaginata* var. *petersii*.

Камменноберезняки бамбучниковые (*Saso–Betuletum ermanii*) (рис. 2) — это самая распространенная ассоциация во всех исследованных районах острова. Чаще всего они довольно бедны — помимо бамбука, встречаются *Dryopteris expansa*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*. В местах, где бамбук разрежен (покрытие меньше 100%), видовое разнообразие увеличивается — наиболее заметная роль принадлежит *Carex vaginata* var. *petersii*, встречаются *Galium kamtschaticum*, *Oxalis acetosella*, *Orthilia secunda*, *Allium ochotense*, *Heracleum lanatum* и др.

Камменноберезняки вейниковые (*Calamagrostio–Betuletum ermanii*) встречаются как в нижних частях склонов, так и по вершинам хребтов (рис. 3). На хребтах их распространение, по-видимому, связано со сдуванием снега — поскольку бамбук нуждается в глубоком снежном покрове (Yaroshenko, 1960), здесь он не выживает и замещается вейником. Совместно с вейником растут *Dryopteris expansa*, *Maianthemum dilatatum*, *Allium ochotense*, *Heracleum lanatum* и другие виды.

В камменноберезняках высокотравных (*Filipendulo–Betuletum ermanii*) доминируют *Filipendula camtschatica*, *Cacalia kamtschatica*, заметную роль играют *Cacalia robusta*, *Aruncus dioicus*, *Conioselinum filicinum*, *Cirsium kamtschaticum*, встречаются *Streptopus amplexifolius*, *Galium triflorum*, *Aconitum maximum* и др.

Высота древостоя в камменноберезовых лесах на Урупе нигде не превышает 10 м. В большинстве литературных источников они характеризуются как редкостойные, нам же встретились березняки с разной сомкнутостью — от 0.3 до 0.8, причем леса с сомкнутостью 0.7–0.8 встречаются довольно часто. Наиболее сомкнуты молодые леса с диаметром стволов 12–15 см. Древостои из старых берез более разрежены, диаметр стволов в них достигает 45–50 см, а возраст — до 300 лет. Возобновления древесных видов в описанных сообществах не наблюдалось. Лишь в одном сообществе на крутом склоне к ложбине была отмечена заметная разница между возрастом деревьев — наряду со старыми деревьями 45 см диаметром



Рис. 2. Каменноберезняк бамбучниковый *Saso-Betuletum ermanii*.
Fig. 2. *Saso-Betuletum ermanii*.



Рис. 3. Каменноберезняк вейниковый *Calamagrostio-Betuletum ermanii*.
Fig. 3. *Calamagrostio-Betuletum ermanii*.

встречались более молодые 12–15 см. В остальных же случаях древостой выглядел более-менее одновозрастным.

О сложности возобновления древесных пород под пологом бамбука писал Н.А. Попов (Попов, 1963). Он отмечал, что бамбук создает крайне неблагоприятную обстановку для лесовозобновления, занимая территорию на многие годы. П.Д. Ярошенко (Yaroshenko, 1960) пишет, что под

бамбуком образуется подстилка из опавших листьев и обломков стеблей, непроницаемая для проростков, а его корневища создают густые сплетения до глубины 30–40 см, что также препятствует возобновлению. По нашим данным, мощность дернового горизонта под бамбуком варьирует — на открытом месте она составляет 20–30 см, а под пологом леса не превышает 10–15 см. По данным Т. Nakashizuka (1988), в Японии в бу-

ковых лесах с бамбуком возобновление древостоя возможно лишь после цветения и массового отмирания бамбука, являющегося монокарпиком. Во время экспедиций на острове мы лишь однажды наблюдали цветение бамбука и один раз — отмирание на небольшом участке вдоль реки. Возможно, нам не встретились большие площади отмирания бамбука. Также вероятно, что возобновлению березы могут способствовать нарушения — влияние вулканической деятельности и антропогенные воздействия.

Ивняки

В долинах рек и ручьев распространены ивняки из *Salix udensis* (табл. 4). Высота ив 4–7 м, сомкнутость 0.6–0.9. Ивняк таволговый **Filipendulo-Salicetum** описан в долине руч. Тараканного (приток р. Быстрой, бухта Новокурильская). В травостое обильны *Filipendula camtschatica*, *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa*, *Lysichiton camtschatcensis*, встречаются виды высокотравья и влажных местообитаний. Ивняк канареечниковый **Phalarido-Salicetum** описан у руч. Шабалина (впадает в протоку из оз. Токотан). Помимо канареечника, обильны *Carex lyngbyei* subsp. *cryptocarpa* и *C. maximowiczii*. Ивняк вздутоносоооковый **Cariceto rhynchophysae-Salicetum** располагался вдоль р. Обжитой (бухта Наталии), в расширенном понижении долины реки. Там же описан ивняк бамбучниково-высокотравный **Saso kurilensi-Senecio cannabifolii-Salicetum**. Общими видами для этих сообществ являются *Senecio cannabifolius* и *Urtica platyphylla*, в большинстве описаний встречаются *Angelica genuflexa* и *Cacalia robusta*, присутствуют и другие виды высокотравья. Помимо приведенных описаний, мы наблюдали ивняки белокопытниковые **Petasito japonici-Salicetum**.

Сходные ивняки описаны на о. Сахалин (Korznikov, Porova, 2018), где они выделены в союз *Filipendulo camtschaticae-Salicetum udensis* класса *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973. В пределах союза авторами описаны асс. *Petasito amplii-Salicetum udensis* и *Filipendulo palmatae-Salicetum udensis*, во многом сходные с описанными нами, но отличающиеся присутствием ряда видов, не произрастающих на о. Уруп (*Alnus hirsuta*, *Ulmus japonica* и др.). Высокотравные ивняки из *Salix udensis* приводятся и для Камчатки (Neshataeva, 2009).

Заросли кедрового стланика

Кедровостланиковые сообщества были изучены нами на нижнем пределе произрастания, где они соседствуют с бамбуком (табл. 5). Бамбук присутствует во всех сообществах с большим или меньшим обилием. Наиболее густые заросли кедрового стланика описаны в южной части острова,

вблизи болота, где распространены сообщества **Saso-Pinetum pumilae nanoherbosum**. Стланик здесь плотно сомкнут, образуя труднопроходимые заросли высотой до 1.5 м. Сомкнутость его 80–85%, из древесных видов совместно с ним растет каменная береза, практически не превышающая стланик по высоте. Из кустарников в просветах между куртин встречается *Vaccinium ovalifolium*, а под стлаником — *Ilex rugosa*. Под пологом стланика и бамбука преобладают виды мелкотравья — *Cornus suecica*, *Linnaea borealis*, встречаются *Cornus canadensis*, *Coptis trifolia* и др. Моховой покров местами почти отсутствует, местами хорошо выражен — преобладает *Pleurozium schreberi*, встречаются *Dicranum majus*, *Pleuroziopsis ruthenica* и др. Ближе к берегу моря роль бамбука возрастает, его покрытие достигает 50–80%, а сомкнутость стланика 10–20%. Стланик здесь растет отдельными куртинами. В наименее сомкнутом сообществе в верхней части склона к долине р. Кама обильн *Lycopodium complanatum*, в плотно сомкнутом встречаются лишь отдельные экземпляры видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 5).

Сообщества белокопытника японского

В предыдущей нашей работе (Liksakova et al., 2021) белокопытниковые сообщества (*Petasitetum japonici*) были упомянуты нами при рассмотрении высокотравных лугов. Сейчас о них получена более подробная информация (табл. 6). Сообщества белокопытника японского **Petasitetum japonici** располагаются вдоль русел рек и ручьев на песчано-каменистых субстратах, часто на отмелях или на небольших прирусловых повышениях (рис. 4). Они встречаются вдоль всей длины русла при наличии подходящих отмелей и субстратов, заходя более чем на 5 км вглубь острова, но наибольшие площади занимают в низовьях рек. Высота белокопытника достигает 1.5–2 м. Под его пологом наиболее часто встречаются *Heracleum lanatum* и *Urtica platyphylla*, по краям сообществ на открытых отмелях местами обильна *Artemisia unalaskensis*. Изредка встречается *Equisetum hyemale*. Совместно с белокопытником произрастают и другие виды высокотравья — *Filipendula camtschatica*, *Cacalia robusta*, *Cirsium kamtschaticum*, *Aconogonon savatieri*.

Растительность нарушенных местообитаний

На незаболоченных участках на п-ове Кастрикум нами были описаны сообщества с доминированием шикши и значительным участием луговых видов, которые можно отнести к асс. **Empetretum varioherbosum**. Из луговых видов в их сложении принимают участие *Trisetum molle*, *Festuca rubra*, *Anemonastrum villosissimum*, *Carex scabri-nervia*, регулярно встречаются также *Vaccinium vi-*



Рис. 4. Сообщество белокопытника *Petasitetum japonici*.
Fig. 4. *Petasitetum japonici*.

tis-idaea, *Parnassia palustris*, *Rhodiola rosea*, *Tilingia ajanensis*, *Arnica unalaschcensis*, *Hedysarum nonnae*, *Ophelia tetrapetala* и др. Как правило, такие сообщества приурочены к нарушенным местообитаниям — они были встречены на старых дорогах и на заросшем аэродроме.

Асс. *Empetretum varioherbosum* была описана В.Ю. Нешатаевой с соавторами (Neshataeva et al., 2021) на Камчатке. Состав видов разнотравья в ней отличается от описанной нами ассоциации на Уруп, но есть и общие виды. Сообщества этой ассоциации распространены на крутых склонах приморских хребтов на зарастающих осыпях, т.е.

так же, как и у нас, на нарушенных (хоть и естественными причинами) местообитаниях.

Интересна ранняя стадия восстановления растительности, которую мы наблюдали на зарастающем аэродроме на п-ове Кастрикум. Взлетно-посадочная полоса с бетонным покрытием вытянута вдоль полуострова. Здесь на выровненных поверхностях проявляется естественный рисунок грунтового увлажнения, обусловленный внутренним рельефом водоупорной поверхности. Зарастание теми или иными растениями и их группами варьирует в зависимости от увлажнения. В первую очередь освоение начинается по стыкам и трещинам бетонного покрытия, распространяясь дальше по поверхности плит.

По растительному покрову и степени увлажнения можно выделить следующие участки (рис. 5):

1. Участок не имеет грунтового увлажнения, и микрорельеф поверхности служит источником перераспределения поступающей атмосферной влаги. Зарастание происходит относительно медленно, растения сосредоточены в трещинах и микропонижениях. В данных условиях образуются отдельные куртины *Rhodiola rosea*, *Chrysanthemum arcticum*, реже *Campanula lasiocarpa*, *Lagotis glauca*, *Saxifraga merkii*, как правило, они располагаются в небольших пятнах мхов.

2. На увлажненном участке растения образуют полосы вдоль трещин. Такие участки осваивают преимущественно *Hedysarum nonnae* и *Trisetum molle*, вместе с ними встречаются *Taraxacum ceratophorum*, *Anaphalis margaritacea*, *Deschampsia para-*



Рис. 5. Расположение сообществ на зарастающем аэродроме.
Fig. 5. Location of communities on an overgrown airfield.



Рис. 6. Зарастающий аэродром.

Fig. 6. Overgrown airfield.

mushirensis, *Artemisia unalaskensis*, *Festuca rubra* (рис. 6)

3. Еще более влажный участок почти полностью покрыт растительностью. Здесь встречается невысокий подрост *Alnus maximowiczii* и *Betula ermanii*, по бетону распластаны куртины ивы *Salix nakamura*, обильны виды разнотравных лугов. Обилие растений может быть связано не только с достаточным увлажнением, но и с наличием субстрата поверх бетона. Вероятно, освоение началось по трещинам и стыкам поверхности, где образовались кулисы, которые задерживали пыль, создавая условия для распространения по поверхности полосы.

4. Участок, покрытый почти сплошными зарослями *Leymus mollis* — здесь несколько меньшая влажность сочетается с наличием субстрата.

5. Участок, как и первый, не имеет грунтового увлажнения, но, в отличие от первого, на его поверхности значительные пространства покрыты моховым ковром и разрастающимися отдельными куртинами *Empetrum sibiricum*.

6. Участок почти полностью покрыт мхами, с отдельными куртинами *Rhodiola rosea*, *Polygonum viviparum*, *Hedysarum nonnae*, *Crepis hokkaidoensis* и других видов.

С.Ю. Гришиным и Н.В. Терехиной описано зарастание аэродрома на о. Матуа — большинство видов, которыми зарастает аэродром, являются общими с нашим описанием (Grishin, Terekhina, 2012).

Другой нарушенный участок — съезд с дороги в верхней части склона морской террасы на п-ове Кастрикум, где 40% поверхности составляет голая почва. Здесь в сообществе доминирует *Oxytropis retusa*, встречаются *Lagotis glauca*, *Tilingia ajanensis*, *Primula fauriei*, *Bistorta vivipara*, *Parnassia pa-*

lustris, *Empetrum sibiricum*, *Trisetum molle*, *Salix nakamura*, *Ophelia tetrapetala*, *Rhodiola rosea*, *Cassiope lycopodioides* и др.

П-ов Кастрикум был сильно преобразован деятельностью человека, и значительная часть его носит следы антропогенного воздействия. Здесь, в отличие от других частей острова, на морской террасе большие площади занимают волоснецовые луга *Leymetum varioherbosum*. Покрытие *Leymus mollis* составляет на них 50–60%, к нему примешиваются *Calamagrostis purpurea* subsp. *langs-dorffii*, *Tilingia ajanensis*, *Cirsium kamtschaticum*, другие виды разнотравных лугов встречаются единично — *Aconitum maximum*, *Angelica gmelinii*, *Achillea macrocephala* и др. Исходно волоснецовые сообщества распространены на песчаных отложениях вдоль берега моря. Распространение *Leymus mollis* на нарушенных местообитаниях известно также на о. Атласова, где он является одним из доминантов начального этапа сукцессии на рыхлых вулканических материалах после извержения (Grishin et al., 2009).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ДОЛИНАХ РЕК

Распределение растительности вдоль рек и ручьев тесно связано со строением их долин. Сообщества ряда ассоциаций образуют комплексы, связанные с теми или иными пойменными ландшафтами. Для выявления закономерностей распределения растительных сообществ в долинах нами были обследованы р. Быстрая и руч. Тараканный (Новокурильская бухта), р. Обжитая и руч. Бездольный (бухта Ирина в зал. Наталии), низовья р. Токотан и руч. Шабалина, руч. Рыбный (бухта Песочная), низовья р. Кама.



Рис. 7. Долина р. Кама в нижнем течении.

Fig. 7. The valley of the Kama River in the lower reaches.

Для о. Уруп характерна речная сеть низкого порядка с грубым аллювием (Razjigaeva et al., 2022). Для верхних частей долин рек и ручьев характерны узкие крутосклонные русла с эрозионным врезом 30–40 м, в которых практически не происходит осадконакопления. На приустьевых участках преобладает аккумуляция как делювиальных и эоловых материалов, так и пирокластических, связанных с извержениями вулканов (Razjigaeva, Ganzey, 2006).

В нижнем течении рек долины образуют расширения, а русла более или менее сильно меандрируют. Ближе к берегу моря на песчаных отложениях располагаются сообщества с доминированием *Leymus mollis*. В низовьях р. Токотан волоснецовые сообщества по долине заходят до 700 м в глубь острова. В широких долинах вдоль русла в местах его изгибов образуются отмели и прирусловые валы. На наиболее высоких валах развиваются плотные заросли бамбука. Менее высокие валы часто заняты зарослями высокотравья, вейника Лангсдорфа, реже — хвощом зимующим *Equisetum hyemale*. К каменистым и песчано-каменистым отмелям приурочены белокопытниковые сообщества (*Petasietum japonicae*). Местами на камнях встречаются ивы и куртины полыни *Artemisia unalaschkensis*. Вдоль прямых участков, где русло не образует отмелей и валов, к нему примыкают высокотравные луга (*Filipenduletum camtschatici*). Они занимают наибольшие площади на расширенных участках долин, простираясь от русла до коренного берега. Здесь же встречаются ивняки высокотравные и белокопытниковые. В широких долинах ивняки и высо-

котравные сообщества распространены и за прирусловыми валами.

На пологих участках наиболее широких долин вдоль коренного берега в условиях застойного увлажнения распространены заболоченные понижения. На таких понижениях вдоль р. Кама развиваются сфагновые болота с выраженными грядами и озерками, расположенными перпендикулярно течению (рис. 7). На более дренированных участках встречаются низинные болота, образованные тростниково-сфагновыми (*Sphagno-Phragmitetum australis*), пушицево-сфагновыми (*Sphagno-Eriophoretum vaginati*) и скрытоплодноосоковыми (*Carycetum cryptocarphae*) сообществами (Liksakova et al., 2021). Скрытоплодноосоковые сообщества встречаются также по берегам стариц и озер, изредка — вдоль русел в местах с замедленным течением.

Ближе к подошвам гор долины сужаются, древесная растительность подходит вплотную к руслам рек. В местах, где русла прорезают горные склоны, по крутым берегам к рекам спускаются заросли ольховника и леса из каменной березы. Ближе к руслам часто встречаются каменноберезняки и ольховники высокотравные, выше переходящие в бамбучниковые ассоциации. Местами каменноберезняки бамбучниковые (*Saso-Betuletum ermanii*) подходят непосредственно к руслу. На отвесных склонах распространены скальные сообщества. Именно в таких местах чаще всего можно встретить редкие виды растений, основной ареал которых связан с более южными широтами — например, *Botryostegia bracteata*, *Plagiogyria matsumureana*, *Hydrangea petiolaris*, здесь же встре-

чаются виды клена (*Acer ukurunduense*, *A. mayrii*), *Cerasus nipponica*, *Weigela middendorffiana*, встречающиеся лишь на удалении от моря. Вероятно, в глубоких узких долинах растительность защищена от холодных морских ветров и туманов, и микроклимат здесь более благоприятен для теплолюбивых видов.

Почвы

Почвы острова на морских террасах выше 20 м имеют сложный профиль на субаэральных отложениях, который формировался в течение голоценового времени. Горизонты профиля скорее отражают условия природной среды, в которой происходило постоянное накопление субаэрального материала и одновременно формирование и функционирование поверхностного горизонта. Все профили почв с поверхности перекрыты пирокластическими отложениями недавних локальных извержений.

На полуострове Кастрикум почвы перекрыты двумя слоями отложений, общей мощностью 30–35 см. Нижний слой палево-бурый, крупнопесчаный, верхний — светло-серый, пылеватый. В центральной части почвы перекрыты тремя слоями песчано-пылеватых отложений, общей мощностью 20 см. Полевой тест с NaF показал, что горизонты, погребенные под современными пирокластическими отложениями, имеют ясные признаки диагностического свойства *andic*. Для свойств *andic* характерно присутствие слабоокристаллизованных минералов и металлоорганических комплексов. Эти компоненты соответствуют поздним стадиям выветривания пирокластических отложений (FAO, 2014). В то же время поверхностные горизонты, сформированные на современных отложениях, не проявляют выраженных свойств *andic*, что характерно для начальной стадии выветривания пирокластического материала. Такие почвы можно определить как оргааноаккумулятивные на тефровых отложениях, подстилаемые погребенными вулканическими почвами. В зависимости от растительной ассоциации могут формироваться различные поверхностные горизонты.

На участках с курильским бамбуком местами развивается рыхлый дерновый горизонт мощностью 20–30 см (под пологом леса и в увлажненных местах он не превышает 10–15 см). Под разнотравными растительными сообществами на морских террасах, как правило, формируется маломощный дерновый горизонт не более 10 см. Под кустарничковой растительностью выделяется корневой горизонт мощностью 10–13 см. Горизонт состоит из живых и отмерших корней различной размерности, густо переплетенных между собой, представляя собой жесткий каркас, в про-

странстве которого содержится механическая смесь детрита и минеральной массы.

Таким образом, под бамбучником и разнотравными луговыми сообществами развиваются серогумусовые на тефровых отложениях, подстилаемые погребенными охристыми почвами, под осоково-вейниковыми — перегнойно-серогумусовые на охристых почвах и т.п., под осоково-сфагновыми болотами образуются торфяники. Глеевые почвы в полугидроморфных условиях не были обнаружены. Вероятно, в переувлажненных местах не образуются анаэробные застойные процессы вследствие хорошего дренажа, а обводнение поддерживается постоянным притоком свежей воды.

Наибольший эффект растительность оказывает на формирование поверхностных горизонтов почв, изменяя физико-химические свойства исходных материалов. Так, например, под кустарничковой растительностью значения pH поверхностных горизонтов на 1–1.5 единицы ниже, чем под травянистым покровом.

Наличие погребенных почв и пирокластических отложений, связанных с извержениями вулканов, говорит о значительном влиянии вулканизма на формирование растительности и почв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительность о. Уруп складывалась под влиянием многих экологических факторов. Так, на полуострове Кастрикум можно наблюдать изменение растительного покрова и условий его формирования от охотоморского берега, где распространены волоснецовые, разнотравные и высокотравные луга, к тихоокеанской стороне, при переходе к которой увеличивается роль шикшеников и болотных сообществ, часто с участием тундровых видов. Это связано, с одной стороны, с более прохладным климатом на тихоокеанской стороне острова. С другой стороны, полуостров Кастрикум представляет собой морскую террасу, которая имеет слабый уклон от побережья Охотского моря в сторону Тихого океана (рис. 8). В результате сток воды направлен в сторону тихоокеанского побережья, что способствует обводнению выложенных участков поверхностей и образованию на их месте торфяников и болот.

Эти данные хорошо иллюстрируют асимметрию в распределении растительности, отмеченную в работе К.С. Ганзей (Ganzei, 2015) на Курильских островах для вертикальных поясов и выраженную здесь на относительно плоском рельефе полуострова. По данным автора, эта асимметрия связана как с муссонной циркуляцией воздушных масс, при которой в зимнее время преобладают северо-западные ветра, так и с воз-

Полуостров Кастрикум

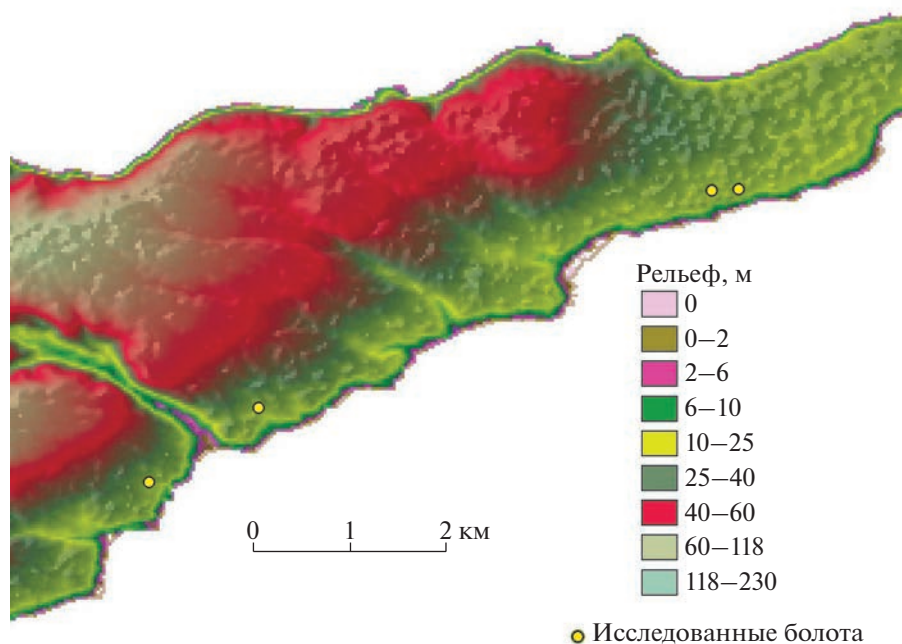


Рис. 8. Рельеф и расположение болот на полуострове Кастрикум.

Fig. 8. Relief and location of mires on the Kastrikum (Castricum) Peninsula.

действием холодных течений, проходящих вдоль тихоокеанского берега.

Многие теплолюбивые виды укрываются в долинах рек вдали от зон влияния морских ветров и туманов. Вершины хребтов, обдуваемые ветром, лишены свойственного большей части острова бамбука — вероятно, из-за сдувания снежного покрова, важного для его сохранения в зимние холода. Поймы рек довольно слабо проработаны из-за незначительной протяженности и величины самих рек, тем не менее, можно выявить единые закономерности распределения растительных сообществ в ландшафтах долин в разных частях острова.

Тип растительного сообщества определяет в большой степени специфику формирования поверхностных горизонтов почв. В свою очередь, орографические условия, перераспределяя выпадающие осадки и движения воздушных масс, вкупе с литологической неоднородностью создают различные биотопы с растительными сообществами определенных ассоциаций. Наличие почвенных горизонтов с отложениями пирокластического материала говорит о значительном влиянии вулканизма на формирование почв и растительности.

Влияют на растительность и антропогенные факторы. Шикшевые сообщества занимают участки с твердым или уплотненным покрытием — аэродромы, дороги, а в местах с более рыхлым субстратом распространяются волоснецовые луга. На участках с недавно оголенной почвой разрастается *Oxytropis retusa*.

Многие авторы большое значение придают связям растительности с палеоисторией островов. Значительное количество флористических исследований на Курильских островах посвящено влиянию сухопутных коридоров — так, на основе флористического сходства между островами делаются выводы о миграционных путях и их влиянии на формирование растительного покрова (Takahashi, 2004, 2006, 2009). Если исходить из этих положений, отсутствие в прошлом сухопутного моста между о. Уруп и о. Итуруп должно было бы сильно ограничить флористический обмен между этими островами. Тем не менее, растительность Урупа весьма сходна с северной частью о. Итуруп, которую многие авторы при районировании объединяют вместе с Урупом в единый геоботанический район (Kolesnikov, 1963; Vorob'ev, 1963). Возможно, влияние сухопутных мостов на флору и растительность несколько преувеличено, поскольку расселение растений в данном случае

могло происходить и другими способами (например, посредством анемо-, орнито- и гидрохории).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность организаторам и участникам комплексной экспедиции “Восточный бастион — Курильская гряда”, проведенной Экспедиционным центром Министерства обороны РФ и Русским географическим обществом.

Работа авторов из Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН проводилась в рамках государственного задания по следующим темам: “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”, № 121032500047-1 (работа Н.С. Ликсаковой), “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы”, № АААА-А 19-119031290052-1 (работа Е.А. Глазковой), “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” № 121021600184-6 (работа Е.Ю. Кузьминой). Работа С.Ф. Хохлова выполнена в рамках темы НИР 0591-2019-0028 “Разработать новые подходы к картографированию, мониторингу и классификации почв для информационного обеспечения оптимизации использования почвенных ресурсов России”. Подтема 28.4 “Уточнить знания о почвах России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Atlas...] Атлас Курильских островов. 2009. Тихоокеан. ин-т географии ДВО РАН. М.; Владивосток. 516 с.
- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 2002. Очерк растительности. — В кн.: Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы международного Курильского проекта). Владивосток. С. 35–66.
- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 468 с.
- [Boch, Mazing] Боч М.С., Мазинг В.В. 1979. Экосистемы болот СССР. Л. 188 с.
- [Czernyadjeva et al.] Чернядьева И.В., Ахти Т., Болдина О.Н., Чесноков С.В., Давыдов Е.А., Дорошина Г.Я., Федосов В.Э., Хетагуров Х.М., Конорева Л.А., Коткова В.М., Кузьмина Е.Ю., Лаврентьев М.В., Ликсакова Н.С., Николаев И.А., Попова Н.Н., Сафронова Т.В., Шадрин С.Н., Яковченко Л.С. 2020. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 6. — Новости сист. низш. раст. 54 (2): 537–557. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.537>
- [Egorova] Егорова Е.М. 1970. К эколого-географической характеристике скальной флоры Сахалина и Курильских островов. — Известия Сибирского отделения АН СССР. 5 (1): 30–37.
- Ellis L.T., Alataş M., Aleffi M., Álvaro Alba W.R., Becerra Infante D.A., Cárdenas Espinosa K.A., Aziz Md.N., Bakalin V.A., Bergamo Decarli G., Boiko M., Zagorodniuk N., Borovichev E.A., Brusa G., Cano M.J., Jiménez J.A., Choi S.S., Draper I., Lara F., Dunlin M.V., Enroth J., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Garilleti R., Albertos B., Gradstein S.R., Graulich A., Hugonnot V., Hyun C.W., Kirmacı M., Filiz F., Çatak U., Konstantinova N.A., Savchenko A.N., Kropik M., Kučera J., Kürschner H., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maity D., Martin P., McIntosh T.T., van Melick H.M.H., Moncada B., Németh Cs., O’Leary S.V., Peñaloza-Bojacá G.F., Maciel-Silva S.A., Poponessi S., Cogoni A., Porley R.D., Potemkin A.D., Puglisi M., Scianrello S., Rawat K.K., Sahu V., Paul R.R., Ryan M., Saha P., Salas D.S., Segarra-Moragues J.G., Sguazzin F., Shafigullina N.R., Shevock J.R., Ștefănuț S., Uygur A., Karaman Erkul S., Ursavaş S., Özen A., Zechmeister H.G., Zander R.H. 2021. New national and regional bryophyte records, 66. — *Journal of Bryology*. 43(2): 193–212. <https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1942590>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Alia M.H.B., Burghardt M., Cabezudo B., Cano M.J., Cottet A.C., Csiky J., Deme J., Erzberger P., Evangelista M., Glazkova E.A., Gómez-González D., Guerra J., Jiménez J.A., Kuzmina E. Yu., Liksakova N.S., Messuti M.I., Natcheva R., Norhazrina N., Pantović J.P., Papp B., Potemkin A.D., Rodríguez-Quiel E., Sabovljević M.S., Spitale D., Ștefănuț S., Syazwana N., Tossou M.G., Vilnet A.A. 2022. New national and regional bryophyte records, 70. — *Journal of Bryology*. 44 (2): 175–183. <https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2095145>
- FAO, ISRIC, and ISSS. 2014. World Reference Base for Soil Resources. Rome.
- Ganzei K. 2015. Some geo-botanic features of the Kurile Islands. — *Miscellanea Geographica. — Regional Studies on Development*. 19 (2): 33–39. <https://doi.org/10.1515/mgrsd-2015-0004>
- Gimingham C.H. 1984. Some mire systems in Japan. — In: *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. 44(3): 169–176. <https://doi.org/10.1080/03746608408685385>
- [Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2020. Новые и редкие адвентивные виды сосудистых растений Курильских островов. — *Бот. журн.* 105 (12): 1226–1234. <https://doi.org/10.31857/S000681362010004X>
- Glazkova E.A., Liksakova N.S. 2021a. New and Rare Vascular Plant Species of the Kuril Islands: Distribution, Ecology, and Population Status. — *Contemporary Problems of Ecology*. 14 (2): 128–137. <https://doi.org/10.1134/S1995425521020049>
- [Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2021b. Новые и редкие виды сосудистых растений с Курильских островов: распространение, экология и состояние популяций. — *Сибирский экологический журнал*. 2: 162–173. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210203>
- [Grishin] Гришин С.Ю. 2008. География растительного покрова Курильских островов (к карте растительности архипелага). — *Изв. РГО*. 140 (5): 8–15.

- [Grishin et al.] Гришин С.Ю., Баркалов В.Ю., Верхолат В.П., Рашидов В.А., Шляхов С.А., Яковлева А.Н. 2009. Растительный и почвенный покров острова Атласова (Курильские острова). — Комаровские чтения. LVI: 64–119.
- [Grishin, Terekhina] Гришин С.Ю., Терехина Н.В. 2012. Растительный покров острова Матуа (Курильские острова). — Комаровские чтения. LIX: 188–229.
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. — J. Veg. Sci. 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — Arctoa. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1963. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов. — Вopr. географии Дальнего Востока. Хабаровск. 6: 158–182.
- [Korznikov, Porova] Корзников К.А., Попова К.Б. Пойменные крупнотравные леса острова Сахалин (класс *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973). — Растительность России. 33: 66–91.
- [Kostenkov et al.] Костенков Н.М., Ознобихин В.И., Шляхов С.А. 2009. Почвенный покров. — В кн.: Атлас Курильских островов. М.; Владивосток. С. 262–277.
- [Krestov] Крестов П.В. 2004. Растительный покров Командорских островов. — Бот. журн. 89(11): 1740–1762.
- [Liksakova et al.] Ликсакова Н.С., Глазкова Е.А., Кузьмина Е.Ю. 2021. К растительности острова Уруп (Курильские острова). — Бот. журн. 106 (8): 731–755. <https://doi.org/10.31857/S0006813621080068>
- Nakashizuka T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous dearth of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). — Ecol. Res. 3: 21–35.
- [Nauchno-prikladnoy...] Научно-прикладной справочник по климату. 1990. Сер. 3. Многолетние данные. Вып. 34. Сахалинская область. Л. 351 с.
- [Neshataeva] Нешатаева В.Ю. 2009. Растительность полуострова Камчатка. М. 537 с.
- [Neshataeva et al.] Нешатаева В.Ю., Пестеров А.О., Коралев А.П. 2021. Растительность восточного вулканического пояса Камчатки (в пределах Кроноцкого заповедника). СПб. 328 с.
- Nishimura A., Tsuyuzaki Sh., Haraguchi A. 2009. A chronosequence approach for detecting revegetation patterns after Sphagnum-peat mining, northern Japan. — Ecol. Res. 24: 237–246. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0499-8>
- [Polokhin] Плохин О.В. 2017. Морфологические особенности и кислотно-основные свойства почв центральной части острова Уруп (Курильский архипелаг). — Научное обозрение. Биологические науки. 5: 18–22. <https://doi.org/10.17513/srbs.1084>
- [Polokhin] Полохин О.В. 2019. Морфолого-генетическая специфика почв острова Уруп. — Международный научно-исследовательский журнал. 12(90): 186–189. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2019.90.12.035>
- [Popov] Попов Н.А. 1973. Леса южных Курильских островов и перспективы их использования. — В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока (труды конференции). Красноярск. С. 59–69.
- [Probatova, Barkalov] Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю. 2015. Новые таксоны мятлика (*Poa* L., Poaceae) с Дальнего Востока России. — Новости сист. высш. раст. 46: 57–65.
- [Razjigaeva, Ganzey] Разжигеева Н.Г., Ганзей Л.А. 2006. Обстановки осадконакопления островных территорий в плейстоцене–голоцене. Владивосток. 365 с.
- [Razjigaeva et al.] Разжигеева Н.Г., Ганзей Л.А., Гребенникова Т.А., Белянина Н.И., Ганзей К.С., Кайстренко В.М., Арсланов Х.А., Максимов Ф.Е., Рыбин А.В. 2019. Проявление климатических изменений и природных катастроф в позднем голоцене на юге о. Уруп (Курильские острова). — Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 3: 37–53. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-3-37-53>
- [Razjigaeva et al.] Razjigaeva N.G., Ganzey L.A., Arslanov Kh.A., Pshenichnikova N.F. 2022. Coastal dunes of Urup Island (Kuril Islands, North-Western Pacific): palaeoclimatic and environmental archive. — Geosystems of Transition Zones. 6 (2): 100–113. <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.2>
- [Sabiroy, Sabirova] Сабиров Р.Н., Сабирова Н.Д. 2005. Дикорастущие декоративные растения о. Уруп. — Вестник Сахалинского музея. 12: 386–397.
- Sasaki T., Katabuchi M., Kamiyama Ch., Shimazaki M., Nakashizuka T., Hikosaka K. 2013. Variations in Species Composition of Moorland Plant Communities Along Environmental Gradients Within a Subalpine Zone in Northern Japan. — Wetlands. 33 (2): 269–277. <https://doi.org/10.1007/s13157-013-0380-6>
- [Seledets] Селедец В.П. 1969. К ботанико-географическому районированию острова Итуруп (Южные Курилы). — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 181–192.
- [Seledets] Селедец В.П. 1970. К эколого-ценотической характеристике растительности береговой зоны острова Итуруп. — Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. 3 (15): 9–14.

- [Shennikov] Шеников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л. 445 с.
- [Sofronova et al.] Софронова Е.В. (ред.), Афонина О.М., Бойчук М.А., Дорошина Г.Я., Федосов В.Э., Ганасевич Г.Н., Казакова М.В., Кузьмина Е.Ю., Лапшина Е.Д., Ликсакова Н.С., Попова Н.Н., Шильников Д.С., Смагин В.А., Вильк Е.Ф. 2020. Новые бриологические находки. 15. — *Arctoa* 29: 75–97. <https://doi.org/10.15298/arctoa.29.06>
- Sofronova E.V., Afonina O.M., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Erzhapova R.S., Fedosov V.E., Grishutkin O.G., Kucherov I.B., Kurbatova L.E., Kutenkov S.A., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maksimov A.I., Mamontov Yu.S., Neshataeva V.Yu., Pechenkina K.O., Popova N.N., Potemkin A.D., Schutyakov D.S., Shchukina K.V., Shkurko A.V., Skvortsov K.I., Yambushe A.R. 2022. New Bryophyte Records. 18. — *Arctoa* 31: 62–75. <https://doi.org/10.15298/arctoa.31.09>
- [Spravochnik...] Справочник по климату СССР. 1970. Вып. 34. Ч. 2. Л.: Гидрометеиздат, 200 с.
- Takahashi H. 2004. Distribution patterns of gymnosperms in Sakhalin and a comparison with those in the Kurils: newly proposed S-K index. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 1: 3–13.
- Takahashi H. 2006. Geographical Distribution Patterns of the Ericaceae in Sakhalin and the Kurils. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 2: 1–39.
- Takahashi H. 2009. Geographical Distribution Patterns of the Apiaceae in Sakhalin and the Kuril Islands. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 3: 1–34.
- Tatewaki M. 1928. On the plant communities in the middle part of the island of Urup in the Kuriles. — *Bot. Mag. Tokyo*. 42: 426–436.
- Tatewaki M. 1931. The Primary survey of the Vegetation of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture. Hokkaido Imperial University*. 29 (4): 127–190.
- Tatewaki M. 1933. The Phytogeography of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture. Hokkaido Imperial University*. 29 (5): 191–363.
- Tatewaki M. 1957. Geobotanical studies on the Kurile Islands. — *Acta Horti Gotoburgensis*. 21: 43–123.
- [Tzvelev, Probatova] Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М. 646 с.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2010. Проблема классификации растительности. — *Бот. журн.* 95 (9): 1201–1218.
- [Vlastova] Властова Н.В. 1960. Торфяные болота Сахалина. М.—Л. 167 с.
- [Vorob'ev] Воробьев Д.П. 1963. Растительность Курильских островов. М.—Л. 92 с.
- [Yaroshenko] Ярошенко П.Д. 1960. Бамбуковые заросли Южных Курильских островов. — В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан. С. 155–165.

NEW DATA ON VEGETATION AND SOILS OF URUP (KURIL ISLANDS)

N. S. Liksakova^{a, #}, E. A. Glazkova^{a, ##}, E. Yu. Kuzmina^{a, ###}, and S. F. Khokhlov^{b, ####}

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

^bV.V. Dokuchaev Soil Science Institute
Pyzhyovskiy Lane, 7, Bld. 2, Moscow, 119017, Russia

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

^{##}e-mail: elena.glazkova@binran.ru; eglazkova@hotmail.com

^{###}e-mail: kuzmina@binran.ru; ekuzmina@yandex.ru

^{####}e-mail: khokhlov2000@mail.ru

The article presents new data on the vegetation of the island of Urup (Kuril Islands) obtained during the research of the authors in 2019 and 2021. The characteristics of the main forest communities (Erman's birch forests, willow forests and *Pinus pumila* thickets), as well as rock and mire vegetation and vegetation of disturbed habitats, are given. The ecological-phytocenotic classification of the studied communities has been refined or carried out for the first time, the tables of geobotanical descriptions for a number of associations are given. Patterns of vegetation distribution in river valleys are considered. It is shown that in the northern part of the island, in the vegetation cover of the Pacific side, the role of mires and shrub communities increases in comparison with the Okhotsk Sea side. The description of soils is given in connection with the plant communities formed on them. The reasons of the revealed regularities are discussed, in particular, the influence of the relief, cold oceanic winds and fogs on the vegetation cover of the island.

Keywords: Erman's birch forests, *Pinus pumila* thickets, rock vegetation, mire vegetation, vegetation of river valleys, eco-phytocenotic classification, Kuril Islands, Urup

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the organizers and participants of the Complex Expedition "Eastern Bastion — Kuril Ridge" held by Expedition Center of the Ministry of De-

fense of the Russian Federation and the Russian Geographical Society.

The work of authors from the Komarov Botanical Institute RAS was held within the framework of the state task on

the following projects: “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, principles of organization”, № 121032500047-1 (study of N.S. Liksakova), “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources”, № AAAA-A 19-119031290052-1 (study of E.A. Glazkova), “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”, № 121021600184-6 (study of E.Yu. Kuzmina). The work of S.F. Khokhlov was carried out as part of the research project 0591-2019-0028 “Development of new approaches to mapping, monitoring and classification of soils for information support for optimization of the use of soil resources of Russia”. Subtheme 28.4 “To clarify knowledge about the soils of Russia”.

REFERENCES

- Atlas Kuril'skykh ostrovov [Atlas of the Kuril Islands]. 2009. Moscow, Vladivostok. 516 p. (In Russ.).
- Barkalov V.Yu. 2002. Ocherk rastitel'nosti [Outline of the vegetation]. — Flora and fauna of the Kuril Islands (Materials of the international Kuril project). Vladivostok. P. 35–66 (In Russ.).
- Barkalov V.Yu. 2009. Flora of the Kuril Islands. Vladivostok. 468 p. (In Russ.).
- Boch M.S., Mazing V.V. 1979. Ekosistemy bolot SSSR [Mire ecosystems of USSR]. Leningrad. 188 p. (In Russ.).
- Czernyadjeva I.V., Ahti T., Boldina O.N., Chesnokov S.V., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Fedosov V.E., Khetagurov Kh.M., Konoreva L.A., Kotkova V.M., Kuzmina E.Yu., Lavrentiev M.V., Liksakova N.S., Nikolayev I.A., Popova N.N., Safronova T.V., Shadrina S.N., Yakovchenko L.S. 2020. New cryptogamic records. 6. — *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 54 (2): 537–557.
<https://doi.org/10.3111/nsnr/2020.54.2.537>
- Egorova Ye.M. 1970. K ekologo-geograficheskoy kharakteristike skal'noy flory Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov [On the ecological and geographical characteristics of the rocky flora of Sakhalin and the Kuril Islands]. — *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR*. 5 (1): 30–37 (In Russ.).
- Ellis L.T., Alataş M., Aleffi M., Álvaro Alba W.R., Berra Infante D.A., Cárdenas Espinosa K.A., Aziz Md.N., Bakalin V.A., Bergamo Decarli G., Boiko M., Zagorodniuk N., E.A. Borovichev E.A., Brusa G., Cano M.J., Jiménez J.A., Choi S.S., Draper I., Lara F., Dunlin M.V., Enroth J., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Garilleti R., Albertos B., Gradstein S.R., Graulich A., Hugonnot V., Hyun C.W., Kırmacı M., Filiz F., Çatak U., Konstantinova N.A., Savchenko A.N., Kropik M., Kučera J., Kürschner H., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maity D., Martin P., McIntosh T.T., van Melick H.M.H., Moncada B., Németh Cs., O'Leary S.V., Peñaloza-Bojacá G.F., Maciel-Silva S.A., Poponessi S., Cogoni A., Porley R.D., Potemkin A.D., Puglisi M., Sciandrello S., Rawat K.K., Sahu V., Paul R.R., Ryan M., Saha P., Salas D.S., Segarra-Moragues J.G., Sguazzin F., Shafigullina N.R., Shevock J.R., Ștefănuț S., Uyğur A., Karaman Erkul S., Ursavaş S., Özen A., Zechmeister H.G., Zander R.H. 2021. New national and regional bryophyte records, 66. — *Journal of Bryology*. 43 (2): 193–212.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1942590>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Alia M.H.B., Burghardt M., Cabezudo B., Cano M.J., Cottet A.C., Csiky J., Deme J., Erzberger P., Evangelista M., Glazkova E.A., Gómez-González D., Guerra J., Jiménez J.A., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Messuti M.I., Natcheva R., Norhazrina N., Pantović J.P., Papp B., Potemkin A.D., Rodríguez-Quiel E., Sabovljević M.S., Spitale D., Ștefănuț S., Syazwana N., Tossou M.G., Vilnet A.A. 2022. New national and regional bryophyte records, 70. — *Journal of Bryology*. 44 (2).
<https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2095145>
- FAO, ISRIC, and ISSS. 2014. World Reference Base for Soil Resources. Rome.
- Ganzei K. 2015. Some geo-botanic features of the Kurile Islands. — *Miscellanea Geographica. — Regional Studies on Development*. 19 (2): 33–39.
<https://doi.org/10.1515/mgrsd-2015-0004>
- Gimingham C.H. 1984. Some mire systems in Japan. — In: *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. 44 (3): 169–176.
<https://doi.org/10.1080/03746608408685385>
- Glazkova E.A., Liksakova N.L. 2020. New and rare alien vascular plant species from the Kurils islands. — *Bot. Zhurn.* 105 (12): 1226–1234 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S000681362010004X>
- Glazkova E.A., Liksakova N.S. 2021a. New and Rare Vascular Plant Species of the Kuril Islands: Distribution, Ecology, and Population Status. — *Contemporary Problems of Ecology*. 14 (2): 128–137.
<https://doi.org/10.1134/S1995425521020049>
- Glazkova E.A., Liksakova N.S. 2021b. Novyye i redkiye vidy sosudistyykh rasteniy s Kuril'skikh ostrovov: rasprostraneniye, ekologiya i sostoyaniye populyatsii [New and Rare Vascular Plant Species of the Kuril Islands: Distribution, Ecology, and Population Status] *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 2: 162–173 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SEJ20210203>
- Grishin S.Yu. 2008. Geografiya rastitel'nogo pokrova Kuril'skikh ostrovov (k karte rastitel'nosti arhipelaga) [Geography of vegetation of the Kuril Islands (to vegetation map of the archipelago)]. — *News of the Russian Geographical Society*. 140 (5): 8–15 (In Russ.).
- Grishin S.Yu., Barkalov V.Yu. 2009. Vegetative cover of the northern Kuriles. — *Vestnik of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*. 3: 61–69 (In Russ.).
- Grishin S.Yu., Terekhina N.V. 2012. Vegetation cover of Matua Island (the Kuril Islands). — *Komarovskiye chteniya*. LIX: 188–229 (In Russ.).
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. — *J. Veg. Sci.* 12: 589–591.
<https://doi.org/10.2307/3237010>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E.,

- Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zhelezнова G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Kolesnikov B.P. 1963. Geobotanicheskoye rayonirovaniye Dal'nego Vostoka i zakonornosti razmeshcheniyae-go rastitel'nykh resursov [Geobotanical zonation of the Far East and patterns of its plant resources allocation]. — *Questions of geography of the Far East*. 6: 158–182 (In Russ.).
- Korznikov P.A., Popova K.B. 2018. Floodplain tall-herb forests on Sakhalin Island (class *Salicetea sachalinensis* Ohba 1973). — *Vegetation of Russia*. 33: 66–91 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.33.66>
- Kostenkov N.M., Oznobikhin V.I., Shlyakhov S.A. 2009. Pochvennyy pokrov [Soil cover]. — In: *Atlas Kuril'skiykh ostrovov*. Moscow, Vladivostok. P. 262–277.
- Krestov P.V. 2004. Plant cover of Commander islands. — *Bot. Zhurn.* 89 (11): 1740–1762 (In Russ.).
- Liksakova N.S., Glazkova E.A., Kuz'mina E.Yu. 2021. To the vegetation of Urup Island (the Kuriles). — *Bot. Zhurn.* 106 (8): 731–755 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621080068>
- Nakashizuka T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous dearth of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). — *Ecol. Res.* 3: 21–35.
- Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimatu. Sakhalinslaysia oblast' [Scientific and applied guide to climate, Sakhalin Region]. 1990. 3(34). Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Neshataeva V.Yu. 2009. Rastitel'nost' poluoostrova Kamchatka [Vegetation of the Kamchatka Peninsula]. Moscow. 537 p. (In Russ.).
- Neshataeva V.Yu., Pesterov A.O., Korablev A.P. 2021. Rastitel'nost' vostochnogo vulkanicheskogo poyasa Kamchatki (v predelakh Kronotskogo zapovednitsa) [Vegetation of the eastern volcanic belt of Kamchatka (within the Kronotsky Reserve)]. St. Petersburg. 328 p. (In Russ.).
- Nishimura A., Tsuyuzaki Sh., Haraguchi A. 2009. A chronosequence approach for detecting revegetation patterns after Sphagnum-peat mining, northern Japan. — *Ecol. Res.* 24: 237–246. <http://doi.org/10.1007/s11284-008-0499-8>
- Plokhin O.V. 2017. Morphological peculiarities and acid-basic properties of the soil the central part of Urup Island (Kuril archipelago). — *Scientific review. Biological sciences*. 5: 18–22 (In Russ.). <http://doi.org/10.17513/srbs.1084>
- Plokhin O.V. 2019. Morphological and genetic features of soils in Urup island. — *International Research Journal*. 12 (90): 186–189. <http://doi.org/10.23670/IRJ.2019.90.12.035>
- Popov N.A. 1973. Lesa Yuzhnykh Kuril'skikh ostrovov i perspektivy ikh ispol'zovaniya [Forests of the Southern Kuril Islands and prospects for their use]. — In: *Materi-aly po izucheniyu lesov Sibiri i Dal'nego Vostoka (trudy konferentsii)*. Krasnoyarsk. P. 59–69 (In Russ.).
- Probatova N.S., Barkalov V.Yu. 2015. Novyye taksony myatlika (*Poa* L., Poaceae) s Dal'nego Vostoka Rossii [New taxa of *Poa* from Russian Far East]. — *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 46: 57–65 (In Russ.).
- Razjigaevaa N.G., Ganzey L.A. 2006. Sedimentary environments on islands in Pleistocene-holocene. Vladivostok. 365 p. (In Russ.).
- Razjigaevaa N.G., Ganzey L.A., Grebennikova T.A., Be-lyanina N.I., Ganzei K.S., Kaistrenko V.M., Arslanov Kh.A., Maksimov F.E., Rybin A.V. 2019. Manifestation of late holocene climatic changes and natural hazards on the south of Urup island (Kuril archipelago). — *Bulletin of the North-East Scientific Center RAS, Far East Branch*. 3: 37–53 (In Russ.). <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-3-37-53>
- Razjigaevaa N.G., Ganzey L.A., Arslanov Kh.A., Pshenichnikova N.F. 2022. Coastal dunes of Urup Island (Kuril Islands, North-Western Pacific): palaeoclimatic and environmental archive. — *Geosystems of transition zones*. 6 (2): 100–113. <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.2>
- Sabirov R.N., Sabirova N.D. 2005. Dikorastushchiye dekorativnyye rasteniya o. Urup [Wild decorative plants of the Urup Island]. — *Bulletin of the Sakhalin Museum*. 12: 386–397 (In Russ.).
- Sasaki T., Katabuchi M., Kamiyama Ch., Shimazaki M., Nakashizuka T., Hikosaka K. 2013. Variations in Species Composition of Moorland Plant Communities Along Environmental Gradients Within a Subalpine Zone in Northern Japan. — *Wetlands*. 33 (2): 269–277. <http://doi.org/10.1007/s13157-013-0380-6>
- Seledets V.P. 1969. K botaniko-geograficheskomy raionirovaniyu ostrova Iturup (Yuzhnyye Kurily) [To the botanical and geographical zoning of Iturup Island (Southern Kuriles)]. — In: *Voprosy botaniki na Dal'nem Vostoke*. Vladivostok. P. 181–192 (In Russ.).
- Seledets V.P. 1970. K ekologo-tsenoticheskoy kharakteristike rastitel'nosti beregovoy zony ostrova Iturup [On the ecological and cenotic characteristics of vegetation of the coastal zone of Iturup Island]. — *Isvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk* 3 (15): 9–14 (In Russ.).
- Shennikov A.P. 1964. Vvedeniye v geobotaniku [Introduction to Geobotany]. Leningrad. 445 p. (In Russ.).
- Sofronova E.V. (ed.), Afonina O.M., Boychuk M.A., Doroshina G.Ya., Fedosov V.E., Ganasevich G.N., Kazakova M.V., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Liksakova N.S., Popova N.N., Shilnikov D.S., Smagin V.A., Vilk E.F. 2020. New bryophyte records. 15. — *Arctoa*. 29: 75–97. (In Russ.). <https://doi.org/10.15298/arctoa.29.06>
- Sofronova E.V., Afonina O.M., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Erzhapova R.S., Fedosov V.E., Grishutkin O.G., Kucherov I.B., Kurbatova L.E., Kutenkov S.A., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maksimov A.I., Mamontov Yu.S., Neshataeva V.Yu., Pechenkina K.O., Popova N.N., Potemkin A.D., Schutyakov D.S.,

- Shchukina K.V., Shkurko A.V., Skvortsov K.I., Yambushe A.R. 2022. New Bryophyte Records. 18. — *Arctoa*. 31: 62–75.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.09>
- Spravochnik po klimatu SSSR. 1970. 34 (2). Leningrad. 200 p.
- Takahashi H. 2004. Distribution patterns of gymnosperms in Sakhalin and a comparison with those in the Kurils: newly proposed S-K index. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 1: 3–13.
- Takahashi H. 2006. Geographical Distribution Patterns of the Ericaceae in Sakhalin and the Kurils. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 2: 1–39.
- Takahashi H. 2009. Geographical Distribution Patterns of the Apiaceae in Sakhalin and the Kuril Islands. — *Biodiversity and biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin*. 3: 1–34.
- Tatewaki M. 1928. On the plant communities in the middle part of the island of Urup in the Kuriles. — *Bot. Mag. Tokyo*. 42: 426–436.
- Tatewaki M. 1931. The Primary survey of the Vegetation of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University*. 29 (4): 127–190.
- Tatewaki M. 1933. The Phytogeography of the Middle Kuriles. — *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University*. 29 (5): 191–363.
- Tatewaki M. 1957. Geobotanical studies on the Kurile Islands. — *Acta Horti Gotoburgensis*. 21: 43–123.
- Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. *Zlaki Rossii* [Grasses of Russia]. Moscow. 646 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2010. The problem of vegetation classification. — *Bot. Zhurn.* 95(9): 1201–1218 (In Russ.).
- Vlastova N.V. 1960. *Torfyanyye bolota Sakhalina* (Sakhalin peat bogs). Moscow; Leningrad. 167 p. (In Russ.).
- Vorob'ev D.P. 1963. *Rastitel'nost' Kuril'skikh ostrovov* [Vegetation of the Kuril Islands]. Moscow; Leningrad. 92 p. (In Russ.).
- Yaroshenko P.D. *Bambukovyye zarosli Yuzhnykh Kuril'skikh* [Bamboo thickets of the Southern Kuril Islands]. — In: *Materialy po prirodnym resursam Kaamchatki i Kuril'skikh ostrovov*. Magadan. P. 155–165 (In Russ.).

О ВОЗМОЖНОСТИ ВЛИЯНИЯ РЕЛЬЕФА ПОВЕРХНОСТИ КЛЕТОК НА УСТЬИЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

© 2023 г. А. А. Паутов^{1,*}, Е. Г. Крылова¹, Ю. О. Сапач¹,
О. В. Яковлева², К. А. Ахметгалеева¹, И. А. Паутова²

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

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

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

Поступила в редакцию 06.02.2023 г.

После доработки 10.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Складки часто присутствуют на поверхности клеток устьичных комплексов. Это позволяет предположить, что они влияют на устьичные движения. Чтобы оценить справедливость этого предположения, изучены устьичные комплексы с разным рельефом поверхности их клеток, а именно, комплексы с латеральными складками, краевыми устьичными кольцами, кольцами выступов, перистоматическими кольцами, а также складками, расположенными на побочных и основных клетках эпидермы без видимого порядка у *Acokanthera oblongifolia*, *A. oppositifolia*, *Prunus laurocerasus*, *Populus tremula*, *Osmanthus yunnanensis*, *Raphiolepis ×delacourii*, *Ternstroemia gymnanthera*. У всех изученных видов обнаружена деформация устьиц, обусловленная наличием складок микрорельефа. Поскольку процессы деформации лежат в основе устьичных движений, можно заключить, что складки поверхности клеток устьичных комплексов принадлежат к числу структурных особенностей этих клеток, которые способны влиять на механику устьичных движений.

Ключевые слова: устьичный комплекс, замыкающая клетка, побочная клетка, складки поверхности, устьичные движения

DOI: 10.31857/S0006813623030109, **EDN:** VQYPEW

Устьица относятся к числу наиболее активно изучаемых структурных элементов растений. За более чем столетнюю историю их изучения накоплен огромный массив данных и сложились устойчивые представления о механике устьичных движений. Не вызывает сомнений, что в основе активных устьичных движений лежит деформация замыкающих клеток, которая зависит от тургорного давления в этих клетках и строения их стенок. Согласно наиболее распространенной версии, в качестве осмотиков выступают ионы калия и хлора, а также малат (Fischer, 1968; Raschke, 1975; Outlaw, 1983). Что касается роли клеточных стенок в устьичных движениях, то зачастую исключительная роль отводится радиальной мицелляции, то есть наличию в стенках микрофибрилл целлюлозы, которые опоясывают замыкающие клетки (Aylor et al., 1973; Woolfenden et al., 2017).

Эти взгляды пришли на смену представлениям, полагавшим, что роль осмотиков играют сахара (Lloyd, 1908; цит. по Santelia, Lawson, 2016), а направление деформации замыкающих клеток

определяется неравномерным утолщением их стенок (Jost, 1907; Guttentberg, 1959). Несмотря на наличие упомянутых выше устойчивых представлений, есть и другие взгляды на устьичные движения. Так, ряд исследователей убежден в том, что важная роль в качестве осмотика, обеспечивающего поддержание устьичной апертуры в открытом состоянии, а также в достижении компромисса между ассимиляцией углерода и потерей воды через устьица, то есть состоянием устьичной щели, может принадлежать сахарозе (Santelia, Lawson, 2016).

Не все однозначно и с исключительной ролью радиальной мицелляции. Прежде всего, стоит отметить, что ее роль рассматривается на примере устьиц, чьи замыкающие клетки имеют почковидную форму, лежат на одном уровне с побочными клетками и при увеличении тургорного давления совершают латеральные движения, вдавливаясь при этом в побочные клетки (Aylor et al., 1973; Franks, Farquhar, 2007). Однако, замыкающие клетки далеко не всех видов растений занимают такое положение в эпидерме и (или) совер-

шают такие же движения при изменении в них тургорного давления. Показательно сопоставление устьичных движений *Tradescantia virginiana*, *Huperzia prolifera*, *Nephrolepis exaltata*, имеющих разные утолщения стенок замыкающих клеток (Franks, Farquhar, 2007). Были изучены поперечные срезы устьичных комплексов, то есть замыкающих и побочных клеток, у быстро замороженных листьев. Оказалось, что устьичные движения коррелируют с характером утолщения стенок замыкающих клеток. При этом замыкающие клетки *H. prolifera* и *N. exaltata* не совершали, в отличие от *T. virginiana*, латеральных движений. При набухании замыкающих клеток *H. prolifera* их внутренние тангентальные стенки смещались в подустыичную полость. В свою очередь, у *N. exaltata* изгибались как внутренние, так и наружные тангентальные стенки замыкающих клеток.

При обсуждении роли структурных особенностей стенок клеток, входящих в состав устьичных комплексов, нельзя не отметить частое наличие на их поверхности складок. Они могут представлять собой как складки кутикулы, субкутикулярное пространство которых заполнено пектиновыми веществами, так и покрытые кутикулой гребневидные выросты целлюлозных стенок (Koch et al., 2009; Pautov et al., 2022). Эти складки могут по-разному располагаться на клетках устьичных комплексов.

Перечислим основные типы расположения складок, между которыми могут быть переходные варианты, на клетках устьичных комплексов. 1. Расходящиеся складки, или расходящиеся бороздки (Stace, 1965) — складки более или менее равномерно расходятся во все стороны от устьища. В отличие от них, латеральные складки отходят в стороны от дорсальных стенок замыкающих клеток. При этом складки отсутствуют на полюсах устьища. 2. Перистоматические кольца (Wilkinson, 1979) — окружающие устьище кольцеобразные складки или складка, которые располагаются на околоустьичных клетках (соседних или побочных клетках, а в некоторых типах устьичных комплексов и на основных клетках эпидермы, лежащих на полюсах устьища). В отличие от перистоматических колец, продольные складки лежат вдоль дорсальных стенок замыкающих клеток, не смыкаясь на полюсах устьища в замкнутые кольца (кольцо). 3. Складки микрорельефа могут располагаться на околоустьичных клетках без видимого порядка. 4. Устьичные кольца (Pautov et al., 2019) — опоясывающие устьища кольцеобразные складки, расположенные на замыкающих клетках. Они могут находиться как непосредственно на стенках замыкающих клеток (краевые устьичные кольца), так и на наружных устьичных выступках (кольца выступов).

Приуроченность складок к клеткам устьичных комплексов дала повод для предположения, что от них может зависеть деформация этих клеток при изменении в них тургорного давления. Компьютерное моделирование, проведенное с использованием метода конечных элементов (FEM), свидетельствует о том, что как устьичные выступы, так и складки микрорельефа действительно способны влиять на устьичные движения (Pautov et al., 2017; 2019). Однако результаты моделирования не могут считаться безупречным доказательством такого влияния по крайней мере по двум причинам. Во-первых, довольно сложно воспроизвести в деталях моделируемый объект. Именно по этой причине некоторые модели, в которых отрицается роль в устьичных движениях геометрии клеточных стенок, не кажутся убедительными (см, например, Woolfenden et al., 2017). Во-вторых, возникают значительные сложности с тем, какие механические характеристики следует задать стенкам клеток модельного устьища. Об этих сложностях свидетельствует, например, разброс значений модуля Юнга первичных клеточных стенок — от менее 10 МПа до более 2 ГПа (Radotić et al., 2012; Forouzech et al., 2013; Digiuni et al., 2015).

В данной работе предпринята попытка оценки того, могут ли складки поверхности обладать жесткостью, достаточной для того, чтобы вызывать деформацию стенок клеток устьичных комплексов, прежде всего — стенок замыкающих клеток. С целью выявления таких деформаций с помощью сканирующей (СЭМ) и трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) изучены устьичные комплексы, имеющие разную организацию складчатого рельефа поверхности их клеток, а именно, комплексы с латеральными складками, перистоматическими и устьичными кольцами, со складками, расположенными без видимого порядка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в ботанических садах им. Петра Великого БИН РАН и Санкт-Петербургского государственного университета, в парке Сергиевка — памятнике природы регионального значения (Петродворцовый район Санкт-Петербурга), а также в субтропическом ботаническом саду Кубани “Белые ночи” (Лазаревский район Сочи).

Изучена поверхность клеток устьичных комплексов *Acokanthera oblongifolia* (Hochst.) Codd (Aporocynaceae), *A. oppositifolia* (Lam.) Codd (Aporocynaceae), *Osmanthus yunnanensis* (Franch.) P.S. Green (Oleaceae), *Populus tremula* L. (Salicaceae), *Prunus laurocerasus* L. (Rosaceae), *Raphiolepis ×delacourii* André (Rosaceae), *Ternstroemia gymnanthera* (Wight et Arn.) Bedd. (Pentaphylacaceae). Названия

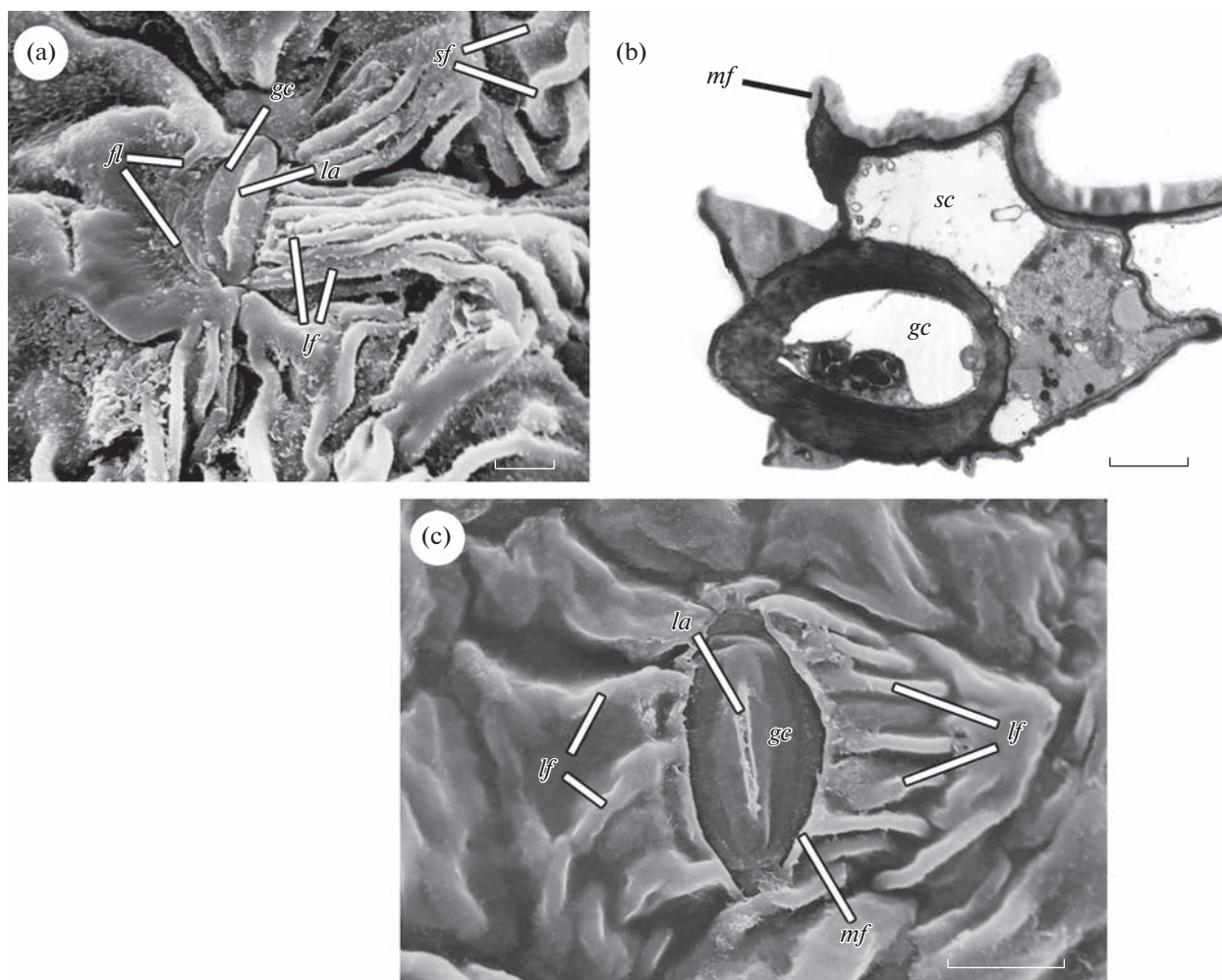


Рис. 1. Устьичные комплексы с латеральными складками у *Populus tremula*. а, с – первичный (а) и вторичный (с) устьичные комплексы по данным СЭМ, b – фрагмент поперечного среза вторичного устьичного комплекса по данным ТЭМ. gc – замыкающая клетка, sc – побочная клетка, la – апертюра наружных устьичных выступов, mf – краевая складка побочной клетки, lf – латеральные складки, fl – продольные складки, sf – складки поверхности основных клеток эпидермы. Масштабные линейки: а, с – 10 мкм; b – 2 мкм.

Fig. 1. Stomatal complexes with lateral folds in *Populus tremula*. а, с – primary (а) and secondary (с) stomatal complexes under SEM, b – fragment of cross section of a stomatal complex under TEM. gc – guard cell, sc – subsidiary cell, la – outer stomatal ledge aperture, mf – marginal fold of subsidiary cell, lf – lateral folds, fl – longitudinal folds, sf – folds of the surfaces of ordinary epidermal cells. Scale bars: а, с – 10 μ m; b – 2 μ m.

видов приведены в соответствии с International Plant Names Index (IPNI) (<https://www.ipni.org>. Дата обращения 10.06.2022).

Три завершивших рост листа были взяты с трех растений перечисленных выше видов. Изучены фрагменты листовой пластинки, взятые из ее средней части между главной жилкой и краем листа. Материал для электронной микроскопии фиксировали в 3%-м растворе глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4) с пост-фиксацией в 2%-м растворе OsO₄ на 0.1 М фосфатном буфере (pH 8.0). После обезвоживания в серии спиртов и ацетонов возрастающих концентраций материал заключали в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы клеток эпидермы

толщиной 2 мкм и ультратонкие срезы толщиной 60 нм были изготовлены на ультратоме Ultracut E (Reichert-Yung, Vienna, Austria). Их контрастировали раствором цитрата свинца, приготовленного по методике E.S. Reynolds (Reynolds, 1963). Срезы были изучены на трансмиссионном электронном микроскопе Zeiss Libra 120 (Oberkochen, Germany).

Для сканирующей электронной микроскопии объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, проводили через смесь изоамилацетата со спиртом и чистый изоамилацетат. Затем образцы высушивали при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и изучали в микроскопе JSM-6390LA (Akishima, Japan).

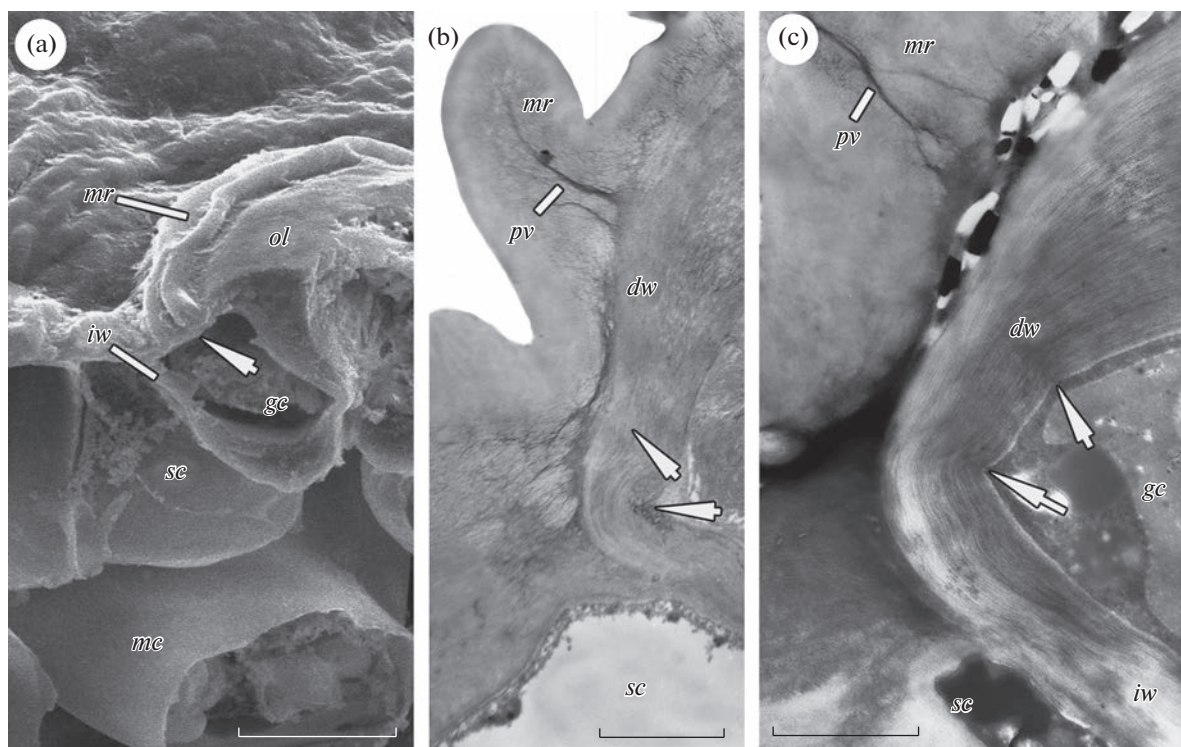


Рис. 2. Деформация стенок замыкающих клеток, лежащих под краевыми устьичными кольцами у *Acokanthera oblongifolia* (a), *Osmanthus yunnanensis* (b) и *Prunus laurocerasus* (c). а – фрагмент поперечного среза устьичного комплекса по данным СЭМ, б, с – поперечные срезы дорсальных стенок замыкающих клеток по данным ТЭМ. gc – замыкающая клетка, sc – побочная клетка, mc – клетка мезофилла, ol – наружный устьичный выступ, mr – краевое устьичное кольцо, pv – пектиновая прожилка, dw – дорсальная стенка замыкающей клетки, iw – внутренняя тангентальная стенка замыкающей клетки. Деформация стенок замыкающих клеток отмечена стрелками. Масштабные линейки: а – 10 мкм, б, с – 1 мкм.

Fig. 2. Deformation of the walls of the guard cells lying under marginal stomatal rings in *Acokanthera oblongifolia* (a), *Osmanthus yunnanensis* (b), and *Prunus laurocerasus* (c). а – fragment of cross section of a stomatal complex under SEM, б, с – cross sections of dorsal walls of guard cells under TEM. gc – guard cell, sc – subsidiary cell, mc – mesophyll cell, ol – outer stomatal ledge, mr – marginal stomatal ring, pv – pectin vein, dw – dorsal wall of the guard cell, iw – inner tangential wall of the guard cell. Deformation of the guard cell walls is marked with arrows. Scale bars: а – 10 μ m; б, с – 1 μ m.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из числа изученных в этой работе видов растений латеральные складки свойственны *Populus tremula*. Первичные устьица *P. tremula*, т.е. устьица первыми закладывающиеся в ходе гистогенеза эпидермы, в той или иной степени приподняты над поверхностью эпидермы. Происходит это в результате того, что сопровождающие их побочные клетки частично погружены под замыкающие клетки. Первичные устьичные комплексы относятся к латероцитному типу. Поверхность клеток, расположенных справа и слева от первичного устьица, представленного на рис. 1а несет по-разному расположенные складки: с одной стороны лежат отходящие от устьица латеральные складки, с другой – продольные складки. Все они представляют собой складки кутикулы с выраженным субкутикулярным пространством, заполненным пектиновыми веществами. Замыкающая клетка, в которую упираются отходящие от

устьица складки, сжата. Апертура наружных устьичных выступов закрыта и сильно изогнута (рис. 1а).

Вторичные устьичные комплексы *P. tremula* относятся к парацитному и латероцитному типам. Замыкающие и побочные клетки этих комплексов лежат на одном уровне друг с другом (рис. 1б). Край наружных тангентальных стенок побочных клеток частично перекрываются с замыкающими клетками, нависая над ними. Нависающие края несут складки (краевые складки побочных клеток), от которых отходят латеральные складки (рис. 1б, с). Как и в предыдущем случае, складки образованы кутикулой. Их субкутикулярное пространство также заполнено пектиновыми веществами. Степень перекрывания побочными клетками замыкающих клеток зависит от мощности латеральных складок (рис. 1с).

Краевые устьичные кольца наблюдаются у *Acokanthera oblongifolia*, *Osmanthus yunnanensis*,

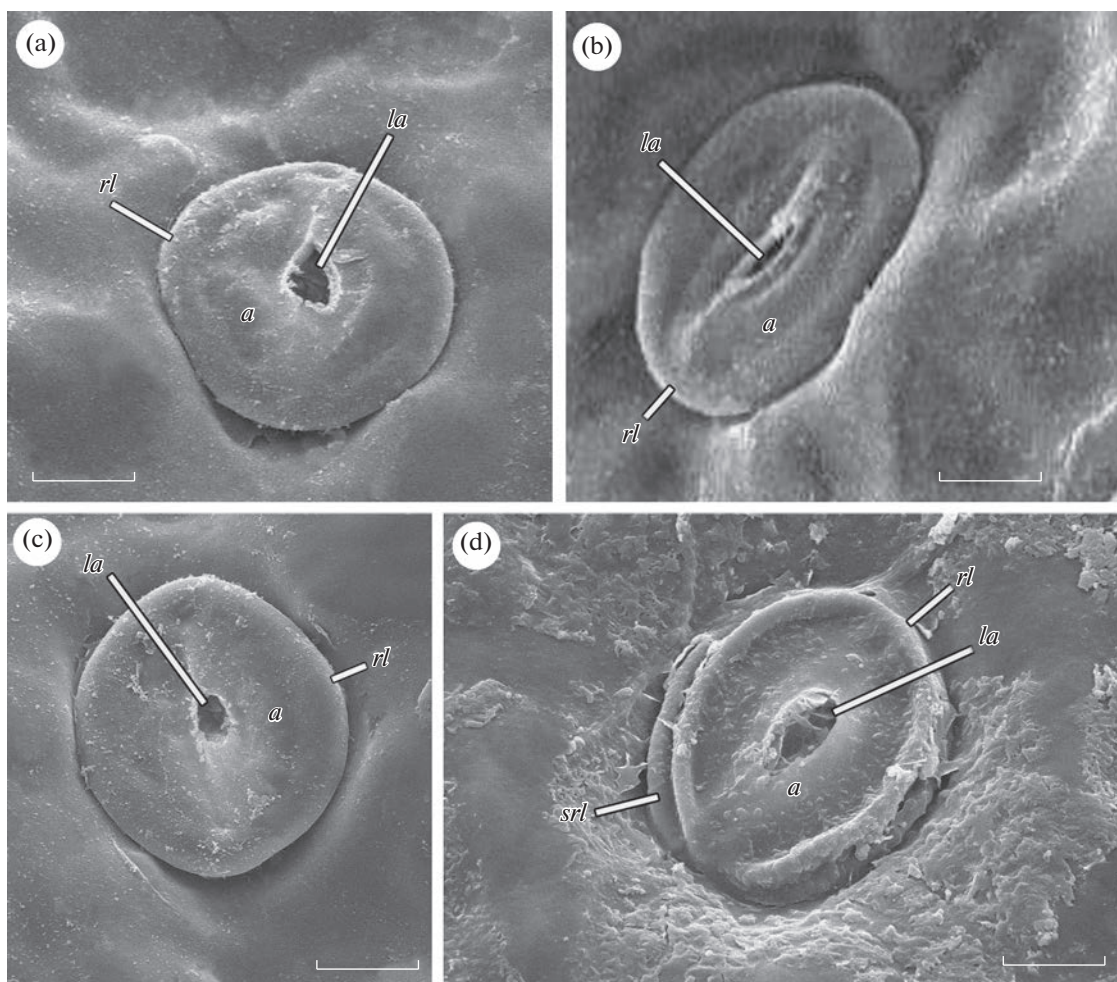


Рис. 3. Устьичные комплексы с кольцами выступов у *Acokanthera oppositifolia* (a–c) и *Ternstroemia gymnanthera* (d) (СЭМ). *la* – апертюра наружных устьичных выступов, *rl* – кольцо выступов, *srl* – дополнительное кольцо выступов, *a* – свод устьичной камеры, образованный наружными выступами. Устьица лежат в неглубоких ямках. Кольца выступов *A. oppositifolia* упираются в стенки ямок. Своды устьичных камер деформированы. Масштабные линейки: а–d – 10 мкм.

Fig. 3. Stomatal complexes with rings of ledges in *Acokanthera oppositifolia* (a–c) and *Ternstroemia gymnanthera* (d) (SEM). *la* – outer stomatal ledge aperture, *rl* – ring of ledges, *srl* – supplementary ring of ledges, *a* – arch of stomatal cavity formed with outer ledges. The stomata lie in shallow pits. Rings of ledges in *A. oppositifolia* push against the walls of the pits. Arches of stomatal cavities are deformed. Scale bars: a–d – 10 μ m.

Prunus laurocerasus (рис. 2a), имеющих, соответственно, энциклоцитные, латероцитные и аномоцитные устьичные комплексы. Кольца образованы кутикулой. Субкутикулярное пространство редуцировано до узких пектиновых прожилок (рис. 2b, c). Располагаясь на побочных клетках, устьица занимают поверхностное положение в эпидерме (рис. 2a). Согласно результатам моделирования, совместное присутствие на устьицах краевых устьичных колец и крупных наружных выступов ограничивает движение дорсальных и наружных тангентальных стенок замыкающих клеток. Слабая подвижность этих стенок компенсируется (при увеличении тургорного давления в замыкающих клетках) сильными движениями внутренних тангентальных стенок, приводящими

к погружению открывающейся устьичной щели поверхностно расположенных устьиц в эпидерму (Pautov et al., 2019). На приведенных микрофотографиях видна деформация дорсальных стенок под краевыми кольцами (рис. 2a–2c). Иными словами, краевые устьичные кольца способны оказывать механическое давление на дорсальные стенки набухающих замыкающих клеток и ограничивать их движения, что свидетельствует в пользу результатов моделирования.

Устьица *Acokanthera oppositifolia* имеют кольца выступов. Они входят в состав устьичных комплексов энциклоцитного типа. Как и в предыдущем случае устьица лежат на побочных клетках. Характерная черта каждого такого устьица – наличие гипертрофированно развитых наружных

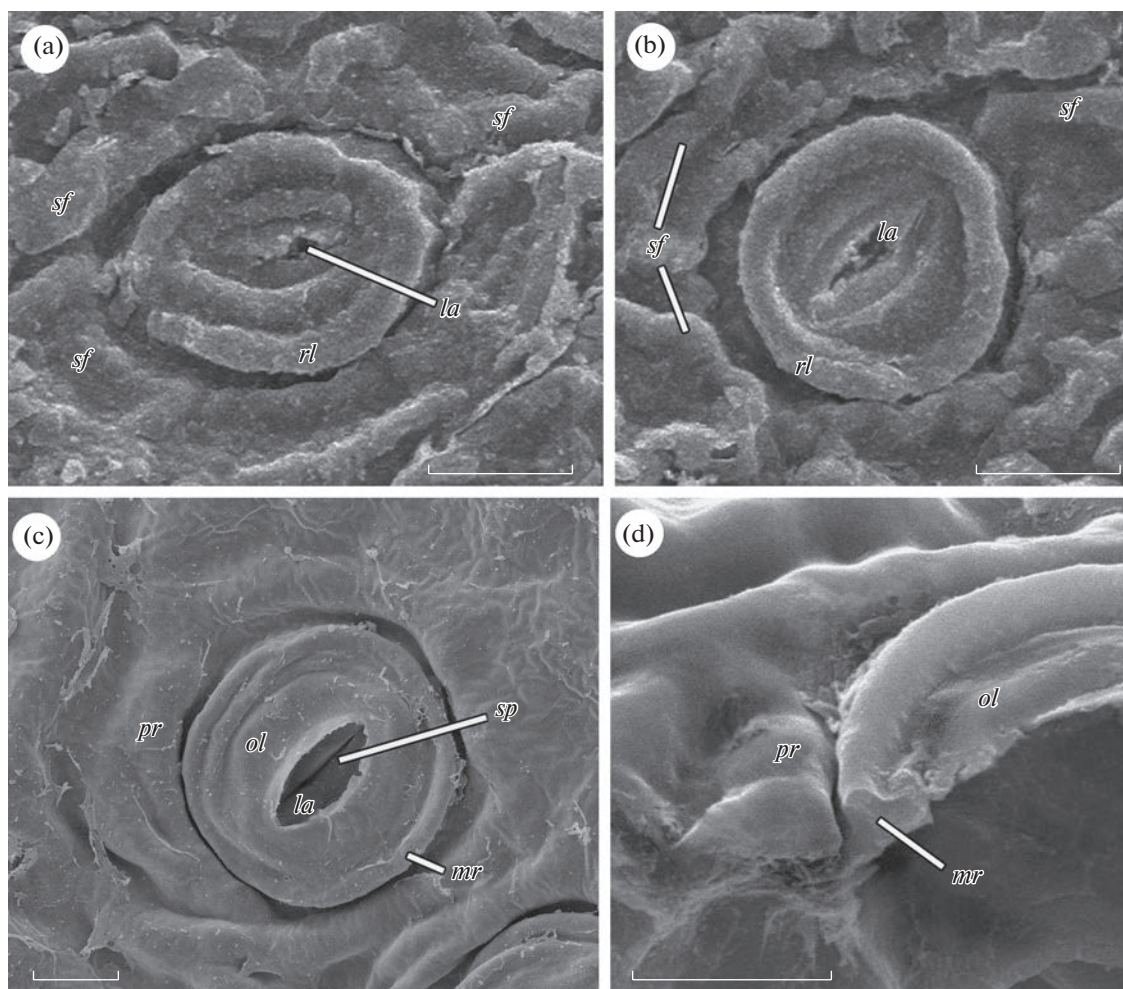


Рис. 4. Устьичные комплексы *Raphiolepis x delacourii* (a, b) и *Prunus laurocerasus* (c, d) со складками на побочных и соседних клетках (СЭМ). а–с – фрагменты поверхности листовой пластинки, d – фрагмент поперечного среза устьичного комплекса. *rl* – кольцо выступов, *mr* – краевое устьичное кольцо, *pr* – перистоматическое кольцо, *sf* – складки поверхности побочных клеток и основных клеток эпидермы, *ol* – наружный устьичный выступ, *la* – апертюра наружных устьичных выступов, *sp* – устьичная щель. Масштабные линейки: а–d – 10 мкм.

Fig. 4. Stomatal complexes of *Raphiolepis x delacourii* (a, b) and *Prunus laurocerasus* (c, d) with folds on subsidiary and neighbouring cells (SEM). а–с – fragments of leaf blade surface, d – fragment of a stomatal complex cross section. *rl* – ring of ledges, *mr* – marginal stomatal ring, *pr* – peristomal rim, *sf* – folds of the surfaces of subsidiary and ordinary epidermal cells, *ol* – outer stomatal ledge, *la* – outer stomatal ledge aperture, *sp* – stomatal pore. Scale bars: а–d – 10 μ m.

устьичных выступов, образующих стенки и свод устьичной камеры, на дне которой располагается устьичная щель. Апертюра наружных устьичных выступов узкая (4.9 ± 0.3 мкм, $n = 18$) (рис. 3а–3с). Свод устьичной камеры окаймлен образованной кутикулой кольцом выступов. Устьица слегка погружены в эпидерму. Каждое из них располагается в неглубокой ямке.

Функциональное значение притопленности устьиц носит дискуссионный характер. Напомним, что устьица *A. oppositifolia* лежат на побочных клетках. Таким образом, если бы не было ямок, то устьица бы открыто лежали на поверхности листа. Согласно традиционной точке зрения погруженность устьиц снижает подвижность воздуха над ними и, как следствие, уменьшает потери во-

ды. Такое представление оспаривается. Так, по мнению А. Roth-Nebelsick с соавторами (2009), основанному на результатах моделирования процессов транспирации, при разном расположении устьиц, само по себе погружение устьиц в ткани листа мало влияет на потери воды. К аналогичному выводу пришел G.J. Jordan с коллегами (2008). Проведенное ими изучение эпидермы представителей Proteaceae, включавшее палеоботанические материалы, показало, что появление целого ряда так называемых ксероморфных признаков, в том числе неглубокой погруженности устьиц, не было связано с аридизацией климата.

На представленных микрофотографиях поверхности листьев *A. oppositifolia* видно, что кольца выступов часто упираются в стенки углубле-

ний. При этом окаймленные кольцами своды устьичных камер в той или иной степени деформированы (рис. 3а–3с). Такая ситуация может иметь существенные последствия. Во-первых, ограничение стенками углублений движений наружных выступов, а с ними и движений наружных тангентальных стенок замыкающих клеток, неизбежно будет компенсировано движениями внутренних тангентальных стенок, от которых зависит состояние и положение устьичной щели. Во-вторых, неподвижность сводов наружных устьичных камер способствует сохранению небольшого диаметра апертуры наружных выступов. Это крайне значимый признак. Изучение устьичной проводимости *Quercus coccifera* показало, что она сильно зависит от величины апертуры наружных выступов: чем уже апертура, тем ниже устьичная проводимость. Такая оценка очень хорошо согласуется с наблюдениями в природе. Растения *Q. coccifera*, произрастающие в более аридных условиях, имеют более узкие апертуры наружных выступов (А. Roth-Nebelsick et al., 2013).

Определенное сходство в организации рельефа поверхности листа с только что рассмотренным у *A. oppositifolia* демонстрирует *Ternstroemia gymnanthera*. Устьичные комплексы этого вида относятся к аномоцитному типу. Сами устьица слегка погружены в эпидерму. Их наружные выступы несут кольца, но последние обычно не касаются стенок углублений. У таких устьиц отмечены случаи образования дополнительных колец выступов, лежащих вблизи стенок углублений (рис. 3d). Их наличие, вероятно, позволяет подобно кольцам выступов *Acokanthera oppositifolia* ограничивать движения наружных тангентальных стенок, что может способствовать движениям других стенок замыкающих клеток.

Устьичные комплексы *Raphiolepis ×delacourii* относятся к стефанокитному типу. Их устьица имеют гипертрофированно развитые наружные выступы, образующие стенки и своды устьичных камер. Свод каждой такой камеры окаймлен кольцом выступов (рис. 4а, б). В отличие от *A. oppositifolia* и *T. gymnanthera*, устьица *R. ×delacourii* не погружены в эпидерму. Они, однако, окружены плотно расположенными складками, лежащими без видимого порядка. Судя по форме сводов устьичных камер, эти складки, как и стенки углублений, оказывают деформирующее влияние на устьица. Сходный эффект может возникать также под влиянием перистоматических колец. Деформация устьиц, обусловленная мощными перистоматическими кольцами, обнаружена у *Prunus laurocerasus* (рис. 4с). Выше была отмечена возможность деформации у этого вида дорсальных стенок замыкающих клеток, расположенных под краевыми устьичными кольцами (рис. 2с). Она, вероятно, может быть усилена при контакте

краевых устьичных и перистоматических колец (рис. 4d).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные примеры наглядно свидетельствуют в пользу того, что рельеф поверхности листьев цветковых растений способен влиять на деформацию замыкающих клеток. Поскольку деформация этих клеток лежит в основе устьичных движений, с определенной долей уверенности можно заключить, что по крайней мере некоторые варианты микрорельефа поверхности устьичных комплексов могут быть причислены к числу структурных особенностей этих клеток, которые непосредственно влияют на механику устьичных движений.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aylor D.E., Parlange J.-Y., Krikorian A.D. 1973. Stomatal mechanics. — *Am. J. Bot.* 60 (2): 163–171. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10213.x>
- Digiuni S., Berne-Dedieu A., Martinez-Torres C., Szecsi J., Bendahmane M., Arneodo A., Argoul F. 2015. Single Cell Wall Nonlinear Mechanics Revealed by a Multi-scale Analysis of AFM Force-Indentation Curves. — *Biophys. J.* 108 (9): 2235–2248. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2015.02.024>
- Fischer R.A. 1968. Stomatal opening: role of potassium uptake by guard cells. — *Science* 160: 784–785.
- Forouzesh E., Goel A., Mackenzie S.A., Turner J.A. 2013. In vivo extraction of Arabidopsis cell turgor pressure using nanoindentation in conjunction with finite element modeling. — *Plant J.* 73 (3): 509–520. <https://doi.org/10.1111/tpj.12042>
- Franks P.J., Farquhar G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. — *Plant Physiol.* 143: 78–87. <https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Guttenberg H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. *Handb. — Pflanzen Physiol.* 17: 399–414.
- Jordan G.J., Weston P.H., Carpenter R.J., Dillon R.A., Brodribb T.J. 2008. The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in Proteaceae. — *Am. J. Bot.* 95: 521–530. <https://doi.org/10.3732/ajb.20073>

- Jost L. 1907. Lectures on plant physiology. Oxford. 564 p.
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. — *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178. <https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- Outlaw W.H. 1983. Current concepts on the role of potassium in stomatal movements. — *Physiol. Plant.* 59: 302–311.
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Yu., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. — *Trees: Structure and Function*. 31 (1): 125–135. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — *Trees: Structure and Function*. 33 (5): 1459–1474. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- [Pautov et al.] Паутов А.А., Сапач Ю.О., Трухманова Г.Р., Яковлева О.В., Крылова Е.Г., Паутова И.А. 2022. Структурное разнообразие устьичных и перистоматических колец. — *Бот. журн.* 107 (9): 869–884. <https://doi.org/10.31857/S0006813622090083>
- Radotić K., Roduit Ch., Simonović J., Hornitschek P., Fankhauser Ch., Mutavdžić D., Steinbach G., Dietler G., Kasas S. 2012. Atomic force microscopy stiffness tomography on living *Arabidopsis thaliana* cells reveals the mechanical properties of surface and deep cell-wall layers during growth. — *Biophys. J.* 103 (3): 386–394. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2012.06.046>
- Raschke K. 1975. Stomatal action. — *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26: 309–340.
- Reynolds E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. — *J. Cell Biology.* 17: 208–212.
- Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sanchó-Knapik D., Gil-Pelegrín E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). — *Plant Cell Environ.* 36(3): 579–589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x>
- Roth-Nebelsick A., Hassiotou F., Veneklaas E.J. 2009. Stomatal crypts have small effects on transpiration: a numerical model analysis. — *Plant Physiol.* 151: 2018–2027. <https://doi.org/10.1104/pp.109.146969>
- Santelia D., Lawson T. 2016. Rethinking Guard Cell Metabolism. — *Plant Physiol.* 172: 1371–1392. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00767>
- Stace C.A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.)*. 4 (1): 1–78.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). — In: *Anatomy of the dicotyledons*. Ed. 2. Vol. I. Oxford. P. 97–117.
- Woelfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. — *Plant J.* 92: 5–18. <https://doi.org/10.1111/tpj.13640>

ON THE POSSIBILITY OF INFLUENCE OF CELL SURFACE RELIEF ON STOMATAL MOVEMENTS

A. A. Pautov^{a, #}, E. G. Krylova^a, Yu. O. Sapach^a, O. V. Yakovleva^b,
K. A. Akhmetgaleeva^a, and I. A. Pautova^b

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

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

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

Folds are often present on the surface of stomatal complex cells. This allows us to assume that the folds influence stomatal movements. To evaluate the validity of this assumption, the stomatal complexes with various surface reliefs of their cells were studied, namely the complexes with lateral folds, with marginal stomatal rings, with rings of ledges, with peristomatal rims, as well as those with folds located on subsidiary and ordinary epidermal cells without any obvious order, in *Acokanthera oblongifolia*, *Acokanthera oppositifolia*, *Prunus laurocerasus*, *Populus tremula*, *Osmanthus yunnanensis*, *Raphiolepis × delacourii*, and *Ternstroemia gymnanthera*. In all the studied species, stomatal deformations depending on the presence of microrelief folds were observed. Since deformation processes are the basis of stomatal movements, it is possible to conclude that surface folds of stomatal complex cells are structural features of these cells capable of influencing the mechanics of stomatal movements.

Keywords: stomatal complex, guard cell, subsidiary cell, folds of surface, stomatal movements

ACKNOWLEDGEMENTS

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

research resource center “Molecular and cell technologies” of the Research Park of St. Petersburg State University and the Center for Collective Use of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

- Aylor D.E., Parlange J.-Y., Krikorian A.D. 1973. Stomatal mechanics. — *Am. J. Bot.* 60 (2): 163–171.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10213.x>
- Digiuni S., Berne-Dedieu A., Martinez-Torres C., Szecsi J., Bendahmane M., Arneodo A., Argoul F. 2015. Single Cell Wall Nonlinear Mechanics Revealed by a Multi-scale Analysis of AFM Force-Indentation Curves. — *Biophys. J.* 108 (9): 2235–2248.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2015.02.024>
- Fischer R.A. 1968. Stomatal opening: role of potassium uptake by guard cells. — *Science*. 160: 784–785.
- Forouzesh E., Goel A., Mackenzie S.A., Turner J.A. 2013. In vivo extraction of Arabidopsis cell turgor pressure using nanoindentation in conjunction with finite element modeling. — *Plant J.* 73 (3): 509–520.
<https://doi.org/10.1111/tpj.12042>
- Franks P.J., Farquhar G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. — *Plant Physiol.* 143: 78–87.
<https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Guttenberg H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. *Handb. — Pflanzen Physiol.* 17: 399–414.
- Jordan G.J., Weston P.H., Carpenter R.J., Dillon R.A., Brodribb T.J. 2008. The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in Proteaceae. — *Am. J. Bot.* 95: 521–530.
<https://doi.org/10.3732/ajb.20073.33>
- Jost L. 1907. Lectures on plant physiology. Oxford. 564 p.
- Koch K., Bhushan B., Barthlott W. 2009. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics: invited review. — *Prog. Mater. Sci.* 54: 137–178.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pmatsci.2008.07.003>
- Outlaw W.H. 1983. Current concepts on the role of potassium in stomatal movements. — *Physiol Plant.* 59: 302–311.
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Yu., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. — *Trees — Structure and Function*. 31 (1): 125–135.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Yakovleva O.V., Sapach Yu., Pautova I. 2019. Influence of stomatal rings on movements of guard cells. — *Trees — Structure and Function*. 33 (5): 1459–1474.
<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01873-y>
- Pautov A., Sapach Yu., Truchmanova G.R., Yakovleva O.V., Krylova E.G., Pautova I.A. 2022. Structural diversity of stomatal rings and peristomatal rims. — *Bot. Zhurn.* 107 (9): 869–884.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622090083>
- Radotić K., Roduit Ch., Simonović J., Hornitschek P., Fankhauser Ch., Mutavdžić D., Steinbach G., Dietler G., Kasas S. 2012. Atomic force microscopy stiffness tomography on living Arabidopsis thaliana cells reveals the mechanical properties of surface and deep cell-wall layers during growth. — *Biophys. J.* 103 (3): 386–394.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2012.06.046>
- Raschke K. 1975. Stomatal action. — *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26: 309–340.
- Reynolds E.S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. — *J. Cell Biol.* 17: 208–212.
- Roth-Nebelsick A., Fernández V., Peguero-Pina J.J., Sanchó-Knapik D., Gil-Pelegrín E. 2013. Stomatal encryption by epicuticular waxes as a plastic trait modifying gas exchange in a Mediterranean evergreen species (*Quercus coccifera* L.). — *Plant Cell Environ.* 36 (3): 579–589.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02597.x>
- Roth-Nebelsick A., Hassiotou F., Veneklaas E.J. 2009. Stomatal crypts have small effects on transpiration: a numerical model analysis. — *Plant Physiol.* 151: 2018–2027.
<http://dx.doi.org/10.1104/pp.109.146969>
- Santelia D., Lawson T. 2016. Rethinking Guard Cell Metabolism. — *Plant Physiol.* 172: 1371–1392.
<https://doi.org/10.1104/pp.16.00767>
- Stace C.A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. — *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.)*. 4 (1): 1–78.
- Wilkinson H.P. 1979. The plant surface (mainly leaf). — In: *Anatomy of the dicotyledons*. Ed. 2. Vol. I. Oxford. P. 97–117.
- Woelfenden H.C., Bourdais G., Kopischke M., Miedes E., Molina A., Robatzek S., Morris R.J. 2017. A computational approach for inferring the cell wall properties that govern guard cell dynamics. — *Plant J.* 92: 5–18.
<https://doi.org/10.1111/tpj.13640>

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДИКОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *POTENTILLA* (ROSACEAE)

© 2023 г. Т. Н. Моторыкина

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
ул. Дикопольцева, 56, Хабаровск, 680021, Россия

e-mail: tanya-motorykina@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.09.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Проведено исследование морфологии плодиков у 16 видов рода *Potentilla*, произрастающих в Примамуре и Приморье. Показано, что скульптура поверхности плодиков имеет диагностическое значение. Признаки положения, формы стилодия и отношение его длины к длине плодика могут успешно использоваться как диагностические для разграничения подродов рода *Potentilla*. В отношении стилодий исправлена неточность С.В. Юзепчука в диагнозах секций *Niveae* и *Argenteae* во “Флоре СССР”. Результаты исследований показали, что стилодии у видов этих секций короткие, довольно толстые, не длиннее зрелого плодика, а не тонкие и длинные, как было сказано у С.В. Юзепчука. Наличие железок на плодиках у представителей секции *Pensylvanicae* (*P. approximata*, *P. conferta*) может служить поводом для выделения этой секции в пределах подрода *Potentilla*. Степень выраженности сосочкообразных выростов (короткие и длинные) в нижней части стилодия является диагностическим признаком для секции *Potentilla*. Наличие кроющих волосков на спинной и брюшной сторонах плодиков у *P. semiglabra*, а также широкого крылообразного выроста на спинной стороне плодика у *P. asperrima* могут использоваться в систематике рода *Potentilla* как видовые диагностические признаки. Виды рода *Potentilla* (*P. amurensis*, *P. asperrima*, *P. centigrana*) с диплоидным набором хромосом ($2n = 14$) характеризуются пленчатыми и крылообразными выростами на плодиках.

Ключевые слова: морфология плода, подрод, подсекция, секция, систематика, *Potentilla*

DOI: 10.31857/S0006813623030092, **EDN:** VQTIWK

Плод у *Potentilla* — многоорешек, состоит из многочисленных (10–80) односемянных орешков, с твердым невскрывающимся околоплодником. Развивается из полимерно-апокарпного гинецея (Artyushenko, Fedorov, 1986). По классификации Р.Е. Левиной (Levina, 1987), многоорешек относится к типу апокарпных плодов, классу односемянных, подклассу полимерных плодов, группе сухих плодов.

Настоящая работа является продолжением серии исследований дальневосточных представителей рода *Potentilla* (Motorykina, 2015, 2016, 2017, 2018) и посвящена изучению морфологии плодиков. Необходимость этих исследований определяется диагностической ценностью признаков плодиков на подродовом, секционном и видовом уровнях. Морфологические признаки плодиков для систематики рода *Potentilla* использовали Т. Вольф (Wolf, 1908), С.В. Юзепчук (Yuzepchuk, 1941), В.И. Курбатский (Kurbatskiy, 1988), В.В. Якубов (Yakubov, 1996), где в качестве диагностических признаков каждый из них выделял:

положение, форму стилодия, отношение длины стилодия к длине плодика (без указания размеров), наличие или отсутствие трихом на плодиках, характер поверхности плодиков. В.И. Курбатским в 1988 году при обработке рода *Potentilla* во “Флоре Сибири” (Kurbatskiy, 1988) впервые в качестве диагностического признака использовалось наличие или отсутствие сосочкообразных выростов при основании стилодия (без указания размеров).

На диагностическую значимость морфологических признаков плодов представителей разных родов и семейств указывали отечественные и зарубежные ученые: W.R. Dykes (1913), Т.Г. Леонова (Leonova, 1974), Н.-М. Dahse (1992), М.Р. Simmons (2004), Э.В. Бойко (Boyko, 2010, 2011), Н.Б. Алексеева с соавторами (Alekseeva et al., 2011), С.Ю. Золкин (Zolkin, 2013), А.М. Элькорди и И.А. Шанцер (Elkordy, Schanzer, 2015), О.В. Шелепова с соавторами (Schelepova et al., 2016), Э.В. Бойко с соавторами (Boyko et al., 2017), Э.В. Бойко, Е.В. Новожилова (Boyko, Novozhilova, 2017).

va, 2018, 2022), В.Н. Каримов, И.Д. Илларионова (Karimov, Illarionova, 2018), И.А. Савинов, Е.В. Соломонова (Savinov, Solomonova, 2018), Е.В. Новожилова, Э.В. Бойко (Novozhilova, Boyko, 2019).

W.L. Theobald с соавторами (1979), F.H. Hellwig (1992) и Т.А. Остроумова с соавторами (Ostroumova et al., 2010) отмечали, что трихомы — различные по форме, строению и функции одноклеточные или многоклеточные выросты клеток эпидермы широко используются в качестве таксономических признаков у растений. Н. Hansen (1991) указывал на роль строения волосков семянок в разграничении родов и секций сем. Compositae.

Изучение дальневосточных видов *Potentilla* в природе, в гербарной коллекции, а также анализ литературных данных (Kamelin, 2001; Kurbatskiy, 2008; 2012; Kechaykin, 2016; Kechaykin, Shmakov, 2016; Motorykina, 2016, 2017) позволили автору пересмотреть систему рода *Potentilla* и внести свои изменения.

Цель работы — изучение морфологии плодиков у 16 дальневосточных видов *Potentilla* для выявления диагностических карпологических признаков и возможности их использования в систематике данного рода.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проведено изучение плодиков у 16 видов рода *Potentilla*, представителей двух подродов (subgen.), одиннадцати секций (sect.) и одной подсекции (subsect.):

Gen. *Potentilla* L.

Subgen. *Schistophyllidium* Juz. ex Fed.

Sect. *Bifurcae* (Th. Wolf) Grossh. (*Potentilla semiglabra* Juz.)

Subgen. *Closterostyles* (Torr. et Gray) Juz.

Sect. *Closterostylae* (Th. Wolf) T. T. Yu et C. L. Li (*P. sawiczii* Schischk. et Kom.)

Subgen. *Potentilla*

Sect. *Multifidae* (Lehm.) A. Nelson (*P. tergemina* Soják)

Subsect. *Verticillaris* Kurbatsky (*P. verticillaris* Willd. ex Schlecht.)

Sect. *Niveae* (Lehm.) A. Nelson (*P. arenosa* (Turcz.) Juz., *P. nivea* L.)

Sect. *Leucophyllae* (Rydb.) A. Nelson (*P. leucophylla* Torr.)

Sect. *Tanacetifoliae* (Lehm.) Juz. (*P. acervata* Soják)

Sect. *Pensylvanicea* Poev. — sect. *Adenocarpaceae* Kurbatsky (*P. approximata* Bunge, *P. conferta* Bunge)

Sect. *Asperimae* (Chevtaeva) Kurbatski (*P. asperima* Turcz.)

Sect. *Potentilla* — sect. *Terminales* (Döll) Gren. et Gord. — sect. *Argenteae* (Lehm.) Juz. (*P. argentea* L., *P. canescens* Besser.)

Sect. *Supinae* (Lehm.) A. Nelson (*P. paradoxa* (Nutt.) Soják, *P. centigrana* Maxim.)

Sect. *Amurenses* Prob. et Motorykina (*P. amurensis* Maxim.)

В статье автором использовалась система рода *Potentilla* L., предложенная А.А. Кечайкиным (Kechaykin, 2016), с учетом работ Р.В. Камелина (Kamelin, 2001), В.И. Курбатского (Kurbatskiy, 2008, 2012), А.А. Кечайкина и А.И. Шмакова (Kechaykin, Shmakov, 2016), с некоторыми авторскими изменениями.

Материалом для исследования послужили плоды видов *Potentilla*, которые собирались автором и другими сотрудниками лаборатории экологии растительности Института водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск) во время проведения полевых работ на территории Хабаровского и Приморского краев, Еврейской автономной и Амурской областях, а также использовались карпологические образцы коллекции “Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии” ДВО РАН (г. Владивосток, VLA).

Собранный материал в дальнейшем хранился в сухом виде в бумажных пакетах.

Изучение морфологии плодиков проводилось с использованием стереоскопического микроскопа МБС-2. Достоверность полученных результатов достигалась изучением плодиков лапчаток, собранных преимущественно из разных мест в пятикратной повторности. Из одной популяции исследовалось десять плодиков. Окраску плодиков определяли согласно пособию “Шкала цветов” (Bondartsev, 1954).

Перечень исследованных образцов, использованных для карпологического анализа, приведен ниже.

Potentilla semiglabra Juz.: “Еврейская автономная область (ЕАО), Облученский р-н, территории пограничной заставы “Пашково”, обочина дороги, 12 VIII 2004, Т.Н. Толмачева (Моторыкина)”; “Амурская область (АО), Архаринский р-н, северо-западная часть с. Ленинское, пойма р. Архара, разнотравный луг, 26 VII 2005, Т.Н. Толмачева”; “Хабаровский край (ХК), Хабаровский р-н, о. Большой Уссурийский, 10 км, обочина дороги, 12 VIII 2011, Т.Н. Толмачева, М.В. Крюкова”.

P. sawiczii Schischk. et Kom.: “ХК, Солнечный р-н, хр. Баджал, верховье р. Баджал, галечник, 700 м, 31 VII 1991, С.В. Хегай, Э.В. Аднагулов”; “ХК, Аяно-Майский р-н, верхнее течение р. Мая, в 4 км выше кл. Каменный, 21 VII 2016, М.И. Верносова”.

P. tergemina Soják: “Приморский край (ПК), Хасанский р-н, ст. Рязановка, у железной дороги, 21 VII 1981, Т.И. Нечаева”; “ХК, Солнечный р-н, пос. Березовый, обочина дороги, 13 VIII 2004, М.В. Крюкова”; “АО, Архаринский р-н, железнодорожные пути ст. Архара, 28 VII 2005, Т.Н. Толмачева”.

P. verticillaris Willd. ex Schlecht.: “АО, Шимановский р-н, злаково-пихтовая степь на крутом каменистом склоне, к правому борту долины левого притока р. Белая в 8 км выше с. Симаново, 08 VII 1958, В. Липатова”; “АО, Свободненский р-н, окр. пос. Буссе-Петропаловка, скалы, 15 VIII 1985, В.М. Старченко”.

P. approximata Bunge: “ПК, г. Владивосток, ст. Угольная, на железнодорожном откосе, 27 VII 1983, Т.И. Нечаева”; “ПК, Черниговский р-н, с. Сибирцево, на выгоне, 15 VIII 1986, Т.И. Нечаева”.

P. conferta Bunge: “ПК, г. Владивосток, ст. Весенняя, на выгоне, 03 VII 1977, Т.И. Нечаева”; “ПК, Шкотовский р-н, ст. Анисимовка, сухой луг по пути на ст. Тигровую, 10 VIII 1973, Т.И. Нечаева”.

P. acervata Soják: “ХК, Ульчский р-н, окр. пос. Киселевка, скалы, 26 VII 2004, Т.Н. Толмачева, М.В. Крюкова”; “ЕАО, Облученский р-н, скальные обнажения ниже с. Радде, 08 VIII 2004, Т.Н. Толмачева”; “ХК, р-н им. Полины Осипенко, окр. пос. Полины Осипенко, сенокосный луг, 18 VIII 2004, М.В. Крюкова”.

P. leucophylla Torr.: “АО, Шимановский р-н, пихтовая степь в верхней части склона к правому борту долины левого притока р. Белой в 8 км выше с. Симаново, 27 VII 1959, В. Липатова”.

P. nivea L.: “ХК, Солнечный р-н, Баджальский хребет, верховье р. Баджал, скалы южные склоны, 02 VII 1990, С.В. Хегай”; “ХК, Верхне-Буреинский р-н, Буреинский заповедник, в 6 км выше места слияния рр. Правая и Левая Буря, скалистый склон, 17 VIII 1990, А.Е. Кожевников”; “ХК, Аяно-Майский р-н, 135 км вверх от пос. Нелькан, скала Олинда, 27 VII 2014, М.И. Вернослава”.

P. arenosa (Turcz.) Juz.: “ХК, Аяно-Майский р-н, хребет между рр. Мая и Чуя, высота 540 м над ур. м., верхняя часть западного склона, сосняк, 18 VII 1968, Ю.И. Манько, В.Н. Ворошилов”; “ХК, Аяно-Майский р-н, г. Топко, елово-лиственничный лес, 18 VIII 1977, С.С. Харкевич, Т.Г. Буч”.

P. argentea L.: “ХК, Ульчский р-н, с. Богородское, обочина дороги, 15 VII 2004, Т.Н. Толмачева”; “ХК, Солнечный р-н, пос. Солнечный, газон у дороги, 03 VIII 2004, Л.А. Антонова”; “АО, Архаринский р-н, пос. Архара, железнодорожные пути на ст. Архара, 28 VII 2005, Т.Н. Толмачева”.

P. canescens Besser.: “ПК, Шкотовский р-н, ст. Анисимовка, на выгоне близ ручья Березового, 25 VII 1973, Т.И. Нечаева”; “ПК, Хасанский р-н, 1.5 км от Рязановки, у дороги, 13 VII 1978, Т.И. Нечаева”.

P. paradoxa (Nutt.) Soják: ПК, п-ов Муравьева-Амурского, Уссурийский залив, бухта “Эмар”, пионерлагерь “Юнга”, у спального корпуса, 27 VIII 2000, Н.С. Пробатова, В.П. Селедец”; “ХК, Ульчский р-н, пос. Тыр, галечно-песчаная отмель, 18 VII 2004, Т.Н. Толмачева, М.В. Крюкова”; “ХК, Солнечный р-н, пос. Березовый, обочина дороги, 13 VIII 2004, М.В. Крюкова”.

P. centigrana Maxim.: “ХК, Нанайский р-н, Тигровый дом, обочина лесовозной дороги, 31 VII 2002, Т.Н. Толмачева”; “ХК, Вяземский р-н, долина р. Правый Подхоренок, пойменный лес, тропа, 12 VIII 2013, М.В. Крюкова”.

P. amurensis Maxim.: “ХК, Нанайский р-н, р. Амур, о-в Бондарева, песчаные отмели, 02 VIII 1999, М.В. Крюкова”; “ХК, Хабаровский р-н, пос. Сикачи-Алян, песчано-илистые отмели, 29 VII 2004, Т.Н. Толмачева”.

P. asperrima Turcz.: “ХК, Аяно-Майский р-н, окр. пос. Нелькан, сухой склон, окруженный лиственничным лесом, 20 VIII 2013, М.И. Вернослава”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении строения плодиков у лапчаток обращалось внимание на следующие признаки: форму стилодия, отношение его длины к длине плодика (с указанием размеров); наличие и характер трихом на плодиках; степень выраженности сосочкообразных выростов в нижней части стилодиев (с указанием размеров); характер поверхности плодиков.

Плодики у видов рода *Potentilla* коричневого или буроватого цвета, преимущественно блестящие, реже — матовые, от 0.4 мм до 1.4 мм длиной, яйцевидной или продолговато-яйцевидной формы. Стилодий чаще равен длине плодика, реже — короче его. Поверхность плодиков в основном морщинистая, ровная, бывает глубоко морщинистая как бы полосатая, редко — с пленчатыми образованиями и крылообразными выростами.

Полученные данные карпологического исследования представлены на рис. 1 (1–16) и в табл. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение положения, формы стилодия и отношения его длины к длине плодика у видов рода *Potentilla* показало, что для *P. semiglabra* (рис. 1.1, табл. 1) (подрод *Schistophyllidium*) характерен стилодий боковой, булавовидный, при основании

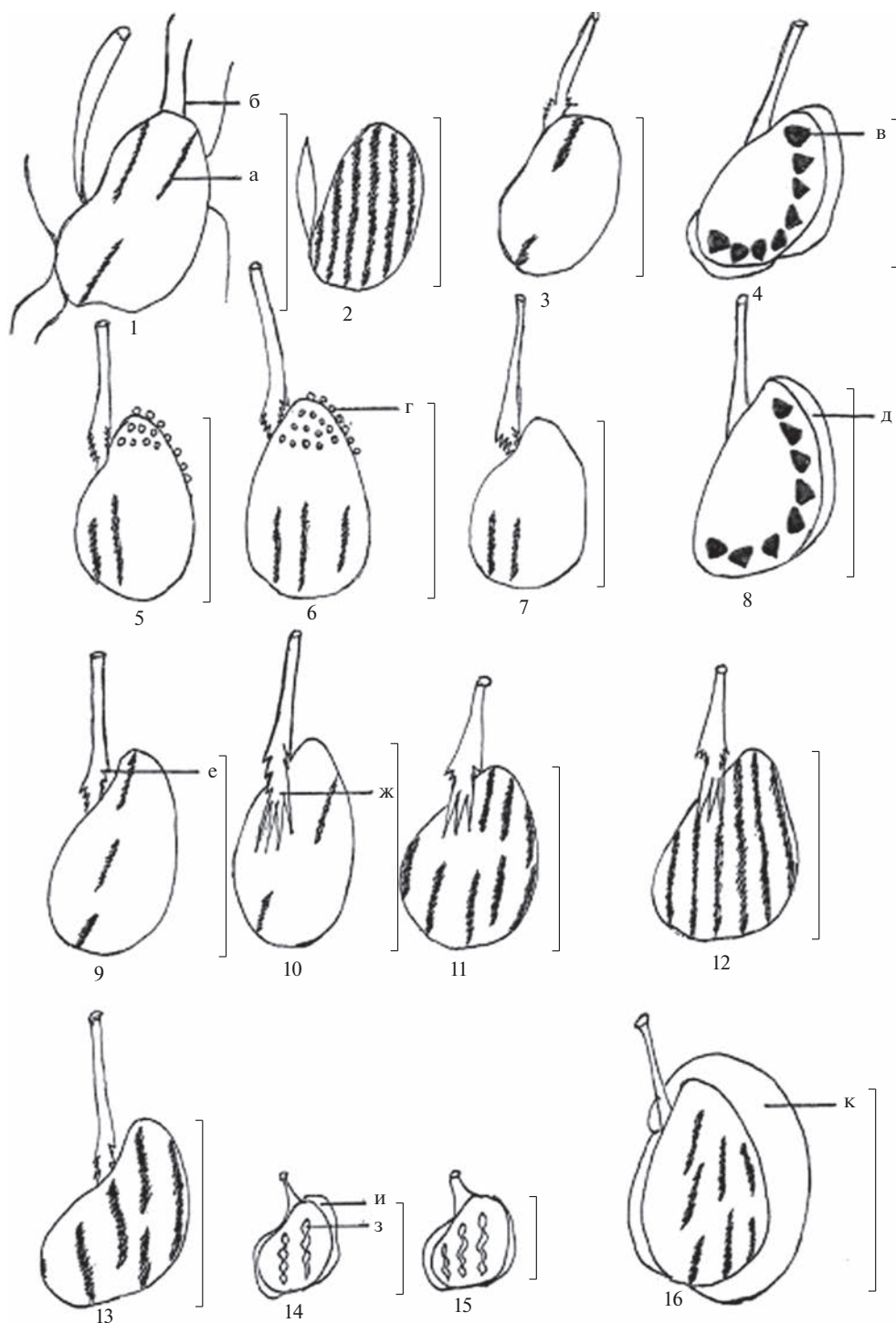


Рис. 1. Плодики некоторых дальневосточных видов рода *Potentilla* L.: 1 – *P. semiglabra*; 2 – *P. sawiczii*; 3 – *P. tergemina*; 4 – *P. verticillaris*; 5 – *P. approximata*; 6 – *P. conferta*; 7 – *P. acervata*; 8 – *P. leucophylla*; 9 – *P. nivea*; 10 – *P. arenosa*; 11 – *P. argentea*; 12 – *P. canescens*; 13 – *P. paradoxa*; 14 – *P. centigrana*; 15 – *P. amurensis*; 16 – *P. asperrima*. а – морщины; б – волоски; в – шипы; г – железки; д – пленчатые образования; е – короткие сосочкообразные выросты; ж – длинные сосочкообразные выросты; з – пленчатые образования в виде полосок; и – крылообразные выросты; к – широкий крылообразный вырост. Масштабные линейки: 1, 5, 6, 10, 11 – 1.4 мм; 2, 3, 8, 12, 14 – 1.0 мм; 4, 9, 13 – 1.2 мм; 7 – 1.3 мм; 15 – 0.4 мм; 16 – 0.5 мм.

Fig. 1. Fruitlets of some Far Eastern species of the genus *Potentilla* L.: 1 – *P. semiglabra*; 2 – *P. sawiczii*; 3 – *P. tergemina*; 4 – *P. verticillaris*; 5 – *P. approximata*; 6 – *P. conferta*; 7 – *P. acervata*; 8 – *P. leucophylla*; 9 – *P. nivea*; 10 – *P. arenosa*; 11 – *P. argentea*; 12 – *P. canescens*; 13 – *P. paradoxa*; 14 – *P. centigrana*; 15 – *P. amurensis*; 16 – *P. asperrima*. а – wrinkles; б – hairs; в – spikes; г – glands; д – scarious formations; е – short papillary outgrowths; ж – long papillary outgrowths; з – strip-shaped scarious formations; и – wing-like outgrowths; к – wide wing-like outgrowth. Scale bars: 1, 5, 6, 10, 11 – 1.4 mm; 2, 3, 8, 12, 14 – 1.0 mm; 4, 9, 13 – 1.2 mm; 7 – 1.3 mm; 15 – 0.4 mm; 16 – 0.5 mm.

Таблица 1. Морфологические особенности плодиков видов *Potentilla* L. из Приамурья и Приморья
Table 1. Morphological features of fruitlets of *Potentilla* L. species (based on materials from the Amur Region and Primorye Territory)

Подрод, вид Subgenus, section, species	Положение и форма стилодия Position and shape of stylodia	Соотношение длины стилодия и длины плодика Ratio of the stylodium to fruitlet lengths	Наличие и характер трихом плодиков Presence and nature of trichomes on fruitlets	Степень выраженности сосочков Degree of expression of papillary outgrowths	Поверхность плодиков Fruitlet surface	Окраска плодиков Fruitlet color
Subgenus <i>Schistophyllidium</i> Juz. ex Fed./Section <i>Bifurcae</i> (Th. Wolf) Grossh.						
<i>Potentilla semiglabra</i> Juz.	боковой, булабовидный, при основании тонкий, кверху постепенно утолщающийся lateral, club-shaped, thin at the base, gradually thickening upwards	длина стилодия (1.4 мм) равна длине плодика (1.4 мм) stylodium length (1.4 mm) is equal to fruitlet length (1.4 mm)	на спинной и брюшной сторонах on the dorsal and ventral sides of the fruitlet	отсутствуют missing	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	коричневая brown
Subgenus <i>Closterostyles</i> (Torr. et Gray) Juz./Section <i>Closterostylae</i> (Th. Wolf) T. T. Yu & C. L. Li						
<i>P. sawiczii</i> Schischk. et Kom.	почти базальный, веретеновидный, достигающий наибольшей ширины в средней своей части и постепенно суживающийся кверху и книзу almost basal, fusiform, widest in the middle part and gradually tapering up and down	стилодий (0.6 мм) короче плодика (1.0 мм) is shorter than fruitlet (1.0 mm)	отсутствуют missing	отсутствуют missing	глубоко морщинистая как бы поперечная deeply wrinkled as if striped	буроватая brownish
Subgenus <i>Potentilla</i> /Section <i>Multifidae</i> (Lehm.) A. Nelson						
<i>P. tergemina</i> Soják	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.7 мм) короче плодика (1.0 мм) is shorter than fruitlet (1.0 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) short (up to 0.05 mm)	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	коричневая brown
Section <i>Multifidae</i> (Lehm.) A. Nelson/Subsection <i>Verticillaris</i> Kurbatsky						
<i>P. verticillaris</i> Willd. ex Schlecht.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.8 мм) короче плодика (1.2 мм) is shorter than fruitlet (1.2 mm)	отсутствуют missing	отсутствуют missing	с шиповидными выростами и пленчатыми образованиями/with spiny outgrowths and scarious formations	коричневая brown

Таблица 1. Продолжение

Подрод, секция, вид Subgenus, section, species	Положение и форма стилодия Position and shape of stylodia	Соотношение длины стилодия и длины плодика Ratio of the stylodium to fruitlet lengths	Наличие и характер трихом плодиков Presence and nature of trichomes on fruitlets	Степень выраженности сосочкообразных выростов Degree of expression of papillary outgrowths	Поверхность плодиков Fruitlet surface	Окраска плодиков Fruitlet color
Section <i>Niveae</i> (Lehm.) A. Nelson						
<i>P. arenosa</i> (Turcz.) Juz.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.0 мм) короче плодика (1.4 мм) stylodium (1.0 mm) is shorter than fruitlet (1.4 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) и длинные (до 0.3 мм) short (up to 0.05 mm) and long (up to 0.3 mm)	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	буроватая brownish
<i>P. nivea</i> L.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.0 мм) короче плодика (1.4 мм) stylodium (1.0 mm) is shorter than fruitlet (1.4 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) short (up to 0.05 mm)	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	буроватая brownish
Section <i>Leucophyllae</i> (Rydb.) A. Nelson						
<i>P. leucophylla</i> Torr.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.0 мм) короче плодика (1.3 мм) stylodium (1.0 mm) is shorter than fruitlet (1.3 mm)	отсутствуют missing	отсутствуют missing	с шиповидными выростами и пленчатыми образованиями with spiny outgrowths and scarious formations	буроватая brownish
Section <i>Tanacetifoliae</i> (Lehm.) Juz.						
<i>P. acervata</i> Soják	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.0 мм) равен длине плодика (1.0 мм) stylodium length (1.0 mm) is equal to fruitlet length (1.0 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) short (up to 0.05 mm)	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	коричневая brown

Таблица 1. Продолжение

Подрод, секция, вид Subgenus, section, species	Положение и форма стилодия Position and shape of stylochia	Соотношение длины стило- дия и длины плодика Ratio of the styloidium to fruitlet lengths	Наличие и характер трихом плодиков Presence and nature of trichomes on fruitlets	Степень выражен- ности сосочко- образных выростов Degree of expression of papillary outgrowths	Поверхность плодиков Fruitlet surface	Окраска плодиков Fruitlet color
Section <i>Pensylvanica</i> Poevel. — section <i>Adenocarpae</i> Kurbatsky						
<i>P. approxi- mata</i> Bunge	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и посте- пенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.2 мм) равен длине плодика (1.2 мм) styloidium length (1.2 mm) is equal to fruitlet length (1.2 mm)	железки на спинной и брюшной сто- ронах плодика glands on the dor- sal and ventral sides of fruitlet	короткие (до 0.05 мм) short (up to 0.05 mm)	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	коричневая brown
<i>P. conferta</i> Bunge	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и посте- пенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.4 мм) равен длине плодика (1.4 мм) styloidium length (1.4 mm) is equal to fruitlet length (1.4 mm)	железки на спинной и брюшной сто- ронах плодика glands on the dorsal and ven- tral sides of the fruitlet	короткие (до 0.05 мм) short (up to 0.05 mm)	морщинистая или ровная wrinkled or smooth	коричневая brown
<i>Asperima</i> (Chevtaeva) Kurbatski						
<i>P. asperima</i> Turcz.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и посте- пенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.8 мм) короче плодика (1.4 мм) styloidium (0.8 mm) is shorter than the fruitlet (1.4 mm)	отсутствуют missing	отсутствуют missing	морщинистая, пленчатые образо- вания на брюшной стороне плодика, широкий крыло- образный вырост на спинной сто- роне плодика wrinkled; scarious formations on ven- tral side of fruitlet, a wide wing-like out- growth on its dorsal side	коричневая brown

Таблица 1. Окончание

Подрод, секция, вид Subgenus, section, species	Положение и форма стилодия Position and shape of stylodia	Соотношение длины стилодия и длины плодика Ratio of the stylodium to fruitlet lengths	Наличие и характер трихом плодиков Presence and nature of trichomes on fruitlets	Степень выраженности сосочкообразных выростов Degree of expression of papillary outgrowths	Поверхность плодиков Fruitlet surface	Окраска плодиков Fruitlet color
Section <i>Potentilla</i> — section <i>Terminalis</i> (Döll) Gren. et Gord. — section <i>Argentea</i> (Lehm.) Juz.						
<i>P. argentea</i> L.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.7 мм) короче плодика (1.0 мм) stylodium (0.7 mm) is shorter than fruitlet (1.0 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) и длинные (до 0.2 мм) short (up to 0.05 mm) and long (up to 0.2 mm)	глубоко-морщинистая deeply wrinkled	буроватая brownish
<i>P. canescens</i> Besser.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.7 мм) короче плодика (1.2 мм) stylodium (0.7 mm) is shorter than fruitlet (1.2 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) и длинные (до 0.2 мм) short (up to 0.05 mm) and long (up to 0.2 mm)	глубоко продольно морщинистая как бы полосатая deeply longitudinally wrinkled as if striped	буроватая brownish
Section <i>Supinae</i> (Lehm.) A. Nelson						
<i>P. paradoxa</i> (Nutt.) Soják	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (1.0 мм) равен длине плодика (1.0 мм) stylodium length (1.0 mm) is equal to fruitlet length (1.0 mm)	отсутствуют missing	короткие (до 0.05 мм) short (up to 0.05 mm)	глубоко морщинистая, с конусообразным выростом на брюшной стороне плодика deeply wrinkled, with a cone-shaped outgrowth on ventral side of fruitlet	буроватая brownish
<i>P. centigrana</i> Maxim.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.2 мм) короче плодика (0.4 мм) stylodium (0.2 mm) is shorter than fruitlet (0.4 mm)	отсутствуют missing	отсутствуют missing	пленчатые образования в виде полосок и крылообразные выросты scarious stripe-shaped formations in and wing-like outgrowths	коричневая brown
Section <i>Amurenses</i> Prob. et Motorykina						
<i>P. amurensis</i> Maxim.	почти верхушечный, конусовидный, с утолщенным основанием и постепенно суживающийся к верхушке almost apical, cone-shaped, with a thickened base and gradually tapering to the tip	стилодий (0.2 мм) короче плодика (0.5 мм) stylodium (0.2 mm) is shorter than fruitlet (0.5 mm)	отсутствуют missing	отсутствуют missing	пленчатые образования в виде полосок и крылообразные выросты scarious stripe-shaped formations in and wing-like outgrowths	коричневая brown

тонкий, кверху постепенно утолщающийся, равный длине зрелого плодика; у *P. sawiczii* (рис. 1.2, табл. 1) (подрод *Closterostyles*) стилодий почти базальный, веретеновидный, достигающий наибольшей ширины в средней своей части и постепенно суживающийся кверху и книзу, короче зрелого плодика; у *P. tergemina*, *P. verticillaris*, *P. approximata*, *P. conferta*, *P. acervata*, *P. leucophylla*, *P. nivea*, *P. arenosa*, *P. argentea*, *P. canescens*, *P. paradoxa*, *P. centigrana*, *P. amurensis* и *P. asperrima* (рис. 1.3–1.16, табл. 1) (подрод *Potentilla*) стилодии почти верхушечные, конусовидные, с утолщенным основанием и постепенно суживающиеся к верхушке, равные плодику или короче его. В связи с вышесказанным, автор считает, что признак положения, формы стилодия и отношение его длины к длине плодика может использоваться в систематике рода *Potentilla* на подродовом уровне, так как позволяет разграничить подроды.

При изучении стилодиев у плодиков видов *Potentilla* автором статьи отмечено, что в диагнозах секций *Niveae* и *Argenteae* во “Флоре СССР” (Yuzepchuk, 1941) была допущена неточность, там утверждалось, что стилодии у видов этих секций тонкие и длинные: в секции *Niveae* — значительно, а в секции *Argenteae* — в 2–3 раза длиннее плодика. По нашим наблюдениям стилодии у видов этих секций короткие, довольно толстые, не длиннее зрелого плодика.

Следует отметить важное таксономическое значение такого признака, как наличие в нижней части столбика сосочкообразных выростов, которые были обнаружены у ряда видов из секций *Multifidae*, *Tanacetifoliae*, *Niveae*, *Potentilla* и *Supinae*. Среди изученных видов в наибольшей степени они выражены у представителей секции *Potentilla*: *P. argentea* и *P. canescens* (рис. 1.11, 1.12, табл. 1) и вида секции *Niveae*: *P. arenosa* (рис. 1.10), где они представлены короткими (до 0.05 мм) и длинными (до 0.2 мм у *P. argentea* и *P. canescens*, до 0.3 мм у *P. arenosa*) сосочкообразными выростами. В меньшей степени данные выросты выражены у видов из секций *Multifidae*: *P. tergemina* (рис. 1.3, табл. 1), *P. approximata* (рис. 1.5, табл. 1), *P. conferta* (рис. 1.6, табл. 1); у *P. acervata* (рис. 1.7, табл. 1) из секции *Tanacetifoliae*; у *P. nivea* (рис. 1.9, табл. 1) из секции *Niveae* и у *P. paradoxa* (рис. 1.13, табл. 1) из секции *Supinae*, где отмечены только короткие (до 0.05 мм) сосочкообразные выросты. У остальных видов эти выросты отсутствуют.

Опушенные плодики у исследуемых лапчаток наблюдались только у *P. semiglabra* (рис. 1.1), кроющие волоски располагаются на спинной и брюшной сторонах плодика. Остальные виды лапчаток относятся к голоплодным. В связи с этим, наличие трихом на плодиках может использоваться как видовой признак для диагностики *P. semiglabra*.

На плодиках представителей секции *Pensylvanicae*: *P. approximata* (рис. 1.5) и *P. conferta* (рис. 1.6) имеются сидячие, обычно одноклеточные железки. Основная масса железок сосредоточена на спинной стороне плодиков, а на брюшной стороне железки малочисленны. Железки на плодиках наиболее выражены у *P. conferta* (рис. 1.6).

Сравнение характера поверхности плодиков у изученных лапчаток показало, что виды подродов *Schistophyllidium* (*P. semiglabra*) и *Closterostyles* (*P. sawiczii*) отчетливо различаются по степени морщинистости плодиков. Для первого характерны морщинистые плодики или с ровной поверхностью (рис. 1.1, табл. 1), для второго — глубоко морщинистые, как бы полосатые (рис. 1.2, табл. 1). Представители подрода *Potentilla* характеризуются разнообразными плодиками в отношении морщинистости. Морщинистые плодики или плодики с ровной поверхностью характерны для *P. acervata* из секции *Tanacetifoliae* (рис. 1.7, табл. 1), для *P. tergemina* из секции *Multifidae* (рис. 1.3, табл. 1) и для *P. nivea* и *P. arenosa* из секции *Niveae* (рис. 1.9, 1.10, табл. 1). Плодики с более отчетливой морщинистостью выявлены у видов секций *Potentilla*: у *P. canescens* — глубоко продольно морщинистые, как бы полосатые (рис. 1.12, табл. 1), у *P. argentea* — глубоко морщинистые (рис. 1.11, табл. 1); *Supinae*: у *P. paradoxa* — глубоко морщинистые (рис. 1.13, табл. 1) и *Asperrimae*: у *P. asperrima* — морщинистые (рис. 1.16, табл. 1). Некоторые виды, обитающие в более сухих условиях (*P. argentea*, *P. canescens*, *P. sawiczii*) отличаются более глубокой морщинистостью плодиков по сравнению с видами менее сухих местообитаний.

При изучении поверхности плодиков лапчаток у *P. centigrana* (рис. 1.14) и *P. amurensis* (рис. 1.15) автор обнаружил в средней их части пленчатые выросты в виде полосок (лент) и на боковых сторонах плодика крылообразные образования. Н.С. Пробатова, В.П. Селедец (Probatova, Seledets, 1999), Н.С. Пробатова и другие (Probatova et al., 2006) в своих работах отмечали наличие крыловидных выростов и “лент” на плодиках у *Potentilla centigrana* и *P. amurensis*, которые составлены пробковой тканью, облегчающей плавучесть при распространении текущей водой, и являются приспособлением к обитанию в условиях избыточного проточного увлажнения.

Пленчатые образования на зрелых плодиках обнаружены также у *P. verticillaris* (рис. 1.4) и *P. asperrima* (рис. 1.16), шиповидные выросты — у *P. verticillaris* (рис. 1.4) и у *P. leucophylla* (рис. 1.8), крылообразные выросты — у *P. centigrana* (рис. 1.14), *P. amurensis* (рис. 1.15) и *P. asperrima* (рис. 1.16). Виды рода *Potentilla* (*P. amurensis*, *P. asperrima*, *P. centigrana*) с диплоидным набором хромосом ($2n = 14$) характеризуются пленчатыми и крылообразными выростами на плодиках. Число хромосом у них

константно: *P. amurensis* — амуро-японский отшельный вид, гигрофит, $2n = 14$ (Probatova et al., 2006); *P. asperrima* — восточносибирско-амурский вид каменистых склонов и осыпей, ксерофит, $2n = 14$ (Zhukova, 1966; Zhukova, Petrovskiy, 1985; Index..., 1988) и *P. centigrana* — амуро-японский лесной вид, гигрофит, $2n = 14$ (Sokolovskaya, 1966; Shatalova, 2000; Probatova et al., 2008, 2012, 2013). Диплоиды — древние и высокоспециализированные виды (Probatova, 2003). Диплоидный уровень является оптимальным при экологически напряженных, но стабильных условиях и обеспечивает прохождение всех фаз онтогенетического развития и сохранения нормальной структуры ценопопуляции (Seledets, 2011). У *P. verticillaris* и *P. leucophylla* числа хромосом пока не известны науке — это очень редкие растения Амурской области (Motorykina, 2015), которые включены в Красную книгу этой территории (Krasnaya..., 2009).

Наличие пленчатых образований и шиповидных выростов на поверхности плодиков у *P. verticillaris* и *P. leucophylla* в сочетании с формой листовых пластинок послужили основанием для выделения В.И. Курбатским в 2008 году в пределах секции *Multifidae* самостоятельного таксона — подсекции *Verticillaris* Kurbatsky subsect. nov., к которой был отнесен вид *P. verticillaris* Willd. ex Schlecht. и подсекции *Leucophyllae* Kurbatsky subsect. nov. в секции *Niveae* с видом *P. leucophylla* Pall. (Kurbatskiy, 2008). В.И. Курбатский считал, что в секции *Niveae* *P. leucophylla* является весьма самобытным видом, который характеризуется кожистыми листьями, специфической формой листочков (продолговато-ланцетные, крупно городчато-зубчатые, с широкими, обычно тупыми зубцами), густо-беловолосистыми остатками прилистников при основании растений, наличием пленчатых и шиповидных выростов на зрелых орешках (Kurbatskiy, 2008). В 2016 году А.А. Кечайкин и А.И. Шмаков выделяют самостоятельную секцию *Leucophyllae* (Rydb.) A. Nelson с типом *P. leucophylla* Torr. (Kechaykin, Shmakov, 2016).

У В.В. Якубова (Yakubov, 1996) секция *Rivales*, в составе которой насчитывалось 10 видов, являлась самой многочисленной по сравнению с другими секциями подрода *Hypargyrium*. Растения, входящие в эту секцию, являются многолетниками, однолетниками или двулетниками, имеют тройчатые, пятерные, перистые листья. В.И. Курбатский (Kurbatskiy, 2008) изучая виды секции *Rivales* понимал, что эта группа очень разнородная по жизненным формам, по строению листьев, по опушению стеблей и черешков листьев. Особенности плодика *P. asperrima*, а именно наличие на его спинной стороне широкого крылообразного выроста, пленчатых образований на его поверхности совместно с жестким колючим опушением позволили ему выделить самостоятельную монотипную секцию *Asperrimae* Kurbatsky sect. nov. с

типом *P. asperrima* Turcz. (Kurbatskiy, 2008, 2012). Указанный вид, как отмечал еще Т. Вольф (Wolf, 1908), стоит особняком не только в секции, но и вообще в роде *Potentilla*. В.И. Курбатский (Kurbatskiy, 2008) полагал, что этот изолированно стоящий в роде *Potentilla* вид вполне заслуживает выделения в качестве самостоятельного таксона ранга секции.

Sect. *Asperrimae* Kurbatsky sect. nov.

Тип: *P. asperrima* Turcz.

Монотипная секция.

Все растение покрыто длинными жесткими колючими волосками и, кроме того, стебельчатыми и сидячими железками. Листья тройчатые. Зрелые орешки морщинистые, с пленчатыми образованиями на брюшной стороне, на спинке с крылообразным выростом.

Нами пересмотрен состав секции *Rivales*, предложенный В.В. Якубовым (Yakubov, 1996) и уже в 2017 году выделена монотипная секция *Amurenses* Prob. et Motorykina sect. nova, provis. с типом *P. amurensis* Maxim. (Motorykina, 2017). Это выделение было произведено на основании морфологических признаков: жизненной формы (однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий монокарпик с удлинённым прямостоячим побегом, с коротким жизненным циклом) (Bezdelev, Bezdeleva, 2006); формы листьев (тройчатые листья); расположения цветков (цветки расположены в пазухах всех или почти всех листьев, а также собраны в облиственное соцветие с укороченными веточками); особенностей плодика (плодики мелкие (0.5 мм длиной), с крылатыми продольными жилками, быстро осыпаются при созревании и могут выносить ежегодное затопление амурскими паводками) и узкой экологической приуроченности (амурское отшельное растение).

Секция *Amurenses* Prob. et Motorykina sect. nova, provis. (*Potentilla* sect. *Rivales* auct., p. min. p.).

Тип: *P. amurensis* Maxim.

Монотипная секция.

Цветки желтые, мелкие 4–6 мм в диам., располагаются в пазухах всех или почти всех листьев, а также собраны в облиственное соцветие с укороченными веточками. Плодики мелкие — 0.5 мм в диам., с резко выступающими крылатыми продольными жилками, без конусообразного выроста на брюшной стороне. Листья мелкие, тройчатые, иногда верхний листочек рассечен на 3 доли почти до самого основания. Нижние листья к концу цикла не сохраняются. Однолетние отшельные растения, с очень коротким жизненным циклом, но растянутым во времени непрерывным цветением и плодоношением.

У С.К. Черепанова (Czerepanov, 1995), а затем и у В.И. Курбатского (Kurbatskiy, 2012) *P. amuren-*

sis Maxim. синонимизируется с *P. heynii* Roth, который описан из Индии. В.И. Курбатский (Kurbatskiy, 2012) сообщает, что эта синонимизация была осуществлена И. Сояком (Soják, 2004). Мы не видели достоверного материала по *P. heynii* Roth. С.В. Юзепчук (Yuzepchuk, 1941) справедливо называл *P. amurensis* Maxim. “превосходным видом”. Он поместил его между *P. supina* (s.l.) и *P. norvegica* (но с последним нам трудно согласиться). На российском Дальнем Востоке *P. supina* s. str. замещается *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray. Ныне известно, что эти виды – гибридогенные аллополиплоиды (с $2n = 28, 42, 56, 70$), и они широко расселяются по антропогенным местобитаниям, в то время как *P. amurensis* ($2n = 14$) – высокоспециализированный диплоидный вид, как и многие представители своеобразной флоры амурских отмелей (Probatova et al., 2006). Отсюда нельзя принять предположение В.В. Якубова (Yakubov, 1996) о происхождении *P. amurensis* в результате гибридизации *P. supina* s.l. с видом сырых лесов преимущественно юга Приморского края *P. centigrana*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование показало, что признаки положения, формы стилодия и отношение его длины к длине плодика могут успешно использоваться в систематике рода *Potentilla* на подродовом уровне. Наличие железок на плодиках у представителей секции *Pennsylvanicea* подтверждает выделение этой секции в пределах подрода *Potentilla*. Признак степени выраженности сосочкообразных выростов в нижней части стилодиев может быть использован в качестве диагностического признака для секции *Potentilla*. В отношении стилодиев исправлена неточность С.В. Юзепчука (Yuzepchuk, 1941) в диагнозах секций *Niveae* и *Argenteae* во “Флоре СССР”. Результаты исследований показали, что стилодии у видов этих секций короткие, довольно толстые, не длиннее зрелого плодика, а не тонкие и длинные, как было сказано у С.В. Юзепчука. Наличие кроющих волосков на спинной и брюшной сторонах плодиков у *P. semiglabra* и наличие на спинной стороне плодика широкого крылообразного выроста у *P. asperrima* могут использоваться в систематике рода *Potentilla* как видовые диагностические признаки. Виды рода *Potentilla* (*P. amurensis*, *P. asperrima*, *P. centigrana*) с диплоидным набором хромосом ($2n = 14$) характеризуются пленчатыми и крылообразными выростами на плодиках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Alexeeva et al.] Алексеева Н.Б., Болтенков Е.В., Мироннова Л.Н. 2011. Некоторые особенности морфоло-

гии семян дальневосточных видов рода *Iris* (Iridaceae). – Бот. журн. 96 (7): 851–857.

[Artyushenko, Fedorov] Артюшенко З.Т., Федоров А.А. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Т. 2. Л. 392 с.

Bazarragchaa B. 2016. Fruit morphology of some species of the Lamiaceae in the flora on Mongolia. – Turczaninowia. 19 (1): 34–41.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.1.4>

[Bezdelev, Bezdeleva] Безделев А.Б., Безделева Т.А. 2006. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток. 296 с.

[Bondartsev] Бондарцев А.С. 1954. Шкала цветов. М.; Л. 27 с.

[Boyko] Бойко Э.В. 2010. Морфологическое и анатомическое строение семян дальневосточных видов родов *Kalimeris* и *Boltonia* (Asteraceae: Astereae). – Turczaninowia. 13 (4): 58–64.

[Boyko] Бойко Э.В. 2011. Трихомы семян видов Asteraceae. I. Кроющие волоски. – Turczaninowia. 14 (2): 130–144.

[Boyko et al.] Бойко Э.В., Новожилова Е.В., Гариленко И.Г. 2017. Морфолого-анатомическое строение семян восточноазиатского *Synurus deltoideus* (Asteraceae: Cardueae). – Turczaninowia. 20(4): 5–14.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.1>

[Boyko, Novozhilova] Бойко Э.В., Новожилова Е.В. 2018. Строение семенной кожуры видов Asteraceae. I. Трибы *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*. – Turczaninowia. 21 (4): 44–62.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.6>

[Boyko, Novozhilova] Бойко Э.В., Новожилова Е.В. 2022. Строение семенной кожуры видов Asteraceae. II (триба *Heliantheae*). – Turczaninowia. 25 (2): 163–180.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.2.16>

[Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

Dahse H.-M. 1992. Beiträge zur Samen-Morphologie der Gattung *Iris* L. – Beitr. Phytotaxon. 15: 51–67.

Dykes W.R. 1913. The genus *Iris*. Cambridge. 245 p.

[Elkordy, Schanzer] Элькорди А.М., Шанцер И.А. 2015. Морфология плодов подмаренников (*Galium*, Rubiaceae) секции *Platygalium* и ее значение для систематики. – Turczaninowia. 18 (1): 82–89.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.1.9>

Hansen H.V. 1991. Phylogenetic studies in Compositae tribe Mutisieae. – Opera Bot. 109: 1–50.

Hellwig F.H. 1992. Untersuchungen zur Behaarung ausgewählter Astereae (Compositae). – Flora. Bd. 186: 425–444.

Index to plant chromosome numbers 1984–1985. 1988. – In: Monographs Systematic Botany. Vol. 23. Missouri Botanical Garden, USA. 264 p.

[Karimov, Illarionova] Каримов В.Н., Илларионова И.Д. 2018. Ультраскульптура поверхности плодов видов *Nonea* (Boraginaceae Juss.) флоры Азербайджана. – Turczaninowia. 21 (1): 66–80.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.1.8>

- [Kamelin] Камелин Р.В. 2001. Лапчатка — *Potentilla* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 394–452.
- [Kechaykin] Кечайкин А.А. 2016. Род *Potentilla* sensu stricto (Rosaceae) во флоре Алтайской горной страны (АГС): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 18 с.
- [Kechaykin, Shmakov] Кечайкин А.А., Шмаков А.И. 2016. Система подтрибы *Potentillinae* J. Presl (Rosaceae Juss.) — *Turczaninowia*. 19 (4): 114–128. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.4.16>
- [Krasnaya ...] Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов: официальное издание. 2009. Благовещенск. 446 с.
- [Kurbatskiy] Курбатский В.И. 1988. Род Лапчатка — *Potentilla* L. — В кн.: Флора Сибири. Т. 8. Новосибирск. С. 38–83.
- [Kurbatskiy] Курбатский В.И. 2008. К внутриродовой систематике *Potentilla* L. и *Comarum* L. — Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова при Томском гос. ун-те. 99: 1–8.
- [Kurbatskiy] Курбатский В.И. 2012. Род *Potentilla* L. — В кн.: Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск. С. 206–218.
- [Leonova] Леонова Т.Г. 1974. Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л. 132 с.
- [Levina] Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 158 с.
- [Motorykina] Моторыкина Т.Н. 2015. Анатомическое строение черешков стеблевых листьев у некоторых видов рода *Potentilla* (Rosaceae). — *Turczaninowia*. 18(3): 75–83. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.3.3>
- [Motorykina] Моторыкина Т.Н. 2016. Анатомическое строение междоузлий стеблей у некоторых видов родов *Potentilla* L., *Comarum* L. и *Dasiphora* Rafin. (Rosaceae). — Вестник Воронежского гос. ун-та. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 3: 89–94.
- [Motorykina] Моторыкина Т.Н. 2017. Лапчатки (род *Potentilla* L., Rosaceae) флоры Приамурья и Приморья. — Региональные проблемы. 20 (1): 11–18.
- [Motorykina] Моторыкина Т.Н. 2018. Анатомическое строение листовой пластинки у некоторых представителей родов *Comarum*, *Dasiphora* и *Potentilla* (Rosaceae), произрастающих в Приамурье. — *Turczaninowia*. 21 (4): 135–144. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.13>
- [Novozhilova, Boyko] Новожилова Е.В., Бойко Э.В. 2019. Морфолого-анатомическое строение семян видов рода *Alfredia* (Asteraceae: Cardueae). — *Turczaninowia*. 22 (4): 42–56. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.6>
- [Ostroumova et al.] Остроумова Т.А., Пименов М.Г., Украинская У.А. 2010. Разнообразие микроморфологии волосков и эмергенцев на плодах зонтичных (Umbelliferae) и его таксономическое значение. — Бот. журн. 95 (1): 1219–1231.
- [Probatova] Пробатова Н.С. 2003. Числа хромосом растений как источник информации при изучении флоры Дальнего Востока России. — Вестник ДВО РАН. 3: 54–67.
- [Probatova et al.] Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Шатохина А.В., Баркалов В.Ю., Крюкова М.В., Цыренова Д.Ю. 2006. Числа хромосом видов флоры Приморского края и Приамурья. — Бот. журн. 91 (5): 785–804.
- [Probatova, Seledets] Пробатова Н.С., Селедец В.П. 1999. Сосудистые растения в контактной зоне “континент-океан”. — Вестник ДВО РАН. 3: 80–92.
- Probatova N.S., Seledets V.P., Gnutikov A.A., Shatokhina A.V. 2008. IAPT/IOPB chromosome data 6. — *Taxon*. 57 (4): 1272–1273. E 12–16.
- Probatova N.S., Shatokhina A.V., Rudyka E.G., Verkhozhina A.V., Krivenko D.A. 2012. IAPT/IOPB chromosome data 14. — *Taxon*. 61 (6): 1342–1344. E 23–28.
- Probatova N.S., Motorykina T.N., Rudyka E.G., Kriukova M.V., Nechaev V.A. 2013. IAPT/IOPB chromosome data 15. — *Taxon*. 62 (5): 1079–1080, E 21–23.
- [Savinov, Solomonova] Савинов И.А., Соломонова Е.В. 2018. Структура коробочек с шиповидными выростами видов секции *Echinococcus* рода *Euonymus* (Celastraceae). — *Turczaninowia*. 21 (1): 188–197. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.1.19>
- [Seledets] Селедец В.П. 2011. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток. 388 с.
- [Shatalova] Шаталова С.А. 2000. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края. — Бот. журн. 85 (1): 152–156.
- Simmons M.P. 2004. Celastraceae. — In: The families and genera of vascular plants. Berlin. Vol. 6. P. 29–64.
- Soják J. 2004. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in the former USSR (identification key, checklist and figures). Notes on *Potentilla* XVI. — *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 125 (3): 253–340. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0253>
- [Sokolovskaya] Соколовская А.П. 1966. Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края). — Вестник ЛГУ. 3 (1): 92–106.
- [Shelepova et al.] Шелепова О.В., Бидюкова Г.Ф., Рябенченко А.С. 2016. Особенности ультраскульптуры поверхности эремов у видов рода *Mentha*. — Известия РАН. Серия биологическая. 6: 638–644. <https://doi.org/10.7868/S000233291606014X>
- Theobald W.L., Krahulik J.L., Rollins R.C. 1979. Trichome description and classification. — In: Anatomy of the dicotyledon. Vol. 1. Oxford. P. 40–53.
- Wolf Th. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. — *Bibliotheca Botanica*. 16 (71): 1–713.

- [Yakubov] Якубов В.В. 1996. Лапчатка — *Potentilla* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 168–206.
- [Yuzepchuk] Юзепчук С.В. 1941. Род Лапчатка — *Potentilla* L. — В кн.: Флора СССР. М.; Л. Т. 10. С. 78–223.
- [Zhukova] Жукова П.Г. 1966. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. — Бот. журн. 51 (10): 1511–1516.
- [Zhukova et al.] Жукова П.Г., Петровский В.В. 1985. Цитотаксономическое исследование некоторых видов рода *Potentilla* (Rosaceae) из Северной Азии. — Бот. журн. 70 (8): 1070–1077.
- [Zolkin] Золкин С.Ю. 2013. Сравнительная карпология представителей рода *Symplocos* JACQ (Symplocaceae). — *Turczaninowia*. 16 (3): 96–104.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.16>

MORPHOLOGY OF FRUITLETS OF FAR EASTERN SPECIES OF THE GENUS *POTENTILLA* (ROSACEAE)

T. N. Motorykina

*Institute of Water and Ecology Problems of the Far Eastern Branch of RAS
Dikopoltseva Str., 56, Khabarovsk, 680021, Russia
e-mail: tanya-motorykina@yandex.ru*

The study of fruitlet morphology is carried out in 16 species of the genus *Potentilla* occurring in the Amur Region (Priamurye) and Primorye Territory. The sculpture of the fruitlet surface is shown to have diagnostic significance. The position, shape of the stylodium and the ratio of its length to the length of the fruitlet can be successfully used as diagnostic characters to distinguish the subgenera of the genus *Potentilla*. The inaccuracy of S.V. Yuzepchuk (1941) concerning the stylodia in the diagnoses of sections *Niveae* and *Argenteae* in the “Flora of the USSR” is corrected. The results of the research have shown that the stylodia in the species of these sections are short, rather thick, no longer than a mature fruitlet, instead of thin and long, as it was specified by S.V. Yuzepchuk. The presence of glands on the fruitlets of the members of section *Pensylvanicae* (*P. approximata*, *P. conferta*) can serve as a reason for the distinguishing this section within the subgenus *Potentilla*. The degree of expression of papillary outgrowths (short and long) in the lower part of the stylodium is a diagnostic trait of section *Potentilla*. The presence of covering hairs on the dorsal and ventral sides of the fruitlets in *P. semiglabra*, as well as a wide wing-like outgrowth on the dorsal side of the fruitlets in *P. asperrima* can be used in the taxonomy of the genus *Potentilla* as specific diagnostic traits. The species of *Potentilla* (*P. amurensis*, *P. asperrima*, *P. centigrana*) with a diploid set of chromosomes ($2n = 14$) are characterized by scarious and wing-like outgrowths on the fruitlets.

Keywords: fruit morphology, section, subgenus, subsection, systematics, *Potentilla*

REFERENCES

- Alexeeva N.B., Boltenev E.V., Mironova L.N. 2011. Some peculiarities of seed morphology of the *Iris* (Iridaceae) species from the Russian Far East. — *Bot. Zhurn.* 96 (7): 851–857 (In Russ.).
- Artyushenko Z.T., Fedorov A.A. 1986. Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rastenii: Plod [Atlas on descriptive morphology of higher plants. Fruit]. Vol. 2. Leningrad. 392 p. (In Russ.).
- Bazarragchaa B. 2016. Fruit morphology of some species of the Lamiaceae in the flora on Mongolia. — *Turczaninowia*. 19 (1): 34–41.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.1.4>
- Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. 2006. Zhiznennye formy semennikh rasteniy rossiyskogo Dal'nego Vostoka [Life-forms of seed plants of the Russian Far East]. Vladivostok. 296 p. (In Russ.).
- Bondartsev A.S. 1954. Shkala tsvetov. [Scale of colors]. Moscow; Leningrad. 27 p. (In Russ.).
- Boyko E.V. 2010. Morphological and anatomical structure of achenes of the Far Eastern species of *Kalimeris* and *Boltonia* (Asteraceae: Astereae). — *Turczaninowia*. 13 (4): 58–64 (In Russ.).
- Boyko E.V. 2011. Trichomes of achenes of Asteraceae. I. Covering hairs. — *Turczaninowia*. 14 (2): 130–144 (In Russ.).
- Boyko E.V., Novozhilova E.V. 2018. Structure of the seed coat of the Asteraceae. I. Tribes *Arctotideae*, *Cardueae*, *Mutisieae*, *Vernonieae*. — *Turczaninowia*. 21 (4): 44–62 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.6>
- [Boyko, Novozhilova] Бойко Э.В., Новожилова Е.В. 2022. Structure of the seed coat of the species of Asteraceae. II (tribe Heliantheae). — *Turczaninowia*. 25 (2): 163–180 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.2.16>
- Boyko E.V., Novozhilova E.V., Gavrilenko I.G. 2017. Morphologic-anatomical structure of the cypselae of the East Asian *Synurus deltoideus* (Asteraceae: *Cardueae*). — *Turczaninowia*. 20 (4): 5–14 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.1>
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Dahse H.-M. 1992. Beiträge zur Samen-Morphologie der Gattung *Iris* L. — *Beitr. Phytotaxon.* 15: 51–67.

- Dykes W.R. 1913. The genus *Iris*. Cambridge. 245 p.
- Elkordy A.M., Schanzer I.A. 2015. Fruit morphology in *Galium* section *Platygalium* (Rubiaceae) and its potential taxonomic significance. — *Turczaninowia*. 18 (1): 82–89 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.1.9>
- Hansen H.V. 1991. Phylogenetic studies in Compositae tribe Mutisieae. — *Opera Bot.* 109: 1–50.
- Hellwig F.H. 1992. Untersuchungen zur Behaarung ausgewählter Astereae (Compositae). — *Flora*. Bd. 186: 425–444.
- Index to plant chromosome numbers 1984–1985. 1988. — In: *Monographs Systematic Botany*. Vol. 23. Missouri Botanical Garden, USA. 264 p.
- Karimov V.N., Illarionova I.D. 2018. Ultrasculpture of the fruits surface of Azerbaijan *Nonea* species (Boraginaceae Juss.). — *Turczaninowia*. 21 (1): 66–80 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.1.8>
- Kamelin R.V. 2001. Lapchatka L. [*Potentilla* L.]. — In: *Flora Vostochnoy Evropy* [Flora of Eastern Europe]. Vol. 10. St. Petersburg. P. 394–452 (In Russ.).
- Kechaykin A.A. 2016. Rod *Potentilla* sensu stricto (Rosaceae) vo flore Altayskoy gornoy strany (AGS) [The genus *Potentilla* sensu stricto (Rosaceae) in the flora of the Altai highland (AGS)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Novosibirsk. 18 p. (In Russ.).
- Kechaykin A.A., Shmakov A.I. 2016. A system of subtribe *Potentillinae* J. Presl (Rosaceae Juss.). — *Turczaninowia*. 19 (4): 114–128 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.19.4.16>
- Red book of the Amur region: Rare and endangered species of animals, plants and fungi: official publication. 2009. Blagoveshchensk. 446 p. (In Russ.).
- Kurbatskiy V.I. 1988. Rod Lapchatka [The genus *Potentilla* L.]. — In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 8. Novosibirsk. P. 38–83 (In Russ.).
- Kurbatskiy V.I. 2008. K vnutritirodovoi sistematiki *Potentilla* L. i *Comarum* L. [About the study of intrageneric taxonomy of *Potentilla* L. and *Comarum* L.]. — In: *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University]. 99: 1–8 (In Russ.).
- Kurbatskiy V.I. 2012. Rod *Potentilla* L. [Genus *Potentilla* L.]. — In: *Konspekt flory Azianskoy Rossii* [Synopsis of flora of Asian Russia]. Novosibirsk. P. 206–218 (In Russ.).
- Leonova T.G. 1974. Beresklety SSSR i sopredelnykh stran [The genus *Euonymus* L. of the USSR and neighbouring counties]. Leningrad. 132 p. (In Russ.).
- Levina R.E. 1987. Morfologiya i ekologiya plodov [Morphology and ecology of fruits]. Leningrad. 158 p. (In Russ.).
- Motorykina T.N. 2015. Anatomic structure of stem leaf petioles of some species of the genus *Potentilla* (Rosaceae). — *Turczaninowia*. 18 (3): 75–83 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.3.3>
- Motorykina T.N. 2016. The anatomical structure of the stem internodes in some species of the genera *Potentilla* L., *Comarum* L. и *Dasiphora* Rafin. (Rosaceae). — In: *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta*. Seria: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya [Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy]. 3: 89–94 (In Russ.).
- Motorykina T.N. 2017. Lapchatki (rod *Potentilla* L., Rosaceae) flory Priamurya i Primorya [Flora of the *Potentilla* (genus *Potentilla* L., Rosaceae) in Primurye and Primoye]. — *Regional'nye problemy* [Regional problems]. 20 (1): 11–18 (In Russ.).
- Motorykina T.N. 2018. Anatomical structure of leaf blade in some species of *Comarum*, *Dasiphora* and *Potentilla* (Rosaceae) occurring in the Priamurye. — *Turczaninowia*. 21 (4): 135–144 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.13>
- Novozhilova E.V., Boyko E.B. 2019. Morphological and anatomical structure of the cypselas of *Alfredia* (Asteraceae: *Cardueae*). — *Turczaninowia*. 22 (4): 42–56 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.6>
- Ostroumova T.A., Pimenov M.G., Ukrainskaya U.A. 2010. Micromorphological diversity of hairs and emergences on fruits in the Umbelliferae and its taxonomic value. — *Bot. Zhurn.* 95 (9): 1219–1231 (In Russ.).
- Probatova N.S. 2003. Chisla khromosom rasteniy kak istochnik informatsii pri izuchenii flory Dal'nego Vostoka Rossii [Numbers of plant chromosomes as a source of information in the study of the flora of the Russian Far East]. — *Vestnik DVO RAN*. 3: 54–67 (In Russ.).
- Probatova N.S., Motorykina T.N., Rudyka E.G., Kriukova M.V., Nechaev V.A. 2013. IAPT/IOPB chromosome data 15. — *Taxon*. 62 (5): 1079–1080, E 21–23.
- Probatova N.S., Rudyka E.G., Shatokhina A.V., Barkalov V.Yu., Kryukova M.V., Tsyrenova D.Yu. 2006. Chromosome numbers of some plant species of the Maritime Territory and the Amur River basin. — *Bot. Zhurn.* 91 (5): 785–804 (In Russ.).
- Probatova N.S., Seledets V.P. 1999. Sosudistye rasteniya v kontaktной zone “kontinent-ocean” [Vascular plants in the contact zone “continent-ocean”]. — *Vestnik DVO RAN*. 3: 80–92 (In Russ.).
- Probatova N.S., Seledets V.P., Gnutikov A.A., Shatokhina A.V. 2008. IAPT/IOPB chromosome data 6. — *Taxon*. 57 (4): 1272–1273, E 12–16.
- Probatova N.S., Shatokhina A.V., Rudyka E.G., Verkhozhina A.V., Krivenko D.A. 2012. IAPT/IOPB chromosome data 14. — *Taxon*. 61 (6): 1342–1344, E 23–28.
- Probatova N.S., Motorykina T.N., Rudyka E.G., Kriukova M.V., Nechaev V.A. 2013. IAPT/IOPB chromosome data 15. — *Taxon*. 62 (5): 1079–1080, E 21–23.
- Savinov I.A., Solomonova E.V. 2018. Structure of capsules with prickly appendages of the species of *Euonymus* section *Echinococcus* (Celastraceae). — *Turczaninowia*. 21 (1): 188–197 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.1.19>
- Seledets V.P. 2011. Ecological evaluation of the Russian Far East territories by means of vegetation. Vladivostok. 388 p. (In Russ.).
- Shatalova S.A. 2000. Numbers of chromosomes of vascular plants of Primorsky Krai. — *Bot. Zhurn.* 85 (1): 152–156 (In Russ.).
- Simmons M.P. 2004. Celastraceae. — In: *The families and genera of vascular plants*. Berlin. Vol. 6. P. 29–64 (In Russ.).

- Soják J. 2004. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in the former USSR (identification key, checklist and figures). Notes on *Potentilla* XVI. — Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 125 (3): 253–340.
<https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0253>
- Shelepova O.V., Bidiukova G.E., Ryabchenko A.S. 2016. Ultrastructural Features of the nutlet surface in species of the genus *Mentha*. — Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biology]. 6: 638–644 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S000233291606014X>
- Sokolovskaya A.P. 1966. Geograficheskoe rasprostranenie poliploidnykh vidov rasteniy (issledovanie flory Primorskogo kraia) [Geographical distribution of polyploid plant species (research of the Primorye krai flora)]. — Vestnik Leningradskogo universiteta. Seriya biologicheskaya [Bulletin of Leningrad University. Series of biological]. 3 (1): 92–106 (In Russ.).
- Theobald W.L., Krahulik J.L., Rollins R.C. 1979. Trichome description and classification. — In: Anatomy of the dicotyledon. Vol. 1. Oxford. P. 40–53.
- Trusov N.A. 2010. Morfologo-anatomicheskoe stroenie plodov predstaviteley semeystva Celastraceae R. Br. v svyazi s ikh maslichnost'yu [Morphological and anatomical structure of the fruits of the family Celastraceae R. Br. due to their oil content]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Moscow. 20 p. (In Russ.).
- Wolf Th. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. — Bibliotheca Botanica. 16 (71): 1–713.
- Yakubov V.V. 1996. Lapchatka L. [*Potentilla* L.]. — In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of Soviet Far East]. St. Petersburg. Vol. 8. P. 168–206 (In Russ.).
- Yuzepchuk S.V. 1941. Rod Lapchatka L. [*Potentilla* L.]. — In: Flora SSSR. Vol. 10. Moscow; Leningrad. P. 78–223 (In Russ.).
- Zhukova P.G. 1966. Chromosome numbers in some plant species of the North-East of the USSR. — Bot. Zhurn. 51 (10): 1511–1516 (In Russ.).
- Zhukova P.G., Petrovskiy V.V. 1985. Tsitotaksonomicheskoe issledovanie nekotorykh vidov roda *Potentilla* (Rosaceae) iz Severnoy Azii [Cytotaxonomic study of some species of the genus *Potentilla* (Rosaceae) from North Asia]. — Bot. Zhurn. 70 (8): 1070–1077 (In Russ.).
- Zolkin S.Yu. 2013. Comparative carpology of *Symplocos* JACQ. (Symplocaceae) representatives. — Turczaninowia. 16 (3): 94–104 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.16>

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

© 2023 г. В. Н. Годин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 13.12.2022 г.

После доработки 24.12.2022 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Впервые описана гинодиэция у кистекорневого многолетнего травянистого поликарпического растения *Ranunculus cassubicus* L. в Московской области. Установлено, что *R. cassubicus* образует три типа цветков, различающихся по строению андроеца: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), частично андростерильные (число тычинок сильно варьирует и значительно меньше, чем у обоеполых цветков) и пестичные (полное отсутствие тычинок). Размеры цветков и их частей по многим изученным параметрам уменьшаются в следующем ряду: обоеполые — частично андростерильные — пестичные. Изученные 12 ценопопуляций включали шесть типов особей, образующих: 1) только обоеполые цветки (83.1–89.2% от общего числа генеративных особей); 2) обоеполые и частично андростерильные цветки (4.0–6.5%); 3) только частично андростерильные цветки (2.8–3.9%); 4) обоеполые и пестичные цветки (1.4–2.6%); 5) пестичные и частично андростерильные цветки (1.2–2.9%); 6) только пестичные цветки (0.6–1.5%). Установлено, 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 cassubicus*, гинодиэция, морфология цветка, половой спектр, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813623030043, **EDN:** VPYBME

Ranunculus L. — крупный род семейства *Ranunculaceae*, насчитывающий около 600 видов (Tamura, 1993), широко распространенных по всему земному шару. Обычно цветки его видов описывают как обоеполые (Ziman, 1985; Carrive et al., 2020) и имеющие разные формы апомиксиса (Koch, 1933; Rutishauser, 1954a, b; Nogler, 1971, 1972). Тем не менее, среди *Ranunculus* встречаются представители с половым полиморфизмом. К настоящему времени в пределах этого рода выявлены следующие формы половой дифференциации: андромоноэция (*Ranunculus alpestris* L., *R. glacialis* L., Knuth, 1898), гиномоноэция (*R. arvensis* L., *R. hybridus* Biria, *R. trichophyllus* Chaix s. l., Schulz, 1890; Knuth, 1898), гинодиэция (*R. acris* L., *R. bulbosus* L., *R. repens* L., *R. walo-kochii* Hörandl et Gutermann, Knuth, 1898; Demyanova, 2011; Godin, 2023), андродиэция (*R. auricomus* L., *R. pedatus* ssp. *silvestraceus* (Dubovik) Elenevsky et Derv.-Sok., Demyanova, 2013; *R. monophyllus* Ovcz., Chugaynova, 1999). Кроме того, у одного вида могут встречаться разные половые формы. Например, в популяциях *R. auricomus* выявлены три типа особей: с обоеполыми цветками (92%), с обое-

полыми и тычиночными цветками (6.5%) и с тычиночными цветками (1.5%) (Demyanova, 2013). Вполне логично предположить, что и у других представителей этого полиморфного рода возможно наличие разных вариантов половой экспрессии цветков и особей.

Несмотря на длительную историю изучения многих биологических особенностей *Ranunculus cassubicus*, касающихся размерного и структурного полиморфизма вегетативных органов (Kurlovich, 1982a, b; Deistfeldt, 1994), цветения и опыления (Kinderova, 1990), апомиктического развития семян (Jankun, Izmałow, 1965; Izmałow, 1973), морфологических отличий от близкородственных видов (Rozanova, 1922, 1925) и ряда других, сведений о наличии половых форм в доступной литературе не обнаружено. Хотя ряд авторов (Kurlovich, 1982a, b; Deistfeldt, 1994), описывавших разные морфологические типы особей у данного вида, выявили разнообразие в размерах цветков, однако они не указывали пол цветков. Цель данной работы — изучение полового поли-

морфизма *Ranunculus cassubicus* в Московской области и выявление спектра его популяций.

Ranunculus cassubicus L. (лютик кашубский) — кистекорневое многолетнее травянистое поликарпическое растение с коротким эпигеогенным корневищем, гемикриптофит (Barykina, Chubatova, 2003). Это неморально-бореальный вид травяного покрова подзон восточно-европейских южно-таежных, смешанных и широколиственных лесов европейской части России. *R. cassubicus* встречается на юге Скандинавии, северо-востоке Средней Европы, в европейской части России и на юге Западной Сибири (Ovczinnikov, 1937; Tzvelev, 2001). Обычно он разрастается в лесу в наиболее освещенных участках: в окнах, на полянах и вырубках. Часто в ненарушенных сообществах относится к типичным ассекторам, однако в антропогенно нарушенных местообитаниях выступает как субдоминант или доминант (Barykina, Chubatova, 2003).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения половой дифференциации *Ranunculus cassubicus* собран в 2020–2022 гг. в естественных условиях Московской области. Проанализировано по 100 цветков каждой половой формы. Изучены морфологические особенности 20 особей каждой половой формы. С одного растения собрано по 5–10 цветков. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Произведены измерения следующих частей цветка: диаметр чашечки, длина и ширина чашелистиков, диаметр венчика, длина и ширина лепестков, число тычинок, длина тычиночных нитей, длина и ширина пыльников, число плодolistиков, длина и ширина завязи, длина столбика, длина рыльца.

Для определения качества пыльцы использован метод микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из каждого 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 обоеполюх и 100 частично андростерильных цветков у особей разного полового статуса. 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 его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

С 2020 по 2022 гг. изучена половая структура 12 ценопопуляций (ЦП) *R. cassubicus* в разных растительных сообществах на территории Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Елово-сосновый снытевый лес. Общее проективное покрытие (ОПП) — 90%, проективное покрытие вида (ППВ) — 5%. Доминанты: *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Н. Karst., *Aegopodium podagraria* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Ajuga reptans* L.

ЦП 2. МО, Истринский р-н, окр. ст. Опалиха. Елово-сосновый липовый зеленчуково-папоротниковый лес. ОПП — 95%, ППВ — 7%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata* Mill., *Corylus avellana* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Galeobdolon luteum*, *Rubus holostea* (L.) M.T. Sharpley, E.A. Tripp.

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Сосново-еловый кислично-папоротниковый лес. ОПП — 70%, ППВ — 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*.

ЦП 4. МО, Одинцовский городской округ, окр. г. Одинцово. Липово-дубовый снытево-волосистоосоковый лес. ОПП — 80%, ППВ — 8%. Доминанты: *Quercus robur* L., *Tilia cordata*, *Corylus avellana*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* Scop., *Galeobdolon luteum*.

ЦП 5. МО, городской округ Щелково, окр. г. Щелково. Сосново-еловый мелкотравно-широкотравный лес. ОПП — 70%, ППВ — 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia* L., *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*.

ЦП 6. МО, Истринский р-н, окр. г. Истра. Дубовый широколиственный лес. ОПП — 60%, ППВ — 5%. Доминанты: *Quercus robur*, *Acer platanoides* L., *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum* L., *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Rubus holostea*.

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

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min-Max	M ± m	P
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	b ms p	15–21 12–18 9–15	17.4 ± 0.9 14.8 ± 1.0 12.4 ± 1.0	1.876* 3.752** 1.697***
Длина чашелистиков, мм Sepal length, mm	b ms p	7.5–8.8 6.3–7.5 4.0–6.5	8.0 ± 0.2 6.8 ± 0.2 5.5 ± 0.4	4.191 5.897 3.191
Ширина чашелистиков, мм Sepal width, mm	b ms p	3.0–4.6 3.0–3.5 2.5–3.6	3.9 ± 0.3 3.3 ± 0.1 3.0 ± 0.2	2.140 2.866 1.624
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b ms p	25–28 18–27 16–20	26.6 ± 0.5 23.0 ± 1.4 18.2 ± 0.7	2.516 9.900 3.130
Длина лепестков, мм Petal length, mm	b ms p	11.2–13.1 8.3–12.3 6.8–8.8	12.2 ± 0.4 10.5 ± 0.6 7.7 ± 0.3	2.515 9.404 4.059
Ширина лепестков, мм Petal width, mm	b ms p	10.5–11.8 8.0–13.8 7.5–10.0	11.1 ± 0.2 10.3 ± 1.0 8.6 ± 0.4	0.759 5.909 1.541
Число тычинок, шт. Number of fertile stamens	b ms	75–110 1–40	93.0 ± 5.2 15.8 ± 6.0	9.758
Длина тычиночных нитей, мм Filament length, mm	b ms	1.5–2.8 1.3–2.5	2.2 ± 0.2 1.9 ± 0.2	1.061
Длина пыльников, мм Anther length, mm	b ms	2.6–3.6 2.0–3.0	2.9 ± 0.2 2.5 ± 0.2	1.750
Ширина пыльников, мм Anther width, mm	b ms	0.8–1.0 0.9–1.3	0.9 ± 0.1 1.1 ± 0.1	2.840
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	b ms	30.1–35.4 26.3–37.5	33.1 ± 0.6 32.1 ± 1.1	0.775
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b ms	70.3–93.6 45.7–70.7	84.1 ± 2.3 58.3 ± 2.4	7.638
Число плодолистиков, шт. Number of carpels	b ms p	60–80 62–78 62–84	69.3 ± 3.0 71.0 ± 2.4 70.2 ± 3.4	0.200 0.415 0.225
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b ms p	0.8–1.0 0.9–1.1 0.9–1.1	0.9 ± 0.1 0.9 ± 0.1 0.9 ± 0.1	1.453 1.569 0.209

Таблица 1. Окончание

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min-Max	M ± m	P
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b	0.7–0.8	0.7 ± 0.1	2.582
	ms	0.8–0.9	0.8 ± 0.1	0.968
	p	0.7–0.8	0.7 ± 0.1	1.614
Длина стилодия, мм Stylodium length, mm	b	1.2–1.7	1.4 ± 0.1	0.217
	ms	1.2–1.8	1.4 ± 0.1	2.716
	p	1.1–1.3	1.1 ± 0.1	2.596
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	b	0.20–0.25	0.22 ± 0.01	3.101
	ms	0.23–0.30	0.27 ± 0.01	2.384
	p	0.18–0.20	0.19 ± 0.01	5.175

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 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 7. МО, Наро-Фоминский городской округ, окр. г. Наро-Фоминск. Березовый с лещиной мелкотравно-широколистный лес. ОПП – 70%, ППВ – 8%. Доминанты: *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Corylus avellana*, *Sorbus aucuparia*, *Aegopodium podagraria*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis* L.

ЦП 8. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Елово-сосновый зеленчуково-папоротниковый лес. ОПП – 85%, ППВ – 5%. Доминанты: *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Ajuga reptans*.

ЦП 9. МО, городской округ Мытищи, окр. п. Нагорное. Сосново-еловый разнотравно-злаковый лес. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Calamagrostis arundinacea*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*.

ЦП 10. МО, городской округ Мытищи, окр. п. Нагорное. Сосново-еловый зеленчуково-папоротниковый лес. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Galeobdolon luteum*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*.

ЦП 11. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Осиновый влажнотравно-широколистный лес. ОПП – 80%, ППВ – 5%. Доминанты:

Populus tremula L., *Betula pendula*, *Prunus padus* L., *Picea abies*, *Tilia cordata*, *Corylus avellana*, *Athyrium filix-femina*, *Carex acuta* L., *C. vesicaria* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

ЦП 12. МО, Истринский р-н, окр. п. Павловская Слобода. Черноольховый папоротниково-влажнотравный лес. ОПП – 90, ППВ – 3%. Доминанты: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula pubescens*, *Aegopodium podagraria*, *Carex vesicaria*, *Filipendula ulmaria*, *Glechoma hederacea* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Mercurialis perennis* L., *Urtica dioica* L.

В исследованных ЦП регулярным способом на трансекте закладывались учетные площадки размером 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 30 м², что зависело от численности особей изучаемого вида. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные особи *R. cassubicus* во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 300 до 500 особей генеративного периода.

Для выявления флюктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 8) проведено исследование 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 дальнейшем каждый год был проанализирован их тип цветков.

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus cassubicus* в Московской области
Table 2. Sex ratio in ceno-populations of *Ranunculus cassubicus* in Moscow Region

№ ЦП Number of populations	Число особей, шт. Number of individuals	Соотношение особей (в %) с Sex ratio of plants (%) with:					
		обоеполами цветками perfect flowers	частично андростериль- ными цветками partially male- sterile flowers	обоеполыми и частично андростерильными цветками perfect and partially male-sterile flowers	обоеполыми и пестич- ными цветками perfect and pistillate flowers	частично андростериль- ными и пестичными цветками partially male-sterile and pistillate flowers	пестичными цветками pistillate flowers
1	500	89.2 ± 1.4	3.0 ± 0.8	4.0 ± 0.9	1.4 ± 0.5	1.4 ± 0.5	1.0 ± 0.4
2	258	87.5 ± 2.1	3.5 ± 1.1	5.4 ± 1.5	1.6 ± 0.8	1.2 ± 0.7	0.8 ± 0.5
3	256	84.4 ± 2.3	3.9 ± 1.2	6.3 ± 1.6	2.3 ± 0.9	2.0 ± 0.9	1.1 ± 0.7
4	258	85.7 ± 2.2	3.5 ± 1.1	5.4 ± 1.5	1.9 ± 0.9	2.7 ± 1.0	0.8 ± 0.5
5	269	85.5 ± 2.1	3.0 ± 1.0	6.0 ± 1.6	2.6 ± 1.0	1.8 ± 0.8	1.1 ± 0.6
6	243	86.4 ± 2.2	2.9 ± 1.1	5.2 ± 1.6	2.5 ± 1.0	2.1 ± 0.9	0.8 ± 0.6
7	278	83.1 ± 2.2	3.6 ± 1.1	6.5 ± 1.6	2.5 ± 0.9	2.9 ± 1.0	1.4 ± 0.7
8	497	87.7 ± 1.5	3.4 ± 0.8	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.6	1.2 ± 0.5	0.6 ± 0.3
9	389	85.1 ± 1.8	3.1 ± 0.9	5.7 ± 1.3	2.1 ± 0.7	2.5 ± 0.8	1.5 ± 0.6
10	348	86.5 ± 1.8	3.3 ± 0.9	5.7 ± 1.3	2.0 ± 0.8	1.4 ± 0.6	1.1 ± 0.6
11	330	87.9 ± 1.8	3.0 ± 0.9	4.8 ± 1.3	1.8 ± 0.7	1.6 ± 0.7	0.9 ± 0.5
12	423	87.2 ± 1.6	2.8 ± 0.8	5.2 ± 1.2	1.9 ± 0.7	1.7 ± 0.6	1.2 ± 0.5

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

Note. M – mean value; m – mean error.

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 cassubicus* показало, что этот вид образует три типа цветков: обоеполые, частично андростерильные и пестичные. Рассмотрим особенности их строения.

Обоеполые цветки. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: пентамерные в чашечке и венчике, полимерные в андроеце и гинецеце. Цветоложе сильно выпуклое, густо опушенное. Чашечка обычно из 5 свободных желто-буровато-зеленых, широко эллиптических чашелистиков, слабо опушенных, прижатых к венчику. Почкосложение элементов чашечки и венчика 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 (редко больше) обратнойцевидных, наверху расширенно-округлых, золотисто-желтых лепестков, в основании с нектарной ямкой, прикрытой чешуйкой. Над ямкой расположено пятно – указатель нектара. Лепестки сверху глянцевые, снизу матовые. У 10% особей в изученных ЦП наблюдались аномалии в строении венчика:

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Ranunculus cassubicus* в разные годы исследования
Table 3. Sex ratio in populations of *Ranunculus cassubicus* 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 андростери- льными цветками partially male- sterile flowers	обоеполыми и частично андростерильными цветками perfect and partially male-sterile flowers	обоеполыми и пестич- ными цветками perfect and pistillate flowers	частично андростериль- ными и пестичными цветками partially male-sterile and pistillate flowers	пестичными цветками pistillate flowers		
ЦП 1 Population 1									
2020	500	89.2 ± 1.4	3.0 ± 0.8	4.0 ± 0.9	1.4 ± 0.5	1.4 ± 0.5	1.0 ± 0.4	0.064	0.999
2021	488	89.0 ± 1.5	3.2 ± 0.9	3.9 ± 0.9	1.5 ± 0.4	1.3 ± 0.5	1.1 ± 0.5		
2022	496	89.3 ± 1.4	3.1 ± 0.8	3.8 ± 0.8	1.5 ± 0.5	1.3 ± 0.4	1.0 ± 0.5		
ЦП 8 Population 8									
2020	497	87.7 ± 1.5	3.4 ± 0.8	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.6	1.2 ± 0.5	0.6 ± 0.3	0.085	0.998
2021	472	87.9 ± 1.6	3.2 ± 0.7	5.1 ± 1.0	2.1 ± 0.7	1.1 ± 0.4	0.5 ± 0.3		
2022	490	88.1 ± 1.6	3.0 ± 0.8	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.6	1.3 ± 0.5	0.6 ± 0.3		

Примечание. Участие половых форм представлено в виде М, где М – 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.

один или несколько лепестков в цветках были недоразвиты. Очень редко (1% особей) встречались апетальные цветки с недоразвитыми всеми пятью лепестками, меньших размеров, чем чашелистики. Однако редукция части или всех лепестков в цветках никак не сказывалась на строении андроеца и гинецея.

Андроец полимерный, число тычинок варьирует от 75 до 110. 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, овально-продолговатые, бледно желтые, сидячие, неподвижные, верхушечные, равные у всех тычинок, вскрываются экстрорзно продольной щелью. Тычиночные нити незначительно кверху утолщающиеся, длинные, тонкие, связники слегка расширенные. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 2-клеточные, продолговато-сфероидальные или сфероидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора – широко эллипсоидальные, желтые,

образуются в большом числе. Фертильность пыльцы варьирует от 70.3 до 93.6%.

Гинецей полимерный, апокарпный. Плодолистики расположены по спирали. Стилодий немного сдвинутый, на верхушке слегка загнутый наружу, довольно длинный (превышает длину завязи), голый, остающийся на завязи и сохраняющий свою форму. Рыльце верхушечное, маленькое, простое, слегка выпуклое, вытянутой формы, избегающее по стороне, обращенной к брюшному шву, при созревании покрыто сосочками, имеющими маслянистый блеск. Завязи в очертании яйцевидные, слегка сплюснутые с боков.

Частично андростерильные цветки. Различий в строении околоцветника, андроеца и гинецея между обоеполыми и частично андростерильными цветками не выявлено. Однако последние отличаются меньшим числом тычинок: их число сильно варьирует от 40 до 1 и в среднем составляет 15.8, что почти в шесть раз меньше, чем у обоеполых. Поэтому даже в полевых условиях эти два типа цветков довольно хорошо различаются по мерности андроеца. Кроме того, фертильность

пыльцы в частично андростерильных цветках ниже, чем в обоеполах — 58.3 и 84.1% соответственно (табл. 1). Следовательно, в частично андростерильных цветках 40% пыльцевых зерен недоразвиты, их форма искажена.

Сравнение размерных и количественных показателей обоеполов и частично андростерильных цветков показывает следующее (табл. 1). Все изученные морфологические признаки подразделяются на три группы. К первой группе относятся показатели, по которым обоеполые цветки и их части достоверно крупнее, чем у частично андростерильных: размеры чашелистиков, диаметр венчика, длина лепестков, число тычинок, фертильность пыльцы. Вторую группу составляют параметры, значения которых больше у обоеполых цветков, однако различия статистически не достоверны: диаметр чашечки, ширина лепестков, длина тычиночных нитей и пыльников, экваториальный диаметр пыльцевых зерен. В третью группу вошли показатели, значения которых у обоеполых цветков статистически меньше (ширина пыльников и завязи, длина рыльца) или почти одинаковы с частично андростерильными цветками, но без достоверных отличий (число плодолистиков, длина завязи и стилодия).

Пестичные цветки. В околоцветнике и гинецее не выявлено структурных различий между обоеполыми, частично андростерильными и пестичными цветками. Однако, в пестичных цветках полностью редуцирован андроцей без каких-либо остатков рудиментов тычинок или стаминодиев. Поэтому пестичные цветки относятся к структурно однополым в отличие от частично андростерильных, которые структурно обоеполые с функционирующими андроцеем и гинецеем.

Анализ размерных и количественных показателей трех типов цветков выявил следующее (табл. 1). Околоцветник пестичных цветков и его элементов всегда достоверно меньше, чем у обоеполых цветков и всегда меньше, но не всегда статистически значимо, чем его компоненты у частично андростерильных цветков. Кроме того, длина стилодия и длина рыльца всегда больше у обоеполых и частично андростерильных цветков, чем у пестичных. Лишь по числу плодолистиков, длине и ширине завязи эти три типа цветков не различаются. Следовательно, в целом у *R. cassubicus* наблюдается уменьшение размеров цветков и их элементов в следующем ряду: обоеполые — частично андростерильные — пестичные.

Распределение разных типов цветков на особях. Анализ размещения трех типов цветков в пределах особей *R. cassubicus* показал следующее. Изученные 12 ценопопуляций включали шесть вариантов особей: 1) с исключительно обоеполыми цветками; 2) только с частично андростерильными

ми цветками; 3) с обоеполыми и частично андростерильными цветками; 4) с обоеполыми и пестичными цветками; 5) с пестичными и частично андростерильными цветками; 6) только с пестичными цветками. Таким образом, с функциональной точки зрения в состав ценопопуляций этого вида входят три типа особей: обоеполые (варианты 1, 2, 3), гиномоноэичные (варианты 4, 5) и женские (вариант 6). Следовательно, *R. cassubicus* относится к гинодиэичным видам.

Синфлоресценции *R. cassubicus* представляют собой вариант закрытого тирса, субъединицы которого — дихазии с разными вариантами редукции. Есть несколько особенностей строения дихазиев у этого вида. 1) Для *R. cassubicus*, как и для других представителей рода *Ranunculus*, характерен очередной филлотаксис, что накладывает отпечаток на расположение как самих дихазиев, так и боковых осей дихазия. 2) Довольно часто наблюдается недоразвитие одного или реже обоих цветков на боковых осях дихазия, в результате чего он становится 2- или 1-цветковым соответственно. Число дихазиев в синфлоресценциях сильно варьирует, что обуславливает высокую изменчивость числа цветков у особей этого вида: их число колеблется от 7 до 18.

Проанализирован пространственный характер расположения разных типов цветков в синфлоресценциях (варианты особей 3, 4, 5) и не выявлено каких-либо устойчивых и повторяющихся закономерностей в расположении обоеполых, частично андростерильных и пестичных цветков в пределах синфлоресценций. Например, у особей с обоеполыми и частично андростерильными цветками оба варианта цветков занимали разное положение в синфлоресценциях: каждый из них мог располагаться как на верхушке главной оси тирса, так и входить в состав боковых дихазиев. В свою очередь в пределах субъединиц тирса также отсутствовала определенная закономерность в положении обоеполых и частично андростерильных цветков: каждый из них может занимать терминальное положение в дихазиях или формироваться на его боковых осях. Аналогичная ситуация выявлена и у других вариантов особей с обоеполыми и пестичными цветками и с пестичными и частично андростерильными цветками.

Пространственное расположение обоеполых и частично андростерильных цветков в течение трех лет наблюдений за этикетированными особями не менялось. Например, в 2020 году у большинства модельных особей обоеполые цветки располагались на верхушке тирса и его субъединиц, а частично андростерильные — на боковых осях дихазиев. В 2021 и 2022 гг. у этих особей взаимное расположение обоеполых и частично андростерильных цветков не изменилось. У особей с

обоеполыми и пестичными цветками и с пестичными и частично андростерильными цветками также не выявлено изменений пространственного расположения половых типов цветков в анализируемый период наблюдений. Доля разных половых типов цветков у вариантов особей 3, 4 и 5 варьировала в широких пределах. Например, у проанализированных гиомоноэичных особей в ЦП 1 в 2020 г. доля пестичных цветков варьировала от 6.3 до 20%, в 2021 — от 12.4 до 35.8%, в 2022 — от 6.8 до 15.2%. Сходная картина отмечена и у вариантов особей 3 и 5. У особей *R. cassubicus* разных половых форм не зарегистрировано появление цветков противоположного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре 12 изученных ценопопуляций *R. cassubicus* всегда доминируют особи, формирующие только обоеполые цветки (от 83.1 до 89.2%) (табл. 2). Все остальные варианты особей встречаются значительно реже. Самый редкий вариант — особи, образующие только пестичные цветки (0.6–1.5%).

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 8) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.094–0.085$ при $P > 0.999$) (табл. 3). Половая структура ЦП *R. cassubicus* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые описана гиодиэция у *Ranunculus cassubicus*, которая проявляется в наличии трех типов цветков (обоеполые, частично андростерильные и пестичные) и шести разных вариантов особей, отличающихся расположением этих типов цветков. С одной стороны, по мнению Р.К. Endress (1995), на самом деле не удивительно, что внутри группы Ranunculanae, встречаются таксоны с однополыми цветками. Он связывает это с тем фактом, что у Magnolianaе и Ranunculanae отмечается низкий уровень тесной структурной связи андроеца и гинецея и отсутствуют сильные архитектурные ограничения на присутствие органов обоих полов (Endress, 1994). С другой стороны, до настоящего времени в пределах рода *Ranunculus* выявлено восемь видов, обладающих женской двудомностью, и еще меньше представителей с другими формами половой дифференциации (Delannay, 1978; Demyanova, 1985). Одна из возможных причин этого — слабая изученность половой дифференциации как видов рода

Ranunculus вне Европы, так и других представителей сем. Ranunculaceae в целом.

Три описанных половых типа цветков у *R. cassubicus* различаются как структурными (степенью развития андроеца), так и размерными особенностями. Как и у других гиодиэичных видов (Delph et al., 1996; Demyanova, 1985, 2019; Godin, 2009, 2018; Oak et al., 2018; Godin, Akhmetgarieva, 2019; Kučera et al., 2021), обоеполые цветки *R. cassubicus* всегда крупнее, чем пестичные. Ранее (Demyanova, 1985; Godin, 2019, 2020) уже обсуждались причины такой размерной дифференциации цветков у видов с женской двудомностью. Интересно только отметить разные направления преобразований у *R. cassubicus* и *R. acris* (Godin, 2023), способствовавшие появлению частично андростерильных и пестичных цветков. Если у *R. acris* наблюдается превращение части тычинок в стаминодии в частично андростерильных цветках и сохранение рудиментов тычинок в пестичных цветках, то у *R. cassubicus* выявлено уменьшение числа фертильных тычинок в частично андростерильных цветках и полная редукция тычинок в пестичных.

W. Troll (1969) синфлоресценции представителей *Ranunculus* отнес к монотелическим тирсам с разнообразными переходами и формированием в результате одноцветковых соцветий. Чаще всего в литературе можно найти лишь общие описания соцветий *Ranunculus* как верхушечные фрондозные или фрондулезные, цимоидного типа (Ziman, 1985; Tamura, 1993). Как исключения можно рассматривать единичные исследования, посвященные морфологии тирсов, количественной и качественной изменчивости их элементов у *R. bulbosus* L., *R. chinensis* Bunge и *R. sceleratus* L. (Cunnell, 1961; Zhao et al., 2012). У *R. cassubicus* выявлено, что обоеполые, частично андростерильные и пестичные цветки могут занимать разное положение в пределах тирса и его субъединиц. Одна из возможных причин этого — довольно низкая встречаемость таких особей в изученных ценопопуляциях. С одной стороны, можно предполагать, что исследование большего числа особей позволило бы выявить частоты представленности особей с конкретным вариантом расположения половых типов цветков в пределах соцветия. С другой стороны, в литературе имеются довольно скудные сведения по данному вопросу у гиодиэичных видов, поэтому говорить о наличии каких-либо закономерностей пока преждевременно. Например, по данным A. Putrament (1962) у гиодиэичного вида *Geranium sylvaticum* L. формируется три типа цветков: обоеполые, частично андростерильные и пестичные и разные типы особей, различающиеся расположением этих трех типов цветков. У гиомоноэичных особей этого вида на побегах 1–4 порядков

ветвления образуются только обоеполые цветки, при увеличении степени разветвленности синфлоресценции появляются сначала частично андростерильные цветки, а на побегах самых высоких порядков расположены исключительно пестичные цветки. Тем не менее, у *G. sylvaticum* отмечена широкая вариабельность в соотношении разных половых типов цветков в пределах синфлоресценций у разных особей, что выявлено и у *R. cassubicus*. Высокая изменчивость в разные годы доли половых типов цветков в соцветиях *R. cassubicus* у одних и тех же этикетированных особей скорее всего обусловлена закладкой и дальнейшим развитием разного числа цветков в синфлоресценции.

Выявленное в ценопопуляциях *R. cassubicus* наличие шести разных типов особей, различающихся распределением трех типов цветков, довольно часто наблюдается и у других представителей сем. Ranunculaceae (Knuth, 1898; Akemine, 1935; Andreas, 1954; Pellmyr, 1987; Demyanova, 2013; Godin, 2023). Например, популяции *Ranunculus auricomus* и *R. pedatus* ssp. *silvestreppaceus* включали три типа особей (обоеполые, андромоно- и андродиэичные, Demyanova, 2013), *Coptis japonica* (Thunb.) Makino (Akemine, 1935) и *Actaea simplex* (DC.) Wormsk. ex Prantl (= *Cimicifuga simplex* (DC.) Wormsk. ex Turcz.) (Pellmyr, 1987; Tsubasa, Takao, 2020) — четыре типа особей и т.д. Возможно, что такое разнообразие особей в популяциях по распределению разных половых типов цветков — одна из особенностей полового полиморфизма представителей сем. Ranunculaceae. Скорее всего, как и в случае с наличием однополых цветков у представителей группы *Ranunculanae* (Endress, 1994, 1995), формирование разных типов особей также обусловлено отсутствием архитектурных ограничений на присутствие цветков разных половых типов в пределах одной особи.

Наличие высокого уровня полиморфизма как вегетативных, так и генеративных органов у *R. cassubicus* несомненно можно рассматривать как фактор адаптации, позволяющий этому виду довольно широко распространяться как географически, так и эколого-фитоценологически. Сходство половой структуры его ценопопуляций, исследованных в разных условиях Московской области, по-видимому, объясняется преобладанием семенного способа самоподдержания, обеспечивающего сохранение и воспроизведение в потомстве морфологического полиморфизма его структурных элементов. Выявленное рядом авторов (Jankun, Izmałow, 1965; Izmałow, 1973) наличие амфимиктического и апомиктического развития семян у *R. cassubicus* также поддерживает сложную структуру его популяций и обуславливает возможность сочетания разных вариантов формирования семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus cassubicus в Московской области — гинодиэичный вид, образующий три типа цветков: обоеполые (с фертильными тычинками и плодолистиками), частично андростерильные (число тычинок сильно варьирует и значительно меньше, чем у обоеполых цветков) и пестичные (полное отсутствие тычинок). Все размерные и счетные показатели цветков и их частей последовательно уменьшаются в следующем ряду: обоеполые — частично андростерильные — пестичные. Изученные 12 ценопопуляций *R. cassubicus* состояли из особей шести типов, которые формируют: 1) только обоеполые цветки (83.1–89.2% от общего числа генеративных особей); 2) обоеполые и частично андростерильные цветки (4.0–6.5%); 3) только частично андростерильные цветки (2.8–3.9%); 4) обоеполые и пестичные цветки (1.4–2.6%); 5) пестичные и частично андростерильные цветки (1.2–2.9%); 6) только пестичные цветки (0.6–1.5%). Трехлетние наблюдения (2020–2022) за особями разных половых форм не выявили изменений пола цветков. Однако пространственное расположение цветков разных половых типов в пределах тирса и его субъединиц и их соотношение у особей варьировало в широких пределах. Соотношение особей с разными половыми типами цветков в ценопопуляциях оставалось стабильным, без значительных колебаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № AAAA-A21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akemine T. 1935. On the sex expression of *Coptis japonica* Makino. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. 5. Bot. 5 (1): 1–7.
- 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>
- [Barykina, Chubatova] Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. 2003. Лютик кашубский. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М. С. 78–97.
- Carrive L., Domenech B., Sauquet H., Jabbour F., Damerwal C., Nadot S. 2020. Insights into the ancestral flowers of Ranunculales. — Bot. J. Linn. Soc. 194 (1): 23–46.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa031>
- [Chugaynova] Чугайнова Е.Г. 1999. Род лютик (*Ranunculus* L.) Вятско-Камского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 16 с.

- Cunnell G.J. 1961. The morphology of the inflorescence in *Ranunculus bulbosus* L. — Ann. Bot. 25 (2): 224–240. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083744>
- [Deistfeldt] Дейстфельдт Л.А. 1994. Дифференциация морфотипов у лютика кашубского в зависимости от местообитания. — Бюлл. ГБС. 169: 59–68.
- Delannay X. 1978. La gynodioécie chez les Angiosperms. — Naturalistes Belges. 59: 223–237.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — Amer. Nat. 148(2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — Бот. журн. 96 (10): 1297–1315.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98 (9): 1139–1146.
- [Демьянова] 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>
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge. 511 p.
- Endress P.K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculanae. — In: Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Vol. 9. Springer. P. 47–61. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_5
- [Федоров, Артыушенко] Фёдоров Ал.А., Артыушенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Годин] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией. — Бот. журн. 94 (12): 1784–1790.
- [Годин] Годин В.Н. 2018. Гинодиэзия *Valeriana officinalis* (Valerianaceae) в Московской области. — Бот. журн. 103 (10): 1265–1279. <https://doi.org/10.7868/S0006813618100058>
- [Годин] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — Бот. журн. 104 (5): 345–356. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Годин] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — Бот. журн. 105 (3): 236–252. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- [Годин] Годин В.Н. 2023. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* в Московской области. — Бот. журн. 108 (1): 13–22. <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- [Годин, Ахметгариева] Годин В.Н., Ахметгариева Л.Р. 2019. Гинодиэзия *Ajuga reptans* (Lamiaceae) в Московской области. — Бот. журн. 104 (8): 1211–1227. <https://doi.org/10.1134/S0006813619080027>
- Izmaiłow R. 1973. Cyto-embryological studies in experimental hybrids of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 16 (1): 99–120.
- Jankun A., Izmaiłow R. 1965. Cytotaxonomical studies in the polymorphic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 7(2): 131–152.
- [Киндерова] Киндерова Н.Н. 1990. Биология и экология цветения и опыления некоторых представителей семейства Ranunculaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 36 с.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Koch W. 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus* L. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 42 (2): 740–753.
- 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>
- [Курлович] Курлович Л.Е. 1982а. О морфологическом разнообразии лютика кашубского в Московской и Тульской областях. — Бюл. ГБС. 123: 41–44.
- [Курлович] Курлович Л.Е. 1982b. Исследование корреляций между факторами среды и морфологическими признаками лютика. — Бюл. ГБС. 125: 40–44.
- Nogler C.A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. I. Embryologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 81 (4): 139–179. <https://doi.org/10.5169/seals-57130>
- Nogler C.A. 1972. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. II. Endospermzytologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 82 (I): 54–63. <https://doi.org/10.5169/seals-57659>
- 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>
- [Овчинников] Овчинников П.Н. 1937. Род *Ranunculus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М., Л. С. 351–509.
- Pellmyr O. 1987. Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. — Biol. J. Linn. Soc. 31 (2): 161–174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01987.x>
- Putrament A. 1962. Some observations on male-sterility in *Geranium sylvaticum* L. var. *alpestre* Schur. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 31 (4): 723–736. <https://doi.org/10.5586/asbp.1962.050>
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- [Розанова] Розанова М.А. 1922. К вопросу о переходных формах между *Ranunculus cassubicus* L. и *Ranunculus auricomus* L. — Журн. Рус. бот. о-ва. 7: 31–45.

- [Rozanova] Розанова М.А. 1925. Изменчивость *Ranunculus auricomus* и *R. cassubicus*. — Журн. Рус. бот. о-ва. 10 (1–2): 95–104.
- Rutishauser A. 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. — Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 25: 1–45.
- Rutishauser A. 1954b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. — Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 10: 491–512.
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungsrichtungen 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.
- 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
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Tsubasa Toji, Takao Itino. 2020. Differences in sex expression and mating systems in three pollination morphs of *Cimicifuga simplex*. — Plant Species Biol. 35 (2): 112–119. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12265>
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 100–158.
- Zhao L., Bachelier J.B., Chang H., Tian X., Ren Y. 2012. Inflorescence and floral development in *Ranunculus* and three allied genera in Ranunculeae (Ranunculoidae, Ranunculaceae). — Plant Syst. Evol. 298 (6): 1057–1071. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0616-6>
- [Ziman] Зиман С.Н. 1985. Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев. 248 с.

SEXUAL POLYMORPHISM OF *RANUNCULUS CASSUBICUS* (RANUNCULACEAE) IN MOSCOW REGION

V. N. Godin

Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
e-mail: vn.godin@mpgu.su

For the first time, gynodioecy is described in a perennial herbaceous polycarpic plant *Ranunculus cassubicus* L. (Kashubian buttercup) in the Moscow Region. It was revealed that *R. cassubicus* forms three types of flowers differing in the androecium structure: perfect (with fertile stamens and carpels), partially male-sterile (the number of stamens varies greatly and is much less than in perfect flowers), and pistillate ones (stamens completely missing). The sizes of flowers and their parts decrease in many studied parameters in the following row: perfect — partially male-sterile — pistillate. The studied 12 populations included six types of individuals forming: 1) only perfect flowers (83.1–89.2% of the total number of generative plants); 2) perfect and partially male-sterile flowers (4.0–6.5%); 3) only partially male-sterile flowers (2.8–3.9%); 4) perfect and pistillate flowers (1.4–2.6%); 5) pistillate and partially male-sterile flowers (1.2–2.9%); 6) only pistillate flowers (0.6–1.5%). It is established that over three years of observations (2020–2022), individuals of different sexual forms did not change the sex of flowers, and the sexual structure of populations remained stable, without sharp fluctuations.

Keywords: *Ranunculus cassubicus*, gynodioecy, flower morphology, sex ratio, population

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Akemine T. 1935. On the sex expression of *Coptis japonica* Makino. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. 5. Bot. 5 (1): 1–7.
- 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>
- Barykina R.P., Chubatova N.V. *Ranunculus cassubicus*. — In: Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. Vol. 15. Moscow. P. 78–97 (In Russ.).
- Carrive L., Domenech B., Sauquet H., Jabbour F., Damerival C., Nadot S. 2020. Insights into the ancestral flowers of Ranunculales. — Bot. J. Linn. Soc. 194 (1): P. 23–46. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa031>
- Chugaynova E.G. 1999. Rod lyutik (*Ranunculus* L.) Vyatsko-Kamskogo kraya [The genus buttercup (*Ranunculus* L.) of the Vyatka-Kama region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Perm. 16 p. (In Russ.).
- Cunnell G.J. 1961. The morphology of the inflorescence in *Ranunculus bulbosus* L. — Ann. Bot. 25 (2): 224–240. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083744>

- Deistfeldt L.A. 1994. Composition of *Ranunculus cassubicus* morphotypes in different plant communities. — Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 169: 59–68 (In Russ.).
- Delannay X. 1978. La gynodioécie chez les Angiosperms. — Naturalistes Belges. 59: 223–237.
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — Amer. Nat. 148 (2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70 (10): 1289–1301 (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. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 12–20 (In Russ.). <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- Endress P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge. 511 p.
- Endress P.K. 1995. Floral structure and evolution in Ranunculanae. — In: Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae. Springer. Vol. 9. P. 47–61. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6612-3_5
- Fedorov 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. 2023. Sexual polymorphism of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) in the Moscow region. — Bot. Zhurn. 108 (1): 13–22 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- 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>
- Izmaiłow R. 1973. Cyto-embryological studies in experimental hybrids of the apomictic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 16 (1): 99–120.
- Jankun A., Izmaiłow R. 1965. Cytotaxonomical studies in the polymorphic species *Ranunculus cassubicus* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 7 (2): 131–152.
- Kinderova N.N. 1990. Biologiya i ekologiya tsveteniya i opyleniya nekotorykh predstaviteley semeystva Ranunculaceae [Biology and ecology flowering and pollination of some species in the Ranunculaceae family]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Moscow. 16 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Koch W. 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus* L. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 42 (2): 740–753.
- Kučera J., Svitok M., Gbúrová Štubňová E., Mártonfióvá 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>
- Kurlovich L.E. 1982a. On the morphological diversity of the Kashubian buttercup in the Moscow and Tula regions. — Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 123: 41–44 (In Russ.).
- Kurlovich L.E. 1982b. Study of correlations between environmental factors and morphological features of buttercup. — Byulleten' glavnogo botanicheskogo sada. 125: 40–44 (In Russ.).
- Nogler C.A. 1971. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus* s. l. W. Koch. I. Embryologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 81 (4): 139–179. <http://doi.org/10.5169/seals-57130>
- Nogler C.A. 1972. Genetik der Aposporie bei *Ranunculus auricomus*. II. Endospermzytologie. — Ber. Schweiz. bot. Ges. 82 (I): 54–63. <http://doi.org/10.5169/seals-57659>
- 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>
- Ovcinnikov P.N. 1937. *Ranunculus*. — In: Flora USSR. Vol. 7. Moscow, Leningrad. P. 351–509 (In Russ.).
- Pellmyr O. 1987. Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. — Biol. J. Linn. Soc. 31 (2): 161–174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01987.x>
- Putrament A. 1962. Some observations on male-sterility in *Geranium sylvaticum* L. var. *alpestre* Schur. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 31 (4): 723–736. <https://doi.org/10.5586/asbp.1962.050>
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Rozanova M.A. 1922. On the issue of transitional forms between *Ranunculus cassubicus* L. and *Ranunculus auricomus* L. — J. Soc. Bot. Russ. 7: 31–45 (In Russ.).
- Rozanova M.A. 1925. Variation in *Ranunculus auricomus* and *R. cassubicus*. — J. Soc. Bot. Russ. 10 (1–2): 95–104 (In Russ.).
- Rutishauser A. 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. — Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen. 25: 1–45.
- Rutishauser A. 1954b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. — Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. 10: 491–512.

- Schulz A. 1890. Beitrage zur Kenntniss der Bestaubungserichtungen 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.
- Tamura M. 1993. Ranunculaceae. — In: The families and genera of vascular plants. Vol. II. P. 563–583. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02899-5_67
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Tsubasa Toji, Takao Itino. 2020. Differences in sex expression and mating systems in three pollination morphs of *Cimicifuga simplex*. — Plant Species Biol. 35 (2): 112–119. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12265>
- Tzvelev N.N. 2001. *Ranunculus* L. — In: Flora Europae Orientalis. Vol. 10. Petropoli. P. 100–158 (In Russ.).
- Zhao L., Bachelier J.B., Chang Hl., Tian Xh., Ren Y. 2012. Inflorescence and floral development in *Ranunculus* and three allied genera in Ranunculeae (Ranunculoideae, Ranunculaceae). — Plant Syst. Evol. 298 (6): 1057–1071. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0616-6>
- Ziman S.N. 1985. Morfologiya i filogeniya semeystva lyutikovykh [Morphology and phylogeny of the buttercup family]. Kyiv. 248 p. (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НАХОДКА *BOTRYCHIUM MATRICARIIFOLIUM* (OPHIOGLOSSACEAE)
В ОРЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. М. Н. Абадонова

ФГБУ “Национальный парк “Орловское полесье”

ул. Лесная, 3, пос. Жудерский, Хотынецкий р-н, Орловская обл., 303943, Россия

e-mail: ab_mn@mail.ru

Поступила в редакцию 23.12.22 г.

После доработки 03.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Сообщение содержит данные о первой находке *Botrychium matricariifolium* (Retz.) A.Br. ex W.D.J. Koch в Орловской области. Приведены сведения о географическом положении местонахождения и видовом составе сообщества, в котором встречен *B. matricariifolium*, указаны некоторые морфометрические показатели и общее число особей в популяции.

Ключевые слова: флористическая находка, папоротниковидные, *Botrychium matricariifolium*, национальный парк “Орловское полесье”, Орловская область

DOI: 10.31857/S000681362303002X, **EDN:** VPQGS

Botrychium matricariifolium (Retz.) A.Br. ex W.D.J. Koch (*B. ramosum* (Roth) Aschers. non Sailer) (Ophioglossaceae) — гроздовник ромашколистый широко распространен в Северном полушарии, во внетропической Евразии и Северной Америке. В России этот папоротник встречается преимущественно в северной половине европейской части (Gubanov et al., 2002). В Средней России известен из Костромской (Krasnaya..., 2019), Нижегородской (Krasnaya..., 2017), Калужской, Московской, Смоленской, Тверской областей и из Мордовии; всюду очень редок. Встречается по лугам, полянам, лесам, окраинам болот (Skvortsov, 2000; Maevskii, 2014). В цифровом гербарии Московского государственного университета (Seregin, 2022) автором обнаружены сведения всего о 14 образцах *B. matricariifolium*, из которых пять собраны в Средней России. Сборы датированы 1926, 1928, 1976, 2001 и 2018 гг. Ни в одной из опубликованных флористических сводок по территории Орловской области (Khitrovo, 1923; Radygina, 1980; Elenevskii, Radygina, 1997, 2005; Kiselyova et al., 2021) *B. matricariifolium* не упоминается.

В июне 2022 г. *B. matricariifolium* найден автором на территории национального парка “Орловское полесье” на участке широколиственного леса, нарушенного лесохозяйственной деятельностью в середине XX века и постепенно восстанавливающегося. Возраст первого яруса древостоя составляет 45–50 лет (Tax descriptions..., 2016). В настоящее время в древостое до-

минируют *Populus tremula* и *Acer platanoides*. Дата сбора: 18 VI 2022. Гербарный образец, подтверждающий находку, передан в Гербарий Орловского государственного университета им. И.С. Тургенева (ОНИИ). Ниже приведено описание находки. Названия видов даны в соответствии с IPNI (2022). Географическое положение: Орловская область, Хотынецкий район, окрестности д. Изморознь, урочище Пасека, квартал 49 Тургеневского участка лесничества, 53.237901°с.ш, 35.347984°в.д. Видовой состав сообщества, в котором встречен *B. matricariifolium* (обилие видов дано по семибальной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): A: *Populus tremula* (3), *Acer platanoides* (3), *Tilia cordata* (1), *Quercus robur* (+), *Ulmus glabra* (r); B: *Lonicera xylosteum* (r), *Corylus avellana* (r), *Euonymus verrucosa* (r); C: *Populus tremula* (r), *Tilia cordata* (+), *Acer platanoides* (+), *Prunus padus* (r), *Ulmus glabra* (r); D: *Asarum europaeum* (1), *Adoxa moschatellina* (+), *Aegopodium podagraria* (+), *Ajuga reptans* (+), *Pulmonaria obscura* (+), *Stellaria holostea* (+), *Galeobdolon luteum* (+), *Stellaria media* (r), *Botrychium lunaria* (r), *Campanula trachelium* (r), *Veronica chamaedrys* (r), *Equisetum arvense* (r), *Calamagrostis arundinacea* (r), *Lathyrus vernus* (r), *Lilium martagon* (r), *Polygonatum multiflorum* (r), *Stachys sylvatica* (r), *Paris quadrifolia* (r), *Milium effusum* (r), *Rubus saxatilis* (r), *Viola mirabilis* (r), *Ranunculus cassubicus* (r). Из перечисленных видов *Lilium martagon* и *Botrychium lunaria* занесены в Красную книгу Орловской области (Krasnaya..., 2021). В описанном местообитании обнаружено 71 растение *B. matricariifolium*; все



Рис. 1. *Botrychium matricariifolium* с двумя спороносными метелками.

Fig. 1. *Botrychium matricariifolium* with two spore-bearing panicles.



Рис. 2. *Botrychium matricariifolium* со спорангиями на вегетативной части вайи.

Fig. 2. *Botrychium matricariifolium* bearing sporangia on the trochophore.

особи — в стадии спороношения. Высота растений варьировала от 4.5 до 18.5 см, длина спороносящей части вайи — от 0.7 до 7.5 см, длина вегетативной части вайи — от 0.5 до 3.5 см. Часть особей в разной степени повреждена копытными (сбиты ногами, скусыв не отмечены). Одна из особей не имела вегетативной части, но при этом у нее были развиты две спороносных метелки (рис. 1). У другой особи спорангии развились как на спороносящей, так и на вегетативной частях вайи (рис. 2). Период вегетации *B. matricariifolium* непродолжителен — из-за отмирания наземной части в августе уже не удалось обнаружить ни одной особи.

Редкость вида, вероятно, связана со способностью к переходу на подземный образ жизни в течение нескольких лет и малозаметностью. Лимитировать произрастание *B. matricariifolium*, как и другие виды папоротниковидных, может нарушение общего экологического фона и/или гидрологического режима. На территории национального парка “Орловское полесье” эти факторы относительно стабильны на протяжении 29 лет в связи

с действием природоохранного режима (Federal’nyy..., 1995; Regulations..., 2001).

В настоящее время, с учетом найденного *Botrychium matricariifolium*, группа папоротниковидных растений национального парка “Орловское полесье” насчитывает 16 видов, в том числе семейство Ophioglossaceae — 4 вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д.б.н. Н.М. Решетниковой за помощь в определении вида и подготовке публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensociologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 p.
- [Elenevskii, Radygina] Еленевский А.Г., Радыгина В.И. 1997. Определитель сосудистых растений Орловской области. Орел. 208 с.

- [Elenevskii, Radygina] Еленевский А.Г., Радыгина В.И. 2005. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2 изд. М. 214 с.
- [Federal'nyu...] Федеральный закон “Об особо охраняемых природных территориях” от 14.03.1995 № 33-ФЗ.
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2002. Иллюстрированный определитель растений Средней России в 3 т. Т. 1: Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М. 526 с.
- International Plant Names Index. Published on the Internet <http://www.ipni.org>, The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Herbarium. [Retrieved 15 December 2022].
- [Khitrovo] Хитрово В.Н. 1923. Конспект флоры Орловской губернии. Петербургский филиал Архива РАН. — Ф. Р. IV. Оп. 1. Д. 344. 114 с.
- [Kiselyova et al.] Киселева Л.Л., Парахина Е.А., Щербаков А.В. 2021. Список сосудистых растений Орловской флоры. М. 78 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Костромской области. 2019. 2-е изд. Кострома. 432 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Нижегородской области: в 2 т. 2017. 2-е изд., перераб. и доп. Т. 2: Сосудистые растения, моховидные, водоросли, лишайники, грибы. Калининград. 304 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Орловской области. Грибы, растения, животные. 2021. Орел. 440 с.
- [Maevskii] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 11-е. М. 635 с.
- [Radygina] Радыгина В.И. 1980. Конспект флоры Орловской области и некоторые вопросы происхождения луговой степи: Дис. ... канд. биол. наук. М. 410 с.
- [Regulations...] Положение о федеральном государственном учреждении “Национальный парк “Орловское полесье” (утв. МПР 12.03.2001).
- [Seregin] Серегин А.П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. — М.: МГУ. 2022. — Режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения 22.11.2022).
- [Skvortsov] Скворцов В.Э. 2000. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России: определитель по генеративным и вегетативным признакам, региональные списки редких и охраняемых видов. М. 587 с.
- [Tax descriptions...] Таксационные описания Тургеневского участкового лесничества. Национальный парк “Орловское полесье”. 2016. Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. Воронеж. 596 с.

RECORD OF *BOTRYCHUM MATRICARIIFOLIUM* (OPHIOGLOSSACEAE) IN ORYOL REGION (EUROPEAN RUSSIA)

M. N. Abadonova

Federal State Budgetary Institution “Oryol Polesie National Park”
Lesnaya Str., 3, Zhudersky village, Khotynetsky District, Oryol Region, 303943, Russia
e-mail: ab_mn@mail.ru

The report contains data on the first record of *Botrychium matricariifolium* (Retz.) A. Br. ex W.D.J. Koch in the Oryol Region (Central European Russia). The information on the geographical location and species composition of the plant community is given, some morphometric features and the total number of individuals in the population are indicated.

Keywords: floristic record, pteridophytes, *Botrychium matricariifolium*, Oryol Polesie National Park, Oryol Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses gratitude to N.M. Reshetnikova for her help in the species identification and the preparation of the article.

REFERENCES

- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 p.
- Elenevsky A.G., Radygina V.I. 1997. Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Orlovskoy oblasti [Guide of vascular plants of the Orel region]. Orel. 208 p. (In Russ.).
- Elenevsky A.G., Radygina V.I. 2005. Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Orlovskoy oblasti [Guide of vascular plants of the Orel region]. 2nd ed. Moscow. 214 p. (In Russ.).
- Federal'nyy zakon “Ob osobo okhranyaemykh prirodnnykh territoriyakh” [Federal Law “On Specially Protected Natural Territories”] dated 14.03.1995. No. 33-FZ (In Russ.).
- Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. 2002. Ill'ustrirovannyy opredelitel' rasteniy Sredney Rossii v 3 t. T. 1: Paprotniki, khvoshchi, plauny, golosemennyye, pokrytosemennyye (odnodol'nye) [Illustrated determinant of plants of Central Russia in 3 vol. Vol. 1: Ferns, horsetails, plauns, gymnosperms, angiosperms (monocotyledons)]. Moscow. 526 p. (In Russ.).
- International Plant Names Index. Published on the Internet <http://www.ipni.org>, The Royal Botanic Gardens,

- Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Herbarium. [Retrieved 15 December 2022].
- Khitrovo V.N. 1923. Konspekt flory Orlovskoy gubernii [Synopsis of the flora of the Orel province]. St. Petersburg branch of the Archive of the Russian Academy of Sciences. — F. R. IV. Op. 1. d. 344. 114 p. (In Russ.).
- Kiselyova L.L., Parakhina E.A., Shcherbakov A.V. 2021. Spisok sosudistyykh rasteniy Orlovskoy flory [List of vascular plants of the Orel flora]. Moscow. 78 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kostromskoy oblasti [The Red data book of nature of the Kostroma region]. 2019. 2nd ed. Kostroma. 432 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti [The Red data book of nature of the Nizhny Novgorod region: in 2 vol.]. 2017. 2nd ed., reprint. and add. Vol. 2: Vascular plants, mossy, algae, lichens, fungi. Kaliningrad. 304 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Orlovskoy oblasti [The Red data book of nature of the Oryol region. Mushrooms, plants, animals]. 2021. Orel. 440 p. (In Russ.).
- Maeviskii P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. Ed. 11. Moscow. 635 p. (In Russ.).
- Radygina V.I. 1980. Konspekt flory Orlovskoy oblasti i nekotorye voprosy proischozhdeniya lugovoy stepi [Summary of the flora of the Orel region and some questions of the origin of the meadow steppe]: Dis. ... cand. biol. nauk. Moscow. 410 p. (In Russ.).
- Polozhenie o federal'nom gosudarstvennom uchrezhdenii "Natsional'nyy park "Orlovskoye Polesye" [Regulations on the Federal state institution "Oryol Polesie National Park"] (approved by MPR 12.03.2001) (In Russ.).
- Seregin A.P. (Ed.). 2022. Moscow Digital Herbarium: Electronic resource. — Moscow State University, Moscow. Available at: <https://plant.depo.msu.ru/> (accessed 22.11.2022) (In Russ.).
- Skvortsov V.E. 2000. Atlas-opredelitel' sosudistyykh rasteniy tayozhnoy zony Evropeyskoy Rossii [Atlas-guide of vascular plants of the taiga zone of European Russia]: guide on generative and vegetative traits, regional lists of rare and protected species. Moscow. 587 p. (In Russ.).
- Taksatsionnye opisaniya Turgenevskogo uchastkovogo le-snichestva. "Natsional'nyy park "Orlovskoye polesye" [Tax descriptions of the Turgenev district Forestry of the Orel Polesie National Park]. 2016. Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation. Voronezh. 596 p. (In Russ.).

In memory of our colleague, Nina Sergeevna Probatova (August 2, 1939–March 3, 2023)

CHROMOSOME NUMBERS OF SOME ASTERACEAE TAXA OF THE OLD AND NEW WORLD

© 2023 г. D. A. Krivenko^{1,*} and Yu. K. Vinogradova^{2,**}¹Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
Lermontov Str., 132, Irkutsk, 664033, Russia²N.V. Tsytsin Main Botanical Garden RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

*e-mail: krivenko.irk@gmail.com

**e-mail: gbsad@mail.ru

Received February 23, 2023; Revised February 27, 2023; Accepted February 28, 2023

The chromosome numbers ($2n$) and ploidy level (nx) according to the inferred basic chromosome number (x) are presented for 35 species, subspecies, nothospecies as well as hybrids from 17 genera of the family Asteraceae (Compositae): *Aster* (1), *Amberboa* (1), *Carduus* (1), *Centaurea* (4), *Cirsium* (1), *Crepis* (1), *Erigeron* (5), *Hieracium* (1), *Hypochaeris* (1), *Leontopodium* (1), *Pilosella* (1), *Scorzoneroideis* (1), *Solidago* (9), *Sonchus* (2), *Taraxacum* (2), *Tragopogon* (2), and *Tripleurospermum* (1). The studied specimens originated from Europe (European part of Russia, France and United Kingdom including the Crown Dependencies), Caucasus (Armenia and Russia), Central Asia (Tajikistan), Siberia (Irkutsk Region and Republic of Buryatia), Russian Far East (Primorye Territory), and North America (United States). The chromosome number was for the first time established in *Centaurea cheiranthifolia* subsp. *willdenowii* ($2n = 18 + 0-2B$). A new chromosome number was found in *Solidago* $\times$ *snarskii* ($2n = 36$). For the other taxa, previously known chromosome numbers have been confirmed.

Keywords: diploid, triploid, polyploid, chromosomal races, vascular plants**DOI:** 10.31857/S0006813623030067, **EDN:** VQKSZC

The results of studying the chromosome numbers of plants of the family Asteraceae from the Europe, Caucasus, Central Asia, Siberia, Russian Far East, and North America are presented. The meristem of germinal roots of seedlings was used to study chromosomes. Cypselas were germinated in Petri dishes on large filter paper. The method we followed was described by us previously (Efimov et al., 2016). Voucher specimens are preserved in the IRK Herbarium, with some duplicates in ALTB, LE, MW, NSK, and PVB. The Herbarium acronyms mentioned here follow B. Thiers (2023-onward). The chromosome numbers in literature were checked using “Chromosome Counts Database” – CCDB, version 1.66 (Rice et al., 2015) as well as a live search in “Google”. The taxonomy of plants is given according to the “Plants of the World Online” – POWO (Govaerts et al., 2021). The taxon for which the chromosome number was established for the first time is marked with *, the taxon for which previously unknown cytotype was established is marked with **.

***Aster* L.**

***A. incisus* Fisch.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$:** Russia, Primorye Territory, Vladivostok city, Archipelago of Empress Eugenia, Russkiy island in the Ussuriyskiy Bay off the northern coast of Peter the Great Bay of the Sea of Japan, roadside, 50 m a.s.l., 43°00'33.59"N, 131°55'41.90"E, 10 X 2021, N.V. Filinova, 66060 IRK – Fig. 1a.

***Amberboa* (Pers.) Less.**

***A. glauca* (Puschk. ex Willd.) Grossh.; $2n = 4x = 32$, $x = 8$:** Russia, Republic of Dagestan, Magaramkentskiy district, Greater Caucasus, right bank of the Samur River, near Usukhchay village, sandy stony mountain slope, 900 m a.s.l., 41°25'19.00"N, 47°53'42.00"E, 9 VIII 2021, D.A. Krivenko, 66751 IRK – Fig. 1b.

***Carduus* L.**

***C. nutans* L.; $2n = 2x = 16$, $x = 8$:** Russia, Irkutsk Region, Irkutsk city, Akademgorodok, near I.I. Molchanov-Sibirskii Irkutsk Regional State Universal Scientific Library, forb plant groups, 450 m a.s.l., 52°15'04"N, 104°16'10"E, 4 VII 2018, D.A. Krivenko, 50708 IRK; Russia, Irkutsk Region, Irkutsk city,

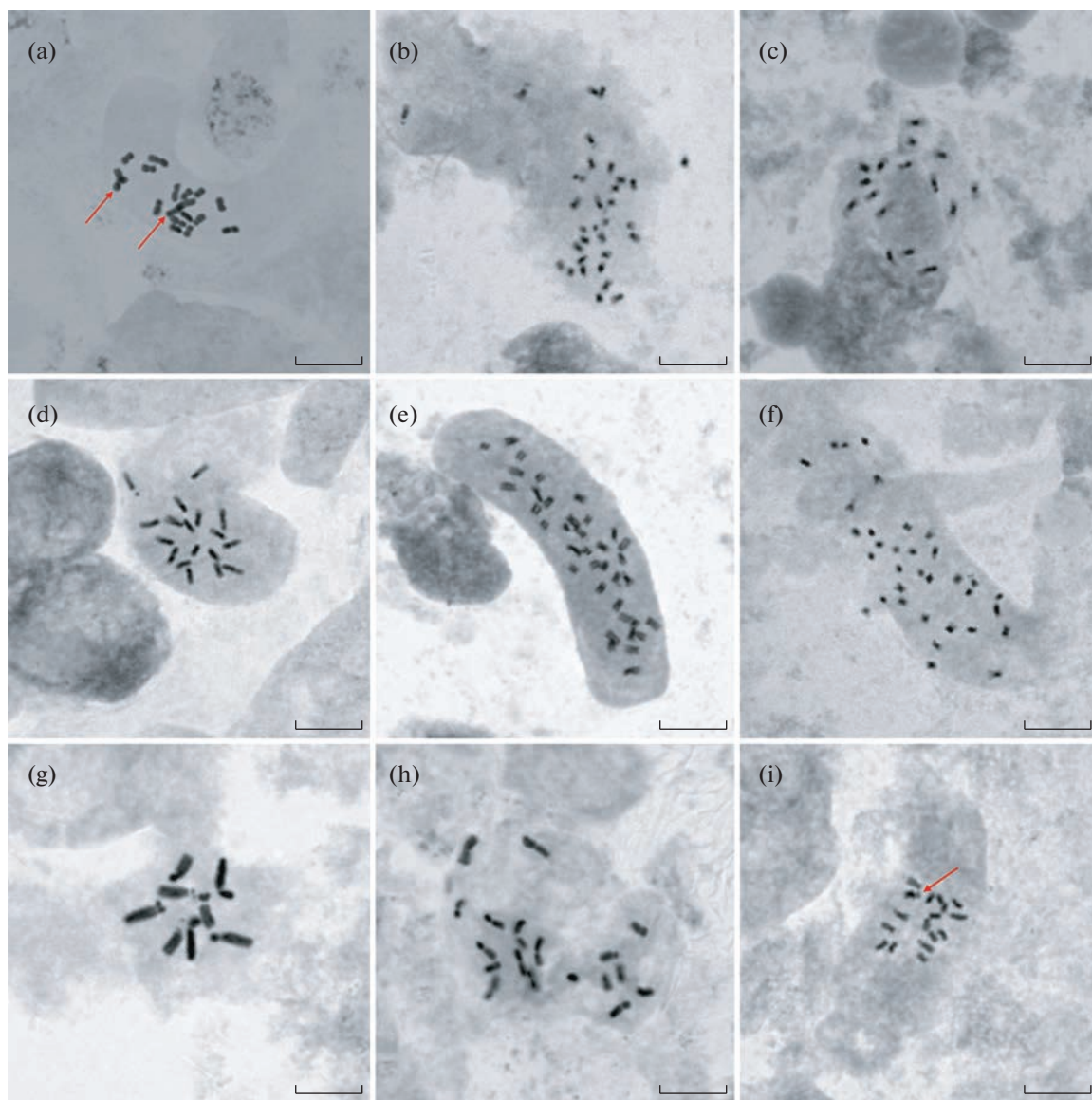


Fig. 1. Mitotic metaphases: **a** – *Aster incisus* ($2n = 18$); **b** – *Amberboa glauca* ($2n = 32$); **c** – *Carduus nutans*, 66064 IRK ($2n = 16$); **d** – *Centaurea cheiranthifolia* ($2n = 18$); **e** – *C. virgata* subsp. *squarrosa* ($2n = 36$); **f** – *Cirsium arvense*, 62974 IRK ($2n = 34$); **g** – *Crepis tectorum*, 62693 IRK ($2n = 8$); **h** – *Erigeron acris* ($2n = 18$); **i** – *E. canadensis*, 68837 IRK ($2n = 18$). – Scale bars = 10 μm . Arrows indicate chromosome overlaps.

Akademgorodok, Melenteva Str., forb plant groups, 449 m a.s.l., $52^{\circ}14'59''\text{N}$, $104^{\circ}16'25''\text{E}$, 7 VII 2018, D.A. Krivenko, 50710 IRK, 50712 PVB; Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Alarskiy district, Aleksandrovsk village, at the forest edge, $53^{\circ}20'49.07''\text{N}$, $102^{\circ}39'54.81''\text{E}$, 29 VIII 2021, O.Yu. Zavgorodnyaya, 66064 IRK – Fig. 1c.

Centaurea L.

C. cheiranthifolia Willd.; $2n = 2x = 18 + 0-2B$, $x = 9$: Russia, Kabardino-Balkarian Republic, Elbrusskiy district, Greater Caucasus, Bokovoy Ridge, foot of Elbrus Mountain, Polyana Azau settlement, sandy-pebbly deposits, 2380 m a.s.l., $43^{\circ}16'10''\text{N}$,

$42^{\circ}28'47''\text{E}$, 7 VIII 2019, D.A. Krivenko, 63602 IRK – Fig. 1d.

**C. cheiranthifolia* subsp. *willdenowii* (Czerep.) Mikheev; $2n = 2x = 18 + 0-2B$, $x = 9$: Russia, Republic of Daghestan, Dokuzparinskiy district, Greater Caucasus, 4 km SSW of Kurush village, right bank of the Ragdanchay River – right tributary of the Mullaarchay River, slope of Nesindag Mountain, stony (porphyrite and shale) steppe slope, 2572 m a.s.l., $41^{\circ}15'10.9''\text{N}$, $47^{\circ}47'57.5''\text{E}$, 15 VIII 2019, D.A. Krivenko, 63623 IRK.

C. cyanus L.; $2n = 2x = 24$, $x = 12$: Russia, Irkutsk Region, Chermkhovskiy district, Golumet village,

field, 53°02'59.95"N, 102°20'49.52"E, 20 VIII 2016, I.O. Tymchenko, 49993 IRK.

C. virgata subsp. *squarrosa* (Boiss.) Gugler; $2n = 4x = 36 + 0-1B$, $x = 9$: Armenia, Erevan city, Nor Nork city district, 8th residential area, roadside, 1350 m a.s.l., 40°10'32"N, 44°34'23"E, 31 VII 2019, D.A. Krivenko et al., 10253 IRK – Fig. 1e, 63598 LE, 63599 NSK.

Cirsium Mill.

C. arvense (L.) Scop.; $2n = 2x = 34$, $x = 17$: Russia, Irkutsk Region, Tayshet town, Central Park of Culture and Leisure, 55°39'42.6"N, 98°27'20.4"E, 20 VII 2020, O.A. Chernysheva, 62974 IRK – Fig. 1f; Russia, Republic of Buryatia, Pribaykalskiy district, Goryachinsk village, Goryachinskiy thermal spring, along source of the spring, 488 m a.s.l., 52°59'14.6"N, 108°16'27.4"E, 28 VIII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, 57702 IRK.

Crepis L.

C. tectorum L.; $2n = 2x = 8$, $x = 4$: Russia, Irkutsk Region, Tayshet town, Central Park of Culture and Leisure, 55°39'42.6"N, 98°27'20.4"E, 20 VII 2020, O.A. Chernysheva, 62693 IRK – Fig. 1g; Russia, Republic of Buryatia, Ulan-Ude city, Yuzhnyy settlement, sparse steppified pine forest, 544 m a.s.l., 51°49'31.9"N, 107°44'41.7"E, 16 VII 2015, S.G. Kazanovsky, 42342 IRK; Russia, Republic of Buryatia, Ulan-Ude city, Yuzhnyy settlement, weedy, in the garden, 528 m a.s.l., 51°49'16.9"N, 107°44'19.9"E, 18 VII 2015, S.G. Kazanovsky, 42351 IRK.

Erigeron L.

E. acris L.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$: Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar State nature conservation area, near Guzhir ranger station, forb-wild rose mixed forest, 733 m a.s.l., 52°37'59.20"N, 105°18'25.02"E, 11 VIII 2018, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr26 IRK – Fig. 1h.

E. bonariensis L.; $2n = 6x = 54$, $x = 9$: Crown Dependencies of the United Kingdom, Channel Islands in the English Channel off the northern coast of France, Jersey Island, St. Helier town, weed on lawn, 49°10'59.99"N, 2°07'00.01"W, 13 VIII 2018, Yu.K. Vinogradova, 63575 IRK; Russia, Republic of Dagestan, Makhachkala city, Kirovskiy city district, Leninkent settlement, 2nd microrailon, the 8th line, weed-ruderal plant groups, 90 m a.s.l., 42°58'38"N, 47°21'51"E, 19 VIII 2021, D.A. Krivenko, 66767 IRK.

E. canadensis L.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$: Crown Dependencies of the United Kingdom, Channel Islands in the English Channel off the northern coast of France, Jersey Island, St. Helier town, weed on lawn, 49°10'59.99"N, 2°07'00.01"W, 13 VIII 2018, Yu.K. Vinogradova, 63572 IRK; Russia, Kaliningrad Region, Kaliningrad city, right bank of the Pergolya River, Borodinskaya Str. 22, house territory, 54°43'01.37"N, 20°28'03.17"E, 4 X 2022, O.Yu. Zavgorodnyaya,

68837 IRK – Fig. 1i; Russia, Primorye Territory, Vladivostok city, Archipelago of Empress Eugenia, Russkiy Island in Ussuriyskiy Bay off the northern coast of Peter the Great Bay of the Sea of Japan, roadside, 50 m a.s.l., 43°00'33.59"N, 131°55'41.90"E, 10 X 2021, N.V. Filinova, 66032 IRK.

E. sumatrensis Retz.; $2n = 6x = 54$, $x = 9$: United Kingdom, London city, West Brompton, front garden of the Lily hotel, weedy, 51°29'11.01"N, 0°11'52.15"W, 3 VIII 2018, Yu.K. Vinogradova, 63574 IRK.

E. canadensis × *E. sumatrensis* (= *Conyza* × *rouyana* Sennen); $2n = 6x = 54$, $x = 9$: Crown Dependencies of the United Kingdom, Channel Islands in the English Channel off the northern coast of France, Jersey Island, St. Helier town, weed on lawn, 49°10'59.99"N, 2°07'00.00"W, 13 VIII 2018, Yu.K. Vinogradova, 63578 IRK; United Kingdom, London city, Regent's Park, weed on lawn, 51°31'55.99"N, 0°09'24.01"W, 13 VIII 2018, Yu.K. Vinogradova, 63568 IRK; ib., 63573 IRK – Fig. 2a.

Hieracium L.

H. ganeschinii Zahn; $2n = 3x = 27$, $x = 9$: Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar nature conservation area, near Guzhir ranger station, forb pine-birch forest, 52°37'07.75"N, 105°14'57.36"E, 8 VII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr11 IRK – Fig. 2b.

Hypochaeris L.

H. maculata L.; $2n = 2x = 10$, $x = 5$: Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar nature conservation area, near Krasnyy Yar ranger station, grass-forb meadow, 645 m a.s.l., 52°32'43.08"N, 105°02'57.84"E, 24 VII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr5 IRK – Fig. 2c.

Leontopodium R. Br. ex Cass.

L. leontopodioides (Willd.) Beauverd; $2n = 2x = 24$, $x = 12$: Russia, Irkutsk Region, Olkhonskiy district, Pribaykalskiy National Park, west coast of Lake Baikal, between Khuzhir and Oto-Khushun capes, steppified meadow, 478 m a.s.l., 53°20'51.82"N, 107°17'34.36"E, 27 VII 2020, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr18 IRK.

Pilosella Hill

P. floribunda (Wimm. & Grab.) Fr.; $2n = 4x = 36$, $x = 9$: Russia, Republic of Buryatia, Kabanskiy district, southern cost of Lake Baikal, 4 km SW of Rechka Vydrino settlement, gravel side of the road, 471 m a.s.l., 51°27'36"N, 104°48'02"E, 28 VI 2022, D.A. Krivenko, 70228 ALTB, 70225 IRK – Fig. 2d, 70227 LE, 70229 MW.

Scorzoneroideis Moench

S. autumnalis (L.) Moench; $2n = 2x = 12$, $x = 6$: Russia, Republic of Tatarstan, Kazan city, Sovetskiy city district, Azino-1 urban area, on Jaudat Faizi Str., at the sidewalk, 100 m a.s.l., 55°47'21"N, 49°13'46"E, 21 VII 2021, M.A. Markaryan, 65845 IRK – Fig. 2e.

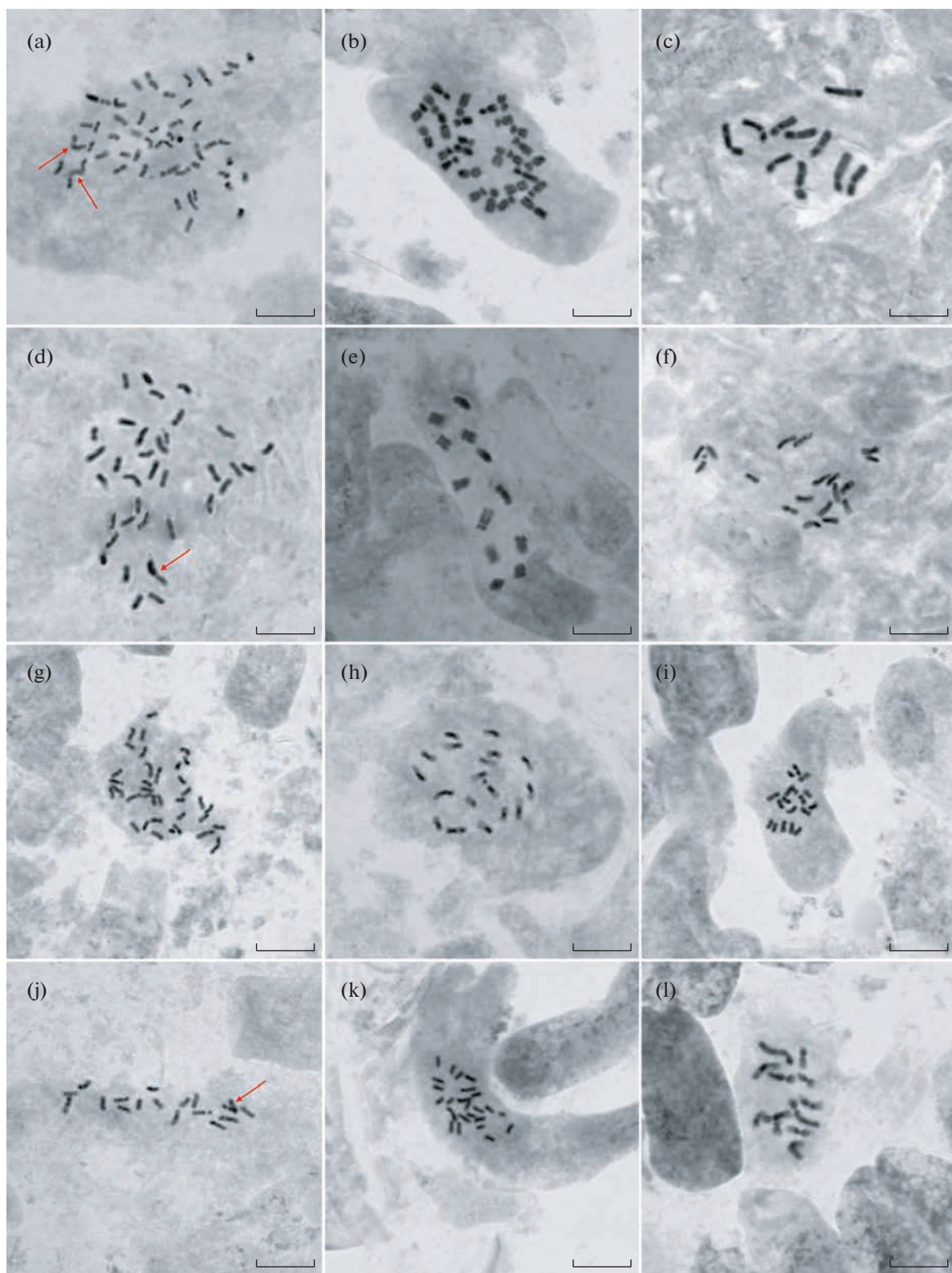


Fig. 2. Mitotic metaphases: **a** – *Erigeron canadensis* × *E. sumatrensis*, 63573 IRK ($2n = 54$); **b** – *Hieracium ganeschinii* ($2n = 27$); **c** – *Hypochaeris maculata* ($2n = 10$); **d** – *Pilosella floribunda* ($2n = 36$); **e** – *Scorzoneroides autumnalis* ($2n = 12$); **f** – *Solidago canadensis*, 64228 IRK ($2n = 18$); **g** – *S. canadensis*, 64220 IRK ($2n = 36$); **h** – *S. × niedereideri*, 49815 IRK ($2n = 18$); **i** – *S. virgaurea* ($2n = 18$); **j** – *S. gigantea* × *S. speciosa* ($2n = 18$); **k** – *Taraxacum longicorne* ($2n = 24$); **l** – *Tragopogon sibiricus*, kr53 IRK ($2n = 12$). – Scale bars = 10 μ m. Arrows indicate chromosome overlaps.

Solidago L.

S. canadensis L.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$: Russia, Yaroslavl Region, outskirts of Uglich town, left bank of the Volga River, on the slope towards the river, 57°31'16.34"N, 38°17'38.36"E, 28 IX 2017, Yu.K. Vinogradova, 64228 IRK – Fig. 2f; United States, State of Montana, Flathead County, vicinity of Hungry Horse unincorporated community, pine forest, 48°22'12"N, 114°03'36"W, 2017, Yu.K. Vinogradova [Cultivated from a fragment of a rhizome in the vicinity of Zvenigorod city, Moscow Region], 64221 IRK; United States, State of Minnesota, Olmsted County, vicinity of Rochester city, Quarry Hill Park, along the footpath, 44°01'48"N, 92°25'48"W, 17 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64226 IRK. $2n = 4x = 36$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Olmsted County, vicinity of Rochester city, Quarry Hill Park, along the footpath, 44°01'48"N, 92°25'48"W, 17 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64220 IRK – Fig. 2g. $2n = 6x = 54$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Olmsted County, vicinity of Rochester city, Quarry Hill Park, along the footpath, 44°01'48"N, 92°25'48"W, 17 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64219 IRK.

S. flexicaulis L.; $2n = 4x = 36$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Hennepin County, Bloomington city, Minnesota Valley National Wildlife Refuge, in the shrub thickets, 44°51'36"N, 93°12'36"W, 18 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64227 IRK.

S. gigantea Aiton; $2n = 4x = 36$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Hennepin County, Bloomington city, Minnesota Valley National Wildlife Refuge, 44°51'36"N, 93°12'36"W, 18 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64224 IRK.

S. × niedereideri Khok (= *S. canadensis* × *S. virgaurea*); $2n = 2x = 18$, $x = 9$: Russia, Yaroslavl Region, Uglich town, bank of the Volga River, meadow on the slope, 57°31'38.11"N, 38°18'44.70"E, 25 IX 2017, Yu.K. Vinogradova, 49815 IRK – Fig. 2h; Russia, Kaluga Region, outskirts of the city of Kaluga, fallow, 54°31'59.99"N, 36°16'00.01"E, 4 X 2017, Yu.K. Vinogradova, 64064 IRK; ib., 64065 IRK; ib., 64066 IRK.

S. rigida L.; $2n = 4x = 36$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Carver County, Chaska city, Minnesota Landscape Arboretum, on the site of the restored steppe, 44°51'42"N, 93°36'54"W, 18 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64218 IRK.

***S. × snarskii* Gudž. & Žaln. (= *S. gigantea* × *S. virgaurea*); $2n = 4x = 36$, $x = 9$: Russia, Moscow Region, Losinyy Ostrov National Park, 55°51'29.88"N, 37°48'51.84"E, 1 X 2017, Yu.K. Vinogradova, 63579 IRK.

S. ulmifolia Muhl. ex Willd.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Carver County, Chaska city, Minnesota Landscape Arboretum, wild, 44°51'42"N, 93°36'54"W, 18 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64223 IRK.

S. virgaurea L.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Lake County, Castle Danger un-

incorporated community of Silver Creek township, Gooseberry Falls State Park, waterfalls at the confluence of the Gooseberry River into Lake Superior of the Great Lakes, in the glade, 47°08'34"N, 91°27'25.00"W, 20 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64225 IRK – Fig. 2i.

S. gigantea × *S. speciosa* Nutt.; $2n = 2x = 18$, $x = 9$: United States, State of Minnesota, Lake County, coast of the Lake Superior is the largest of the Great Lakes, Two Harbors city, along the fence, 47°01'12"N, 91°41'24"W, 20 X 2018, Yu.K. Vinogradova, 64222 IRK – Fig. 2j.

Sonchus L.

S. arvensis subsp. *uliginosus* (M. Bieb.) Nyman; $2n = 4x = 36$, $x = 9$: Russia, Republic of Buryatia, Barguzinskiy district, Zabaykalskiy National Park, middle part of Lake Baikal, Bolshoy Ushkaniy Island, 466 m a.s.l., 53°51'15"N, 108°39'25"E, 3 IX 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, 57838 IRK.

S. oleraceus L.; $2n = 4x = 32$, $x = 8$: Russia, Krasnodar Territory, Black Sea coast, Anapa city, stony slope, 44°51'14.48"N, 37°20'14.42"E, 8 VII 2021, O.A. Chernysheva, 66086 IRK; Tajikistan, Sughd Region, Ghafurov district, left bank of the Kayrakum Reservoir (Syr Darya River), near Guliston city, shrub thickets on the river bank, 40°15'22.33"N, 69°48'12.54"E, 26 VI 2021, O.T. Rusinek, 66244 IRK.

Taraxacum F.H. Wigg.

T. longicorne Dahlst.; $2n = 3x = 24$, $x = 8$: Russia, Irkutsk Region, Olkhonskiy district, Pribaykalskiy National Park, west coast of Lake Baikal, Aya Bay, 52°47'12.57"N, 106°36'06.89"E, 6 VI 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr27 IRK – Fig. 2k.

T. officinale F.H. Wigg. aggr.; $2n = 3x = 24$, $x = 8$: Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar nature conservation area, near Guzhir ranger station, forb pine-birch forest, 52°37'07.75"N, 105°14'57.36"E, 8 VII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr24 IRK; Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar nature conservation area, near Guzhir ranger station, legume-grass-forb meadow, 52°37'06.72"N, 105°17'40.82"E, 8 VII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr25 IRK.

Tragopogon L.

T. sibiricus Ganesh.; $2n = 2x = 12$, $x = 6$: Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar nature conservation area, near Guzhir ranger station, legume-grass-forb meadow, 52°37'06.72"N, 105°17'40.82"E, 8 VII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr29 IRK; ib., kr53 IRK – Fig. 2l; Russia, Irkutsk Region, Ust-Orda Buryat Okrug, Ekhirit-Bulagatskiy district, Krasnyy Yar nature conservation area, near Guzhir ranger station, forb meadow, 52°38'33.65"N, 105°20'42.51"E, 15 VII 2019, O.Yu. Zavgorodnyaya, kr30 IRK.

T. trachycarpus S.A. Nikitin; $2n = 2x = 12$, $x = 6$: Russia, Republic of Buryatia, Kabanskiy district, left bank of the Selenga River, near Treskovo village, step-pified meadow, 52°03'14"N, 106°55'01"E, 5 VII 2019, D.A. Krivenko, 66519 IRK.

Tripleurospermum Sch. Bip.

T. inodorum (L.) Sch. Bip.; $2n = 4x = 36$, $x = 8$: France, Nord-Pas-de-Calais and Picardy region, department Somme, commune Assevillers, near highway E19, weed-ruderal plant groups, 49°53'16.17"N, 2°50'13.27"E, 30 XII 2019, D.A. Krivenko et al., 58711 IRK.

Most of the karyologically studied taxa (including interspecific hybrid *Solidago gigantea* × *S. speciosa*), namely 18 out of 35, are diploids ($2x$), with basic numbers (x) 4, 5, 6, 8, 9, 12, and 17. Three species are triploids ($3x$): *Hieracium ganeschii* ($2n = 27$, $x = 9$), *Taraxacum longicorne*, and *T. officinale* aggr. (both $2n = 24$, $x = 8$). Among the 35 taxa, 13 are polyploids ($4x$ and $6x$), with $x = 8$ and 9.

Variable ploidy levels ($2x$, $4x$, and $6x$) are observed in *Solidago canadensis* from native localities in North America (United States), while a diploid ($2x$) was found in a secondary locality in the European part of Russia (Yaroslavl Region). Our data also confirm that *Leontopodium leontopodioides* has three chromosomal races: $2n = 22$ from Qinghai Province of China (Stille et al., 2014), $2n = 24$ from two localities in South Korea (Lee et al., 2010), and our data from the Baikal region (Chepinoga et al., 2012), in the Russian Far East (Primorye Territory) repeatedly showed $2n = 26$ (Probatova et al., 2006, 2008, 2011), with $x = 11$, 12, and 13, respectively. A special karyosystematic research is necessary. It is probable that the chromosomal races can represent independent species.

For the most of the taxa, previously known chromosome numbers were confirmed. The chromosome number for *Erigeron canadensis* × *E. sumatrensis* $2n = 54$ was confirmed. The same chromosome number was obtained by us from two localities of this hybrid in Italy as for "*Conyza* × *rouyana* Sennen" (Krivenko et al., 2017).

New chromosome number ($2n = 36$) and ploidy level ($4x$) were established for *Solidago* × *snarskii* in the European part of Russia (Moscow Region). The only other chromosome number count for this nothospecies from Eastern Europe (Lithuania) gave another result, $2n = 3x = 27$ (Musiał et al., 2020).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by Institutional research projects no. 122041100047-6 (to D.A. Krivenko) and no. 122042600141-3 (to Yu.K. Vinogradova).

REFERENCES

- Chepinoga V.V., Gnutikov A.A., Lubogoschinsky P.I., Isaikina M.M., Kononov A.S. 2012. IAPT/IOPB chromosome data 13 (K. Marhold, ed.). — Taxon. 61 (4): 891–892.
<https://doi.org/10.1002/tax.614023>
- Efimov P.G., Philippov E.G., Krivenko D.A. 2016. Allopolyploid speciation in Siberian *Dactylorhiza* (Orchidaceae, *Orchidoideae*). — Phytotaxa. 258 (2): 101–120.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.258.2.1>
- Govaerts R., Nic Lughadha E., Black N., Turner R., Paton A. 2021. The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. — Sci. Data. 8: 215.
<https://doi.org/10.1038/s41597-021-00997-6>
- Krivenko D.A., Kazanovsky S.G., Knayzev M.S., Vinogradova Yu.K., Verkhozina A.V., Murtazaliev R.A. 2017. IAPT/IOPB chromosome data 26 (K. Marhold, ed.). — Taxon. 66 (6): 1491–1492.
<https://doi.org/10.12705/666.30>
- Lee D.H., Chung G.Y., Choi B.H. 2010. Chromosome number of four Korean species of *Leontopodium* (Asteraceae). — Korean J. Pl. Taxon. 40 (3): 153–156 (In Korean).
<https://doi.org/10.11110/kjpt.2010.40.3.153>
- Musiał K., Pagitz K., Gudžinskas Z., Łazarski G., Pliszko A. 2020. Chromosome numbers in hybrids between invasive and native *Solidago* (Asteraceae) species in Europe. — Phytotaxa. 471 (3): 267–275.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.471.3.8>
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G., Barkalov V.Yu., Seledets V.P., Nechaev V.A. 2011. IAPT/IOPB chromosome data 12 (K. Marhold, ed.). — Taxon. 60 (6): 1790–1794.
<https://doi.org/10.1002/tax.606033>
- Probatova N.S., Rudyka E.G., Pavlova N.S., Verkholat V.P., Nechaev V.A. 2006. Chromosome numbers of plants of the Primorsky Territory, the Amur River basin and Magadan Region. — Bot. Zhurn. 91 (3): 491–509 (In Russ.).
- Probatova N.S., Rudyka E.G., Seledets V.P., Nechaev V.A. 2008. IAPT/IOPB chromosome data 6 (K. Marhold, ed.). — Taxon. 57 (4): 1268–1271.
<https://doi.org/10.1002/tax.574017>
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) — A community resource of plant chromosome numbers. — New Phytol. 206 (1): 19–26.
<https://doi.org/10.1111/nph.13191>
- Stille J.S., Jaeger M., Dickoré W.B., Ehlers K., Holzhauser S.I.J., Mayland-Quellhorst E., Safer S., Schwaiger S., Stuessy T.F., Stuppner H., Wissemann V. 2014. Chromosome numbers of the edelweiss, *Leontopodium* (Asteraceae, Compositae — *Gnaphalieae*). — Edinburgh J. Bot. 71 (1): 23–33.
<https://doi.org/10.1017/S0960428613000243>
- Thiers B. 2023. [continuously updated] Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 24.01.2023).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ ASTERACEAE СТАРОГО И НОВОГО СВЕТА

Д. А. Кривенко^{a, #}, Ю. К. Виноградова^{b, ##}

^aСибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033, Россия

^bГлавный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

[#]e-mail: krivenko.irk@gmail.com

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

Представлены числа хромосом ($2n$) и уровень пloidности (nx), в соответствии с предполагаемым основным числом хромосом (x), для 35 видов, подвидов, нотовидов, а также гибридов из 17 родов семейства Asteraceae (Compositae): *Aster* (1), *Amberboa* (1), *Carduus* (1), *Centaurea* (4), *Cirsium* (1), *Crepis* (1), *Erigeron* (5), *Hieracium* (1), *Hypochaeris* (1), *Leontopodium* (1), *Pilosella* (1), *Scorzoneroides* (1), *Solidago* (9), *Sonchus* (2), *Taraxacum* (2), *Tragopogon* (2), и *Tripleurospermum* (1). Изучаемые экземпляры — происхождением из Европы (европейская часть России, Франция и Великобритания, включая ее коронные земли), Кавказа (Армения и Россия), Центральной Азии (Таджикистан), Сибири (Иркутская область и Республика Бурятия), Дальнего Востока России (Приморский край) и Северной Америки (США). Впервые число хромосом определено у *Centaurea cheiranthifolia* subsp. *willdenowii* ($2n = 18 + 0-2B$). Неизвестное ранее число хромосом (цитотип) установлено у *Solidago* × *snarskiskisii* ($2n = 36$). Для других таксонов были подтверждены ранее известные числа хромосом.

Ключевые слова: диплоид, триплоид, полиплоид, хромосомные расы, сосудистые растения

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование финансировалось Базовыми исследовательскими проектами № гос. рег. 122041100047-6

(для Д.А. Кривенко) и № гос. рег. 122042600141-3 (для Ю.К. Виноградовой).

TYPE AND AUTHENTIC SPECIMENS IN ALGAL HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE). III

© 2023 г. Т. А. Mikhaylova

Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, 197022, St. Petersburg, Russia
e-mail: Tmikhaylova@binran.ru

Received January 26, 2023; Revised February 27, 2023; Accepted February 28, 2023

The article presents the data on the type and authentic specimens of algal names published in the second half of the 20th century by Soviet and Russian phycologists, namely K.L. Vinogradova, Yu.E. Petrov with coauthors, A.A. Kalugina, V.F. Makijenko, E.I. Blinova and A.D. Zinova. The specimens are conserved in the Algal Herbarium of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia (LE). The specimens were collected in the Russian continental, Arctic and Far Eastern seas, and in the Pacific and Southern oceans: in the Black Sea, Barents Sea, White Sea, Chukchi Sea, Bering Sea, Sea of Okhotsk, Sea of Japan, Philippine Sea, near the Kuril Islands and South Shetland Islands. The inventory of the type collection comprises 52 specimens of 32 validly published taxa, including 29 holotypes, 22 isotypes, and 1 paratype. The original material for three of these taxa (*Hammatoidea murmanica* Yu.E. Petrov, *Rosenvingiella simplex* K.L. Vinogr., *Undariella kurilensis* Yu.E. Petrov et Kussakin) was not found. In addition, 2 specimens of 2 invalidly published taxa and 3 specimens of 2 unpublished taxa are listed. The barcodes of paratypes, original and authentic specimens from the main collection were also provided.

Keywords: LE, Algal Herbarium, type collection, authentic specimens, Blinova, Gussarova, Kalugina, Kussakin, Makijenko, Petrov, Suchovejeva, Vinogradova, Vozzhinskaja, Zinova

DOI: 10.31857/S0006813623030080, **EDN:** VQPWCS

The information about the type specimens of the algal names is currently available through the International website Algaebase (Guiry, Guiry, 2023). However, the data on the type specimens of taxon names described by Russian phycologists are not always presented on this website or are given incorrectly. This article is the third in a series of publications on the type and authentic specimens of algal names conserved in the Algal Herbarium of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russia (LE), and allows us to fill this gap. In addition to detailed information, the article cites barcodes of the specimens themselves, which images available through on-line source <https://en.herbariumle.ru/>.

The article presents the data on the original and authentic specimens for the names published by Soviet and Russian phycologists Kira L. Vinogradova, both alone and with A.D. Zinova (1902–1985), by Yuriy E. Petrov (1934–2008?), both alone and with his colleagues, namely I.S. Gussarova, M.V. Suchovejeva, V.B. Vozzhinskaja, and also by such Soviet phycologists as A.A. Kalugina (1929–1994), V.F. Makijenko (1937–2019), E.I. Blinova (1933–2019) and A.D. Zinova. These authors validly published the names of 32 taxa (Blinova, Zinova, 1967; Gussarova, Petrov, 1970, 1972; Kalugina, 1974; Makijenko, 1970; Petrov, 1961; Petrov, Kusakin, 1997; Petrov, Suchovejeva,

1972, 1976; Petrov et al., 1973; Petrov, Vozzhinskaja, 1966, 1970; Vinogradova, 1973, 1974, 1983, 1995). Type collection contains the specimens collected in the Russian continental, Arctic and Far Eastern seas, and in the Pacific and Southern oceans: in the Black Sea (8), Barents Sea (3), White Sea (6), Chukchi Sea (1), Bering Sea (5), Sea of Okhotsk (5), Sea of Japan (12), Philippine Sea (2), near the Kuril Islands (5) and South Shetland Islands (5).

The following inventory of the type collection comprises 52 specimens of 32 taxa validly published by the above-mentioned authors, including 29 holotypes, 22 isotypes, and 1 paratype. Unfortunately, the original material for three of these taxa was not found. In addition, 2 specimens of 2 invalidly published taxa and 3 specimens of 2 unpublished taxa are listed. The barcodes of 190 paratypes, 3 original and 1 authentic specimens from the main collection were also provided. It should be noted that in the main algal collection, the specimens of intraspecific taxa are stored in the same folders as the specimens of respective species.

Within the groups of higher ranks (Chlorophyta, Rhodophyta, Phaeophyceae), the taxa are arranged in the alphabetical order of generic names, specific and infraspecific epithets. Each taxon is accompanied by following information (for more details, see the first article of the series: Mikhaylova, Sokolova, 2019):

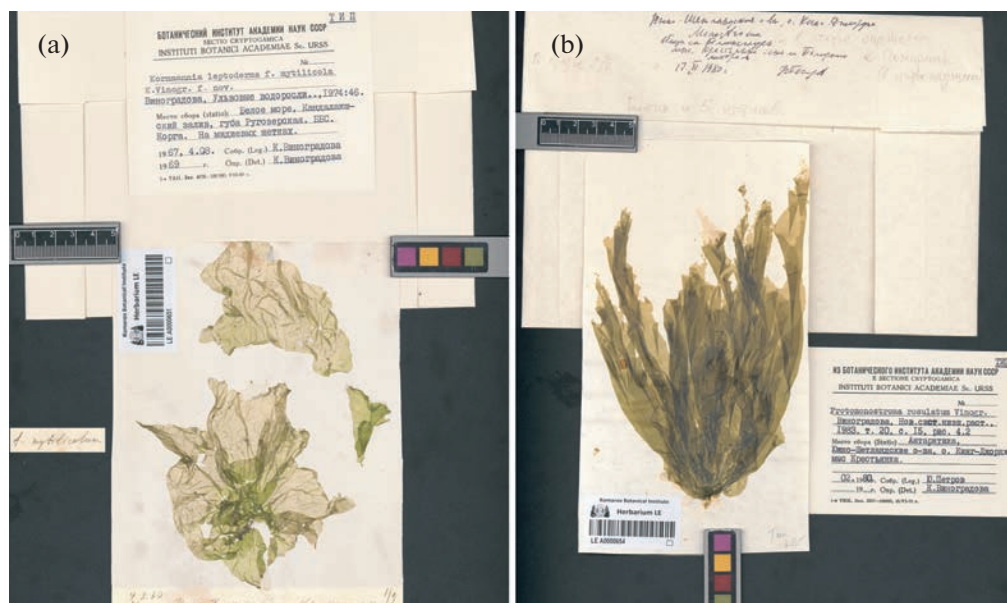


Fig. 1. Holotypes of *Kornmannia leptoderma* (Kjellman) Bliding f. *mytilicola* K.L. Vinogr. (a) and *Protomonostroma rosulatum* K.L. Vinogr. (b).

Рис. 1. Голотипы *Kornmannia leptoderma* (Kjellman) Bliding f. *mytilicola* K.L. Vinogr. (a) и *Protomonostroma rosulatum* K.L. Vinogr. (b).

1. The earliest validly published Latin name (legitimate names in **bold italics**, illegitimate in *italics*) with nomenclatural citation.

2. Quotation from the protologue in original script followed by English translation when necessary.

3. The region from which the taxon was described.

4. The category of the specimen: holotype, isotype, paratype, original specimen (Turland et al., 2018: Art. 9), authentic specimen. Sometimes, the specimens at the Algal Herbarium LE are represented by more than one plant mounted on different paper sheets and stored in a common envelope with a common label or labels. In these cases, the number of specimens is specified in parentheses.

5. Standardized text of the specimen label followed by its English translation.

6. The number of barcode in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences (LE).

7. If necessary, the notes are given commenting discrepancies in the data from the protologues and labels, the presence/absence of specimens in the type and main algal collections, the peculiarities of placing specimens in envelopes, differences in the spelling of the authors' surnames, regarding illegitimate and invalidly published names, etc.

CYANOPROKARYOTA

Hammatoidea* [*Ammatoidea*] *murmanica Yu.E. Petrov, 1961, Bot. Mater. Otd. Sporov. Rast. Bot. Inst.

Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 14: 109–111, figs 3, 4.2.–4.5.

Protologue: “Typus in URSS ad Murman, ins. Maloje-Olenije, in lapidibus zonae litoralis 1 X 1930, A.D. Zinova legit; in herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur”. – Described from the Barents Sea.

Note. The original material was not found in the LE collection.

CHLOROPHYTA

Capsosiphon groenlandicus (J. Agardh) K.L. Vinogr. f. ***magnicellularis*** K.L. Vinogr., 1974, Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 62–63, pl. XVI, figs 1–10.

Protologue: “Typus. Mare Barentz, Murman, sinus Dalnezelenetskaja, in lapidibus litoralibus, 8 V 1961, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci URSS (Leningrad) conservatur”. – Described from the Barents Sea.

Holotype: “Тип [Type]. *Capsosiphon groenlandicus* f. *magnicellularis* K. Vinogr. f. nov. Виноградова, Ульяновые водоросли., 1974: 62. Баренцево море, Мурман, губа Дальнезеленцкая. Пересушка. Камни литорали, 8 V 1961, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 62. Barents Sea, Murman, Dalnezelenetskaya Inlet. Intertidal zone. Intertidal stones.

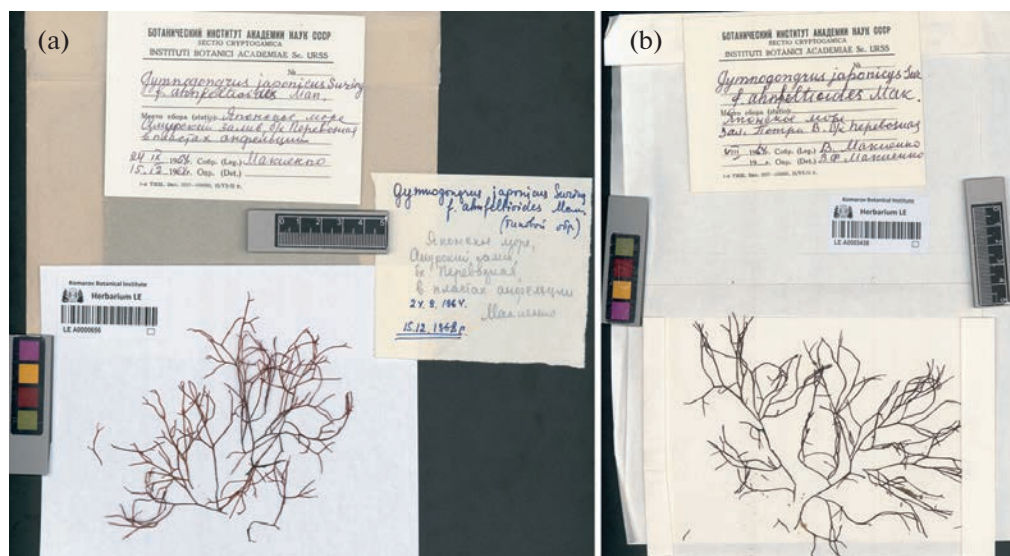


Fig. 2. Holotype (a) and paratype (b) of *Gymnogongrus japonicus* Suringar f. *ahnfeltioides* Makienko.

Рис. 2. Голотип (a) и паратип (b) *Gymnogongrus japonicus* Suringar f. *ahnfeltioides* Makienko.

8 V 1961, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]”, LE A0000720.

Isotype: LE A0000641.

Note. In addition, there are 15 paratypes (LE A0003595, LE A0003604–LE A0003610, LE A0003612–LE A0003618) stored in the main collection in the folders with the specimens of *Capsosiphon groenlandicus* from the Barents Sea, Bering Sea, Sea of Okhotsk, Sea of Japan, Eastern Kamchatka, Commander Islands and Kuril Islands.

Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville subsp. *asiatica K.L. Vinogr., 1974, Ul’voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 104–106, pl. XXXVI, figs 1–9, pl. XXXVII, figs 1–9.

Protologue: “Typus. Mare Japonicum, insula Sachalin, prope pagum Schebunino, in basaltis nudatis 0–2 m a litore 26 VIII 1966, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur”. — Described from the Sea of Japan.

Holotype: “Тип [Type]. *Enteromorpha clathrata* subsp. *asiatica* K.L. Vinogr. subsp. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 104. Японское море. Сахалин, р-н Шебунино. 0–2 м от берега. Выход базальта. 26 VIII 1966, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul’voye vodorosli..., 1974: 104. Sea of Japan. Sakhalin, Shebunino vicinity. 0–2 m from the shore. Basalt outcrop. 26 VIII 1966, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]”, LE A0000643.

Isotypes (2): LE A0000642, LE A0001240.

Note. In addition, there are 38 paratypes (LE A0003599, LE A0003603, LE A0003619–LE A0003640, LE A0004001–LE A0004014) stored in the main collection in the folders with the speci-

mens of *Enteromorpha clathrata* from the Sea of Okhotsk, Sea of Japan, Kuril Islands, and Sakhalin Island. There are also three envelopes (LE A0003600–LE A0003602) with uncited original specimens stored in the folder with *Enteromorpha clathrata* from Sea of Japan. The images of paratypes rather than the holotype were published in the protologue.

Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees f. *murmanica K.L. Vinogr., 1974, Ul’voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 86, pl. XXV, figs 4–9.

Protologue: “Typus. Mare Barentz, sinus Dalnezelenetskaja, insula Suchoj, ad lapides zonae litoralis 4 VII 1958, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur”. — Described from the Barents Sea.

Holotype: “Тип [Type]. *Enteromorpha intestinalis* f. *murmanica* K. Vinogr. f. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 86. Баренцево море, Мурман, губа Дальнезеленецкая, о. Сухой. Пересушка. Камни литорали, 4 VII 1958, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul’voye vodorosli..., 1974: 86. Barents Sea, Murman, Dalnezelenetskaya Inlet, Sukhoy Island. Intertidal zone. Intertidal stones. 4 VII 1958, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]”, LE A0000646.

Note. In addition, there are 4 paratypes (LE A0004015, LE A0004016, LE A0004018, LE A0004019) stored in the main collection in the folder with the specimens of *Enteromorpha intestinalis* from the Barents Sea.

Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees f. *ramosa K.L. Vinogr., 1974, Ul’voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 88–90, pl. XXVII, figs 1–9.

Protologue: "Typus. Mare Nigrum. Sinus Novorossicus (pars aperta), profunditate 0.5 m, 7 VII 1964, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur". — Described from the Black Sea.

Holotype: "Тип [Type]. *Enteromorpha intestinalis* f. *ramosa* K. Vinogr. f. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 88. Черное море, Новороссийская бухта, открытая часть. Глуб. 0.5 м. 7 VII 1964, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 88. Black Sea, Novorossiyskaya Bay, open part. Depth 0.5 m. 7 VII 1964, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]", LE A0000647.

Note. In addition, there are 14 paratypes (LE A0004053—LE A0004066) stored in the main collection in the folders with the specimens of *Enteromorpha intestinalis* from the Black Sea. The images of paratypes rather than the holotype were published in the protologue.

Enteromorpha intestinalis* (Linnaeus) Nees f. *saprobia K.L. Vinogr., 1974, Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 86—88, pl. XXVI, figs 1—10.

Protologue: "Typus. Mare Nigrum, sinus Novorossicus, ad colluviem, 11 VII 1964, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur". — Described from the Black Sea.

Holotype: "Тип [Type]. *Enteromorpha intestinalis* f. *saprobia* K. Vinogr. f. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 86. Черное море, Новороссийская бухта. У канализационного стока. 11 VII 1964, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 86. Black Sea, Novorossiyskaya Bay. Near the sewer. 11 VII 1964, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]", LE A0000648.

Note. In addition, there are 33 paratypes (LE A0004020—LE A0004052) stored in the main collection in the folders with the specimens of *Enteromorpha intestinalis* from the Black Seas and Sea of Japan.

Enteromorpha perestenkoae K.L. Vinogr., 1974, Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 106, pl. XXXVIII, figs 1—7.

Protologue: "Typus. Mare Japonicum, sinus Poseta, sinus Tichaja dictus, biocenosis *Zostera* + *S. kjellmannianum*, 26 V 1965, L. Perestenko. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur". — Described from the Sea of Japan.

Holotype: "Тип [Type]. *Enteromorpha perestenkoae* K. Vinogr. sp. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 106. Японское море, залив Посета, бухта Тихая. Биоценоз *Zostera* + *S. kjellmannianum*. 26 V 1965, Собр. Л. Перестенко, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 106. Sea of Japan, Posyet Bay, Tikhaya bight. Biocenosis *Zostera* + *S. kjellmannia-*

num. 26 V 1965, leg. L. Perestenko, det. K. Vinogradova, 1969]", LE A0000649.

Enteromorpha prolifera* (O.F. Müller) J. Agardh f. *simplex K.L. Vinogr., 1974, Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 99—100, pl. XXXIII, figs 5—12.

Protologue: "Typus. Mare Album, sinus Kandalakschensis, sinus Rugozerskaya, statio biologica Universitatis Mosquaensis, in parte superior zonae litoralis, adarenam, 8 VIII 1967, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur". — Described from the White Sea.

Holotype: "Тип [Type]. *Enteromorpha prolifera* f. *simplex* K. Vinogr. f. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 99. Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, Биол. ст. МГУ. Песок, верхний горизонт литор. 8 VIII 1967, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 99. White Sea, Kandalaksha Bay, Rugozerskaya Inlet, Biological Station of Moscow State University. Sand, upper intertidal zone. 8 VIII 1967, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]", LE A0000650.

Note. In addition, there are 26 paratypes (LE A0004067—LE A0004091, LE A0004132) stored in the main collection in the folders with the specimens of *Enteromorpha prolifera* from the Black, White, Barents, Bering Seas, Sea of Okhotsk, Kuril Islands and Commander Islands.

Kornmannia leptoderma* (Kjellman) Bliding f. *mytilicola K.L. Vinogr., 1974, Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 46—47, pl. XI, figs 1—2.

Protologue: "Typus. Mare Album — sinus Kandalakschensis, sinus Rugozerskaya, statio biologica Universitatis Mosquaensis, in parte media zonae litoralis 2 VIII 1967 [sic!], K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur". — Described from the White Sea.

Holotype: "Тип [Type]. *Kornmannia leptoderma* f. *mytilicola* K. Vinogr. f. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 46. Белое море, Кандалакшский залив, губа Ругозерская, ББС. Корпа. На мидиевых щетках. Пояс *F. vesiculosus* на мидиях. 4 VIII 1967, собр. К. Виноградова, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 46. White Sea, Kandalaksha Bay, Rugozerskaya Bay, Biological Station of Moscow State University. Reef, belt of *F. vesiculosus*, on mussels. 4 VIII 1967, leg. K. Vinogradova, det. K. Vinogradova, 1969]", LE A0000651.

Isotypes (4): LE A0004092—LE A0004095.

Note. The date in the protologue is probably incorrect: 2 VIII 1967 instead of 4 VIII 1967, the latter being clearly read in the label (Fig. 1, a).

Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock subsp. *japonicum K.L. Vinogr., 1974, Ul'voye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR: 43—44, pl. V, figs 1—8.

Protologue: "Typus. Mare Japonicum, sinus Poseta, peninsula Gamovii, promontorium Grotty dictum,

in ejectis; in Coccophora 22 V 1968, V. Makienko. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur". — Described from the Sea of Japan.

Holotype: "Тип [Type]. *Monostroma grevillei* subsp. *japonicum* K. Vinogr. subsp. nov. Виноградова, Ульвовые водоросли., 1974: 43. Японское море, зал. Посыета, п/о Гамова, мыс Гроты. Выбросы. 22 V 1968, собр. В. Макиенко, опр. К. Виноградова, 1969 [Vinogradova, Ul'voye vodorosli..., 1974: 43. Sea of Japan, Posyet Bay, Gamov Peninsula, Grotty Cape. Cast ashore. 22 V 1968, leg. V. Makienko, det. K. Vinogradova, 1969]", LE A0000652.

Isotypes (5): LE A0000653, LE A0004097—LE A0004100.

Note. In addition, there are 12 paratypes (LE A0004101—LE A0004112) stored in the main collection in the folder with the specimens of *Monostroma grevillei* from the Sea of Japan.

Protomonostroma rosulatum K.L. Vinogr., 1983, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 20: 15—16, fig. 4: 2.

Protologue: "Typus. Insulae Scotiae Australis, insula King George, promontorium Krestjanka dictum, 2 II 1980 [sic!], Yu. Petrov. In Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. Южно-Шетландские о-ва, о. Кинг-Джордж, мыс Крестьянка, 2 II 1980[sic!], Ю. Петров. Хранится в Бот. ин-те АН СССР (Ленинград)". — Described from the Southern Ocean (South Shetland Islands).

Holotype: "Тип [Type]. *Protomonostroma rosulatum* Vinogr. Виноградова, Нов. сист. низш. раст..., 1983, т. 20, с. 15, рис. 4.2. Антарктика, Южно-Шетландские о-ва, о. Кинг-Джордж, мыс Крестьянка. II 1980, собр. Ю. Петров, опр. К. Виноградова [Vinogradova, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 1983, v. 20, p. 15—16, fig. 4.2. Antarctica, South Shetland Islands, King George, Krestyanka Cape, II 1980, leg. Yu. Petrov, det. K. Vinogradova]", "*Monostroma*, вблизи ст. Белингаузен, мыс Крестьянка — скала Поморник, литораль. 17 II 1980, собр. Ю. Петров [near the Bellingshausen station, Krestyanka Cape — Pomornik rock, intertidal zone. 17 II 1980, leg. Yu. Petrov]", LE A0000654.

Isotypes (4): "Изотип [Isotype]. *Protomonostroma rosulatum* Vinogr. Виноградова, Нов. сист. низш. раст..., 1983, т. 20, с. 15, рис. 4.2. Антарктика, Южно-Шетландские о-ва, о. Кинг-Джордж, мыс Крестьянка, II 1980, собр. Ю. Петров, опр. К. Виноградова [Vinogradova, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 1983, v. 20, p. 15—16, fig. 4.2. Antarctica, South Shetland Islands, King George, Krestyanka Cape, II 1980, leg. Yu. Petrov, det. K. Vinogradova]", LE A0000655, LE A0000721—LE A0000723.

Note. The date in the protologue is incorrect: 2 II 1980 instead of 17 II 1980. Probably, the confusion resulted from an incompletely indicated date on the later typed label, 02.1980. Actually, "02" refers to the month, not the day. The specimen LE A0000654 is stored in the original collector's envelope with a clear

date of 17 II 1980. This specimen contains the inscription "Type" with the signature of K. Vinogradova (Fig. 1,b). In addition, it is depicted on the Fig. 4: 2 in Vinogradova (1983) and captioned "*Protomonostroma rosulatum* Vinogr. (тип [type])". All this unambiguously points to the specimen LE A0000654 as the holotype.

Rosenvingiella simplex K.L. Vinogr., 1983, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 20: 17, figs 4: 3—4.

Protologue: "Typus. Insulae Scotiae Australis, insula King George, ora borealis sinus Ardli, 1 XII 1975, Yu. Petrov, In Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. Южно-Шетландские о-ва, о. Кинг-Джордж, сев. берег бухты Ардли, 1 XII 1975, Ю. Петров. Хранится в Бот. ин-те АН СССР (Ленинград)". — Described from the Southern Ocean (South Shetland Islands).

Note. The original material was not found in the LE collection.

RHODOPHYTA

Gymnogongrus japonicus Suringar f. *ahnfeltioides* Makienko [Makijenko], 1970, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 7: 96—98, figs 4—6.

Protologue: "Typus. URSS: Mare Japonicum, sinus Petri Primi, sinulus Perevoznaja, in strato *Ahnfeltiae* haud fixae, 10 m sub aqua, VIII 1964 [sic!], V.F. Makijenko; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Японское море, зал. Петра Великого, бухта Перевозная, пласт неприкрепленной анфельдии, глубина 10 м, VIII 1964 [sic!], В.Ф. Макиенко; хранится в гербарии Ботанического института АН СССР (Ленинград)". — Described from the Sea of Japan.

Holotype: "*Gymnogongrus japonicus* Suring f. *ahnfeltioides* Mak. (Типовой обр. [Type specimen]). Японское море, Амурский залив, б/х Перевозная, в пластах анфельдии. 24 IX 1964, собр. Макиенко, опр. Макиенко, 15 XII 1968 [Sea of Japan, Amur Bay (a major bay within Peter the Great Gulf), Perevoznaya Bay, in anfeltian beds. 24 IX 1964, leg. Makijenko, det. Makijenko, 15 XII 1968]", LE A0000656.

Notes. The date in the protologue is incorrect: VIII 1964 instead of 24 IX 1964, the latter being clearly read in the label, which the author marked "Типовой обр. [Type specimen]" (Fig. 2, a). In addition, there are 17 paratypes (LE A0003427—LE A0003435, LE A0003438—LE A0003440, LE A0003681—LE A0003685) stored in the main collection in the folders with the specimens of *Gymnogongrus japonicus* from the Sakhalin Island and the Sea of Japan. One of them (LE A0003438) has the label almost matching to the protologue except "in unattached anfeltian beds" (Fig. 2b). Probably, Makijenko initially intended this specimen as a holotype. However, she subsequently

clearly chose LE A0000656 as the holotype, but unfortunately, without changing the data in the protologue.

Mazzaella cornucopiae (Postels et Rupr.) Hommers. subsp. *angusta* K.L. Vinogr., 1995, Bot. Zhurn., 80, 12: 108–113, figs 1–5.

Protologue: “Typus: mare Czukotense, peninsula Czukotensis, prope ostium fl. Czegitun, 4 VIII 1985, Yu. Petrov (specimina cystocarpiis praedita); in Instituto Botanico nom. V.L. Komarovii Acad. sci. Rossiae (LE) conservatur... Тип: Чукотское море, Чукотский п-ов, район устья р. Чегытун, выбросы, 4 VIII 1985, Ю. Петров. (Образцы с цистокарпами). Хранится в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург (LE)”. — Described from the Chukchi Sea.

Holotype: “*Mazzaella cornucopiae* subsp. *angusta* Vinogr. Чукотское море, р-н устья р. Чегытун. Выбросы. 4 VIII 1985, собр. Ю. Петров. Виноградова, Бот. ж. 1995. Т. 80, № 12 [Chukchi Sea, area of the mouth of the Chegytun River. Cast ashore. 4 VIII 1985, leg. Yu. Petrov. Vinogradova, Bot. Zhurn. 1995. V. 80, № 12]”, “Тип [Type] cum cystocarp.”, LE A0000659.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. f. *breviarticulata* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 138–140, fig. 3.1.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. subf. *breviarticulata* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 138–140, fig. 3.1.

Protologue: “Typus. URSS: Mare Nigrum, sinus Karkiniticus, 10 m prof., 23 IX 1964, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Черное море, Каркинитский залив, глубина 10 м, 23 IX 1964, А.А. Калугина; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Black Sea.

Holotype: “f., subf. Тип [Type]. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *nervosa* f. *breviarticulata* Kalug. subf. *breviarticulata* Kalug. Mare Nigrum, sinus Karkiniticus, 10 m prof., 23 IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina, с. 138, рис. 3, 1 [p. 138, fig. 3.1]”, LE A0000662.

Note. The type is indicated in the protologue for the form and the subform at once. The holotype of *P. nervosa* subf. *breviarticulata* is mounted on the same sheet as the holotype of subf. *sphaerica* (LE A0000663). The sheet is kept in an envelope with a common label: “*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. f. *breviarticulata* Kalug. Черное море, Каркинитский залив, IX 1964, собр. и опр. А.А. Калугина [Black Sea, Karkinitzky Bay, IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina]”. There is another specimen stored at LE (LE A0000660), collected from the same locality on the same date, and labelled as “*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *nervosa* f. *breviarticulata* subf. *breviarticulata* Kalug.”. The label, however, was subsequently marked as “Неправильно! [Incorrect]”, and the image of this specimen is captioned in the publication

as “*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. f. *nervosa*” (Kalugina, 1974: Fig. 2: 1). Thus, we do not consider it an isotype of subf. *breviarticulata*.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. subf. *sphaerica* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 140–141, fig. 3.2.

Protologue: “Typus. URSS: Mare Nigrum, sinus Karkiniticus, 3 m prof., 24 IX 1964, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Черное море, Каркинитский залив, глубина 3 м, 24 IX 1964, А.А. Калугина; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Black Sea.

Holotype: “subf. Тип [Type]. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *nervosa* f. *breviarticulata* Kalug.-subf. *sphaerica* Kalug. Черное м., Каркинитский зал., глуб. 3 м, илисто-песч. грунт. 24 IX 1964, собр. и опр. А.А. Калугина, с. 140, рис. 3.2 [Black Sea, Karkinitzky bay, depth 3 m, silty-sandy sediments. 24 IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina. p. 140, fig. 3, 2]”, LE A0000663.

See the note to *Phyllophora nervosa* subf. *breviarticulata*.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. var. *longiarticulata* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 141–142, fig. 2.2.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. f. *longiarticulata* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 141–142, fig. 2.2.

Protologue: “Typus. URSS: Mare Nigrum, sinus Sebastopolitanus, promontorium Omega, 25 m prof., 10 IV 1967, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Черное море, Севастопольская бухта, мыс Омега, глубина 25 м, 10 IV 1967, А.А. Калугина; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Black Sea.

Holotype: “var., f. Тип [Type]. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *longiarticulata* Kalugina f. *longiarticulata* Kalugina. Черное м., Севастопольская бухта, мыс Омега, гл. 25 м, на камнях. 10 IV 1967, собр. и опр. А.А. Калугина, с. 141, рис. 2.2 [Black Sea, Sevastopol Bay, Cape Omega, depth 25 m, on stones. 10 IV 1967, leg. et det. A.A. Kalugina. p. 141, fig. 2.2]”, LE A0000661.

Note. The type is indicated in the protologue for the variety and the form at once. The specimen is mounted on the same sheet with LE A0000660 (see the note to *Phyllophora nervosa* subf. *breviarticulata*), and the envelope bears a common label for these two gatherings: “*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. f. *breviarticulata* и *longiarticulata* Kalug. Черное море, 1964 и 1967, собр. и опр. А.А. Калугина [*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. f. *breviarticulata* and *longiarticulata* Kalug. Black Sea, 1964 and 1967, leg. et det. A.A. Kalugina]”,

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. f. *latifolia* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 142, fig. 4.1.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. subf. *latifolia* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 142, fig. 4.1.

Protologue: "Typus. URSS: Mare Nigrum, locus Area Phyllophorae Zernovi dictus, st. 12, 25 m prof., 14 IX 1964, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Черное море, "Филлофорное поле Зернова", ст. 12, глубина 25 м, 14 IX 1964, А.А. Калугина; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)". — Described from the Black Sea.

Holotype: "f., subf. Тип [Type]. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *longiarticulata* Kalugina f. *latifolia* Kalugina subf. *latifolia* Kalugina. Черное м. "Филлофорное поле Зернова", ст. 12, гл. 25 м, песок. 14 IX 1964, собр. и опр. А.А. Калугина, с. 142, рис. 4.1 [Black Sea, "Phyllophora field of Zernov", station 12, depth 25 m, sand. 14 IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina. p. 142, fig. 4.1]", LE A0000664.

Note. The type is indicated in the protologue for the form and the subform at once. The holotype of *P. nervosa* subf. *latifolia* is mounted on the same sheet as the holotypes of subf. *intermedia* (LE A0000665) and subf. *nana* (LE A0000666). The sheet is kept in an envelope with a common label: "*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. f. *latifolia* Kalug. Черное море, "Филлофорное море Зернова", IX 1964, собр. и опр. А.А. Калугина [*Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. f. *latifolia* Kalug. Black Sea, "Phyllophora field of Zernov", IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina]".

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. subf. *intermedia* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 143, fig. 4.2.

Protologue: "Typus. URSS: Mare Nigrum, locus Area Phyllophorae Zernovi dictus, st. 240, 43 m prof., 27 IX 1964, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Черное море, "Филлофорное поле Зернова", ст. 240, глубина 43 м, 27 IX 1964, А.А. Калугина; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)". — Described from the Black Sea.

Holotype: "subf. Тип [Type]. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *longiarticulata* Kalugina f. *latifolia* Kalugina subf. *intermedia* Kalugina. Черное м. "Филлофорное поле Зернова", ст. 240, гл. 43 м, илисто-песчаный грунт. 27 IX 1964, собр. и опр. А.А. Калугина, с. 143, рис. 4.2 [Black Sea, "Phyllophore field of Zernov", station 240, depth 43 m, silty-sandy sediments. 27 IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina. p. 143, fig. 4.2]", LE A0000665.

See the note to *Phyllophora nervosa* subf. *latifolia*.

Phyllophora nervosa (DC.) Grev. subf. *nana* Kalugina, 1974, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 11: 144, fig. 4.3.

Protologue: "Typus. URSS: Mare Nigrum, locus Area Phyllophorae Zernovi dictus, st. 266, 50 m prof.,

28 IX 1964, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Черное море, "Филлофорное поле Зернова", ст. 266, глубина 50 м, 28 IX 1964, А.А. Калугина; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)". — Described from the Black Sea.

Holotype: "subf. Тип [Type]. *Phyllophora nervosa* (DC.) Grev. var. *longiarticulata* Kalugina f. *latifolia* Kalugina subf. *nana* Kalugina. Черное м. "Филлофорное поле Зернова", ст. 266, гл. 50 м, фазеолиновый ил. 28 IX 1964, собр. и опр. А.А. Калугина. с. 144, рис. 4.3 [Black Sea, "Phyllophora field of Zernov", station 266, depth 50 m, phaseolin silt. 28 IX 1964, leg. et det. A.A. Kalugina. p. 144, fig. 4.3]", LE A0000666.

See the note to *Phyllophora nervosa* subf. *latifolia*.

Rhodomela sibirica Zinova et K.L. Vinogr. in Vinogradova, 1973, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 10: 22–26, figs 1, 2.

Protologue: "Typus. URSS: Rossia, mare Beeringianum, sinus Crucis, cautes supra promontorium Razdel'nyj, in horizonte inferiore zonae litoralis, 13 VIII 1968, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Берингово море, зал. Креста, рифы севернее мыса Раздельного, нижний горизонт литорали, 13 VIII 1968, К. Виноградова. Хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград)". — Described from the Bering Sea.

Holotype: "Type. *Rhodomela sibirica* A. Zin. et Vinogr. sp. nov. Bering sea, Krest bay, reefs to the north of Razdel'nyj cape. Lower littoral, 13 VIII 1968, led. et det. K. Vinogradova"; "Тип. *Rhodomela sibirica* A. Zin. et Vinogr. sp. nov. Виноградова, Нов. сист. низш. раст. 1973, 10: 22. Берингово море, залив Креста, рифы севернее мыса Раздельного. Нижний горизонт литорали. 13 VIII 1968, собр. и опр. К. Виноградова"; "Разрез 68 [Section 68]", LE A0000668.

Isotypes (3): "*Rhodomela sibirica* A. Zin. et Vinogr. Изотипы. Берингово море, залив Креста, у мыса Раздельного. Рифы. Разрез 68. Нижний горизонт. Из формалина, 13 VIII 1968, собр. и опр. К. Виноградова [Isotypes. Bering Sea, Krest bay, near Razdelny cape. Reefs. Section 68. The low intertidal zone. From formalin, 13 VIII 1968, leg. et det. K. Vinogradova]", LE A0000669, LE A0000724, LE A0000725.

Note. In addition, there are 3 paratypes (LE A0004113–LE A0004115) stored in the main collection in the folders with the specimens of *Rhodomela sibirica* from the Chukchi Sea, Sea of Okhotsk and Sakhalin Island.

Rhodymenia moniliformis Blinova et Zinova, 1967, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 1967 [4]: 107–109, fig.

Protologue: "Typus. Mare Ochotense, sinus Penzhinensis, insula Zubczatyj dicta, 2–8 m alt.,

25 VIII 1965, E.I. Blinova legit; in Inst. bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР, Охотское море, Пенжинская губа, о. Зубчатый, глубина 2–8 м, 25 VIII 1965, Е.И. Блинова; хранится в Бот. инст. АН СССР, в Ленинграде". – Described from the Sea of Okhotsk.

Holotype: "*Rhodymenia moniliformis* E. Blin. et A. Zin. Охотское м., Пенжинская губа, о-в Зубчатый, гл. 2–8 м. 25 VIII 1965, собр. Е. Блинова, опр. Е. Блинова, А. Зинова [Sea of Okhotsk, Penzhina Bay, Zubchaty Island, depth 2–8 m. 25 VIII 1965, leg. E. Blinova, det. E. Blinova, A. Zinova]", LE A0000670.

PHAEOPHYCEAE

Costularia kurilensis Yu.E. Petrov et Gusarova, 1970, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 7: 87–90, figs 1, 2.

Note. The name of the genus *Costularia* Petrov et Gussarova, 1970 is illegitimate because of an earlier homonym *Costularia* Clarke, 1898 (Cyperaceae) (Kloczkova, Klochkova, 2010, Guiry, Guiry, 2023).

Protologue: "Typus. URSS: Rossia, insula Kurilenses, ins. Simuschir, aditus in sinum Brouton, 25–27 m sub aqua, 6 IX 1967, I.S. Gussarova; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Курильские острова, о. Симушир, у входа в бухту Броутон, глубина 25–27 м, 6 IX 1967, И.С. Гусарова; хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград)", "Plantae solitariae in rupibus 18–27 m sub aqua obveniunt. Insulae Kurilenses, ins. Simuschir, aditus in sinum Brouton et ca sinum Malaja... Единичные растения встречаются на скалистом грунте на глубине 18–27 м среди других водорослей... Курильские острова, о. Симушир, у входа в бухту Броутон (север острова) и около бухты Малая (охотоморская сторона острова)". – Described from the Kuril Islands.

Holotype: "Type. *Costularia kurilensis* Ju. Petr. et I. Guss. – Gussarova & Petrov., Nov. syst. plant. non vasc., 1970, 7: 87, figs 1–2. Kurile Islands, Simushir Island, near Browton bay, 25–27 m deep. 6 IX 1967, leg. I. Gussarova, det. Yu. Petrov", "Тип. *Costularia kurilensis* Ju. Petr. et I. Guss. Гусарова и Петров, Нов. сист. низш. раст., 1970, 7: 87, рис. 1–2. Курильские о-ва, о. Симушир, у входа в бухту Броутон, глуб. 25–27 м. 6 IX 1967, собр. И. Гусарова, опр. Ю. Петров", "Тип [Type]. *Costularia*. о. Симушир. Район у входа в б/х Броутон (север о-ва) Ст. 115. Координаты 47°10'0"N, 152°14'9"E. Гл 25–27 м. Грунт скалистый, перепады глубин до 3–4 м. Расстояние до берега ~250–300 м. Процент покрытия вод[орослей] – ед[инично]. *Agarum cribrosum*, *Alaria fistulosa*, *Rhodomela* sp., *Odonthalia* sp. Сб. Гусарова (Субботина) И.С. [Simushir Island. 6 IX 1967, The area at the entrance to Brouton Bay (north of the island) Station 115. Coordinates 47°10'0"N, 152°14'9"E. Depth 25–27 m. Rocks, step

3–4 m high. Distance to shore ~250–300 m. Percentage cover of seaweeds – sporadic. *Agarum cribrosum*, *Alaria fistulosa*, *Rhodomela* sp., *Odonthalia* sp. Collected by Gusarova (Subbotina) I. S.]", LE A0000671.

Paratype: "ПАРАТИП(?) [PARATYPE(?)], о. Симушир, 6–7 IX 1967. Район недалеко от б/х Малая. Координаты 47°04'8"N, 152°06'6"E. Ст. 104. П/П ~ 10%. *Alaria fistulosa*, *Agarum cribrosum*, *Desmarestia viridis*, *Turnerella mertensiana*. Глубина 18–19 м. Расстояние до берега ~400 м. Грунт скалистый, небольшие перепады глубин. Нашли оторванное слоевище без черешка и ризоидов. Видимо, эта водоросль растет где-то поблизости или на этой станции, т.к. пластина имела свежий вид. Водолаз сказал, что он ее сорвал на этой станции, но неудачно. Повторный спуск ничего не дал. Сб. Гусарова (Субботина) И.С. [Simushir Island. 6–7 IX 1967. The area near Malaya [Malaja] bight. Coordinates 47°04'8"N, 152°06'6"E. Station 104. Percentage cover of seaweeds ~ 10%. *Alaria fistulosa*, *Agarum cribrosum*, *Desmarestia viridis*, *Turnerella mertensiana*. Depth 18–19 m. Distance to shore ~400 m. Rocks, small differences in depth. Thallus without stipe and rhizoids was found. Apparently, this alga grows somewhere nearby or at this station, because the blade looked fresh. The diver said that he collected it at this station, but unsuccessfully. The second dive did nothing. Collected by Gusarova (Subbotina) I. S.]", LE A0000726.

Note. "Gusarova" is the standard spelling at IPNI, whereas "Gussarova" is the original spelling.

Feditia simuschirensis Yu.E. Petrov et Gusarova, 1972, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 9: 39–44, figs 1, 2.

Protologue: "Typus. URSS: Rossia, insula Kurilenses, ins. Simuschir, prope aditum sinus Broughton, 37–40 m alt., 11 IX 1967, I.S. Gussarova; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Курильские острова, о. Симушир, у входа в бухту Броутон, глубина 37–40 м, 11 IX 1967, И.С. Гусарова; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)". – Described from the Kuril Islands.

Holotype: "Type. *Feditia simuschirensis* Ju. Petr. et I. Guss., – Gussarova & Petrov., Nov. syst. plant. non vasc., 1972, 9: 39, fig. 1. Kurile Islands, Simushir Island, near Browton bay, 37–40 m deep. 11 IX 1967, leg. I. Gussarova, det. Yu. Petrov", "Тип. *Feditia simuschirensis* Ju. Petr. et I. Guss., – Гусарова и Петров, Нов. сист. низш. раст., 1972, 9: 39, рис. 1. Курильские о-ва, о. Симушир, у входа в бухту Броутон. Глуб. 37–40 м. 11 IX 1967, собр. И. Гусарова, опр. Ю. Петров", "Тип. ~~Eckloniella~~. *Feditia*. о. Симушир у б/х Броутон. Ст. 172, 11 IX 1967, гл. 37–40 м, гр: песок, выходы скал, р[ельеф]. ровный [Simushir Island, near Brouton Bay. Station 172,

11 IX 1967, 37–40 m deep. Sand, rocky outcrop, flat relief], LE A0000673.

Isotypes (2): “Курильские о-ва о-в Симушир у м. Броутона ст 172, гл. 37 м., гр. песок, выходы скал, рельеф ровный. 11 IX 1967 [Kuril Islands, Simushir Island, near Brouton Cape. Station 172, 37 m deep. Sand, rocky outcrop, flat relief. 11 IX 1967]”, LE A0000729, LE A0000730.

Note. In addition, there are 3 paratypes (LE A0000672, LE A0000727, LE A0000728) stored in the main collection in the folder with the specimens of *Feditia simuschirensis* from Kuril Islands.

Laminaria angustata Kjellman subsp. *sibirica* Yu.E. Petrov et Suchov., 1972, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 9: 46–47, fig.

Protologue: “Typus. URSS: Possia [sic!], mare Japonicum, region Primorskensis, sinus Sjauche (Preobrazhenia dictus), insula Petrovii, 0.5 m alt., 23 X 1969, M.V. Suchoveeva et Ju.E. Petrov; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Японское море, Приморский край, бухта Сяухе (Преображения), о. Петрова, глубина 0.5 м, 23 X 1969, М.В. Суховеева и Ю.Е. Петров; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Sea of Japan.

Holotype: “Тип [Type]. *Laminaria angustata* subsp. *sibirica* Ju. Petr. et M. Suchov., Японское море, о. Петрова, гл. 0.5 м, на скалах. 23 X 1969, собр. и опр. Петров Ю.Е., Суховеева М.В. [Sea of Japan, Petrov Island, depth 0.5 m, on the rocks, leg. et det. Petrov Yu.E. and Sukhovееva M. V.]”, LE A0000674.

Note. In addition, there are 2 paratypes (LE A0004116, LE A0004117) stored in the main collection in the folder with the specimens of *Laminaria angustata* from the Sea of Japan.

Laminaria appressirhiza Yu.E. Petrov et Vozzhinsk., 1970, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 7: 82–84, fig. 1.

Protologue: “Typus. URSS: mare Ochotense, sinus Gizhiginensis, sinus Udaczi dictus, in profunditate 8 m, 28 VIII 1964, V.B. Vozzhinskaja; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Охотское море, Гижигинская губа, зал. Удачи, глубина 8 м, 28 VIII 1964, В.Б. Возжинская; хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Sea of Okhotsk.

Holotype: “*Laminaria* sp. nov. Охотское м., зал. Удачи. Глуб. 8 м, скалы. 28 VIII 1964, собр. В. Возжинская [Sea of Okhotsk, Udachi bay, depth 8 m, rocks. 28 VIII 1964, leg. V. Vozzhinskaja]”, “Тип [Type]. *L. appressirhizoides* [sic!]”, LE A0000675.

Note. In addition, there are 8 paratypes (LE A0004118–LE A0004125) stored in the main collection in the folder with the specimens of *Laminaria appressirhiza* from the Sea of Okhotsk.

Laminaria inclinatorhiza Yu.E. Petrov et Vozzhinsk., 1970, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 7: 84–86, fig. 2.

Protologue: “Typus. URSS: mare Ochotense, sinus Kavaczii (Kamczatka boreali-occidentalis), in profunditate 12 m, 24 VIII 1963, V.B. Vozzhinskaja; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: Охотское море, бухта Кавача (северо-запад Камчатки), глубина 12 м, 24 VIII 1963, В.Б. Возжинская; хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Sea of Okhotsk.

Holotype: “*Laminaria inclinatorhizoidea* [sic!]. Охотское море, бухта Кавача (зап. Камчатка). Гл. 12 м, камни. 24 VIII 1963, собр. В.Б. Возжинская [Sea of Okhotsk, Kavacha bay (western Kamchatka), depth 12 m, stones. 24 VIII 1963, leg. V.B. Vozzhinskaja]”, LE A0000680.

Note. In addition, there are 5 paratypes (LE A0004127–LE A0004131) stored in the main collection in the folder with the specimens of *Laminaria inclinatorhiza* from the Sea of Okhotsk.

Laminaria multiplicata Yu.E. Petrov et Suchov., 1976, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 13: 51–53, fig.

Protologue: “Typus. URSS: Rossia, Mare Ochotense, sinus Ejrinejensis, Molta Major, 3 m prof., 27 VI 1974, M.V. Suchoveeva; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Охотское море, губа Ейринейская, бухта Большая Молта, глубина 3 м, 27 VI 1974, М.В. Суховеева; хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Sea of Okhotsk.

Holotype: “*Laminaria multiplicata* Ju. Petr. et M. Suchov. Охотское море, губа Ейринейская (59°21' с.ш., 145°48' в.д.), бухта Большая Молта. Глубина 3 м. 27 VI 1974, собр. М.В. Суховеева [Sea of Okhotsk, Eyrineyskaya Inlet, (59°21'N, 145°48'E), Bolshaya Molta bight. Depth 3 m. 27 VI 1974, leg. M.V. Suchoveeva]”, LE A0000681.

Laminaria philippinensis Yu.E. Petrov et Suchov., 1973, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 10: 59–61, fig.

Protologue: “Typus. Oceanus Pacificus, syrtis Ramapo, 27°16' lat. bor., 145°15' long. orient., 85 m prof., 9 X 1970, G.V. Avdejev; in Instituto Botanico Acad. sci. URSS conservatur... Тип. Тихий океан, банка Рамапо, 27°16' с. ш., 145°15' в. д., глубина 85 м, 9 X 1970, Г.В. Авдеев; хранится в Ботаническом институте АН СССР”. — Described from the Philippine Sea.

Holotype: “Тип [Type]. Филиппинское море, $\varphi = 27^{\circ}16'N$, $\lambda = 145^{\circ}15'E$, банка Рамапо, гл. 85 м. 9 X 1970, собр. Авдеев Г.В. [Philippine Sea, $\varphi = 27^{\circ}16'N$, $\lambda = 145^{\circ}15'E$, Ramapo Bank, depth 85 m, 9 X 1970, leg. Avdejev G.V.]”, LE A0000682.

Isotype: “Бонинский хребет. Филиппинское море, $\varphi = 27^{\circ}16'N$, $\lambda = 145^{\circ}15'E$, банка Рамапо, гл. 85 м. 9 X 1970, собр. Авдеев Г.В. [Boninsky ridge. Philippine Sea, $\varphi = 27^{\circ}16'N$, $\lambda = 145^{\circ}15'E$, Ramapo Bank, depth 85 m, 9 X 1970, leg. Avdejev G.V.]”, LE A0000731.

Phyllariella ochotensis Yu.E. Petrov et Vozzhinsk., 1966, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 1966 [3]: 100–102, fig.

Protologue: “Typus. URSS: Rossia, mare Ochotense, Kamczatka Occidentalis, insula Avium (Pticzij dicta), in lacunis partis inferioris zonae littoralis, 22 VIII 1964, V.B. Vozzhinskaja et E.I. Blinova; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. РСФСР, Охотское море, Западная Камчатка, о. Птичий, ванна в нижнем горизонте литорали, 22 VIII 1964, В.Б. Возжинская и Е.И. Блинова. Хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Sea of Okhotsk.

Holotype: “Type. *Phyllariella ochotensis* Ju. Petr. et V. Voz., — Petrov & Vozzhinskaya, Nov. syst. plant. non vasc., 1966: 100. Okhotsk sea, West Kamtchatka, Ptitchij island, lower littoral. 22 VIII 1964, leg. V. Vozzhinskaya, E. Blinova, det. Yu. Petrov”, “Тип. *Phyllariella ochotensis* Ju. Petr. et V. Voz., — Петров и Возжинская, Нов. сист. низш. раст., 1966: 100. Охотское море. Зап. Камчатка, о. Птичий. Ванна в нижнем горизонте литорали. Собр. В. Возжинская, Е. Блинова, опр. Ю. Петров”, “у уреза воды, ванна [at the water's edge, pool]”, LE A0000683.

Note. In addition, there are 10 paratypes (LE A0000685–LE A0000694) and an authentic specimen (LE A0000695) stored in the main collection in the folder with *Phyllariella ochotensis* from the Sea of Okhotsk.

Polycerea borealis K.L. Vinogr., 1973, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 10: 26–28, fig. 3.

Protologue: “Typus. URSS: Rossia, fretum Beeringianum, sinus Laurentii, ad saxa denudata post promontorium Verchovskii, ad limitem inter zonas littoralem et sublittoralem, 30 VII 1968, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Берингов пролив, залив Лаврентия, выходы скал за мысом Верховского. На границе литорали и сублиторали, 30 VII 1968, К. Виноградова. Хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград)”. — Described from the Bering Strait.

Holotype: “Type. *Polycerea borealis* Vinogr. Vinogradova. Nov. syst. plant. non vasc., 1973, V. 10, p. 26, fig. 3. Bering Strait, St. Laurentius bay. Rocks outcrop behind Verkhovsky cape. Fringe between littoral and sublittoral. 30 VII 1968, led. et det. K. Vinogradova”, “Тип. *Polycerea borealis* Vinogr. Виноградова. Нов. сист. низш. раст., 1973, т. 10, с. 26, рис. 3. Берингов пролив, зал. Лаврентия. Выходы скал за мысом Верховского. На границе литорали и суб-

литорали. 30 VII 1968, собр. и опр. К. Виноградова”, LE A0000684.

Undariella kurilensis Yu.E. Petrov et Kussakin [sic!], 1997, Russian Journal of Marine Biology 23 (2): 65–66, figs 1–3.

Protologue: “Typus Russia, insulae Kurilensis, insulae Uschischir, ins. Jankicza, sinus Craternaja, in horizonte inferiorae zonae littoralis, September 6, 1992, O.G. Kussakin. In Inst. Botanico Acad. Sci. Rossicae, Petropoli (LE) conservatur... Type: Russia, the Kuril Islands, the Ushishir Island, Yankicha Island, Kraternaya Bight, lower intertidal horizon, September 6, 1992, coll. O.G. Kussakin. Deposited in the Botanical Institute, Russian Academy of Science, St. Petersburg”. — Described from the Kuril Islands.

Note. The original material was not found in the LE collection. The spelling of the author's surname differs: Kussakin in the protologue, in contrast to Kussakin in the title of the article.

The type algal collection of LE also contains the specimens of invalidly published names *Laminaria cichorioides* f. *sinuicola* and *Laminaria gurjanovae* f. *lanciformis* (Phaeophyceae).

Laminaria cichorioides Miyabe f. *sinuicola* Yu.E. Petrov, 1972, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 9: 54, nom. inval. Note. No illustration or reference to an illustration is provided in the protologue (Turland et al., 2018: Art. 44.2).

Publication: “Typus. URSS: Rossia, region Sachalinensis, lacuna Busse, 6 m alt. in strato *Ahnfeltiae*, 17 X 1968, Ju.E. Petrov; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР, Сахалинская обл., лагуна Буссе, глубина 6 м, на пласте *Ahnfeltia*, 17 X 1968, Ю.Е. Петров. Хранится в Бот. инст. АН СССР (Ленинград)”.

Specimen: “*Laminaria cichorioides* f. *sinuicola* Ju. Petr.”, LE A0000678.

Laminaria gurjanovae Zinova f. *lanciformis* Yu.E. Petrov, 1972, Novosti Sist. Nizsh. Rast., 9: 55, nom. inval. Note. No illustration or reference to an illustration is provided in the protologue (Turland et al., 2018: Art. 44.2).

Publication: “Typus. URSS: Rossia, mare Ochotense, sinus Taujskaja, Magadan, sinus Vesselaja, in horizonte zonae littoralis inferiore, 15 VIII 1969, Ju.E. Petrov; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur... Тип. СССР: РСФСР, Охотское море, Тайская губа, Магадан, бухта Веселая, нижний горизонт литорали, 15 VIII 1969, Ю.Е. Петров; хранится в Бот. инст., АН СССР (Ленинград)”.

Specimen: “Тип [Type] f. *lanciformis*. Магадан, б/х Веселая, литораль. 15 VIII 1969, собр. Ю.Е. Петров [Magadan, Veselaya bight, intertidal zone. 15 VIII 1969, leg. Yu.E. Petrov]”, LE A0000679.

The type algal collection of LE also contains three specimens of Rhodophyta and Phaeophyceae, intended by S.V. Sheveiko and Yu.E. Petrov, but never published.

Pseudolithophyllum parvulum Sheveiko, ined.

Specimen: “*Pseudolithophyllum parvulum* Sheveiko [Sheveiko]. Изотип. Японское море, м. Фуругельма, б/х Северная, гл. 4–5 м, 7 VIII 1974, собр. Ше-вейко, опр. Шевейко 1976 [Isotype. Sea of Japan, Furugelm Cape, Severnaya bight, Depth 4–5 m, 7 VIII 1974 leg. Sheveiko, det. Sheveiko 1976], LE A0000667.

Laminaria cichorioides Miyabe f. *borealis* Yu.E. Petrov, ined.

Specimen 1: “*Laminaria cichorioides* f. *borealis* Ju. Petr.”, “*Laminaria*. Охотское море. Губа Рекиник-ская, выбросы [Sea of Okhotsk, Rekinnikskaya Inlet, cast ashore]. 16 IX 1966”, “*Laminaria gurjanovae*. Ствол с/л нет, ризоиды с/л очень редкие [No mucilage ducts in the stipe, very rare mucilage ducts in the rhizoids]”, LE A0000676.

Specimen 2: “*Laminaria cichorioides* f. *borealis* Ju. Petr.”, “*Laminaria cichorioides*. Антоново. Охотское море. Выброс [Antonovo. Sea of Okhotsk, cast ashore] 22 VIII 1968, собр. Ю.Е. Петров [leg. Yu.E. Petrov]”, “Ствол с/х нет, ризоиды с/л нет [No mucilage ducts in stipe and rhizoids]”, LE A0000677.

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute RAS “Herbarium collections of BIN RAS (history, conservation, investigation and replenishment)” (no. 122011900032-7). The author is grateful to Dr. I.V. Sokolova for valuable comments.

REFERENCES

- Blinova E.I., Zinova A.D. 1967. Species nova Rhodymeni-ae e parte Septentrionali-Orientali maris Ochotensis. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 4: 107–109 (In Russ.).
- Guiry, M.D., Guiry, G.M. 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (Accessed March 2023).
- Gussarova I.S., Petrov Ju.E. 1970. Genus novum et species nova Laminariacearum ex insulis Kurilensibus. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 7: 87–90 (In Russ.).
- Gussarova I.S., Petrov Ju.E. 1972. Genus novum ac species nova Laminarialium ex insula Simuschir (insulae Kuri-lenses). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 9: 39–44 (In Russ.).
- Kalugina A.A. 1974. Novitates de systemate specierum Phyllophorae Grev. in mari Nigro. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 11: 129–147 (In Russ.).
- Kloczkova N.G., Klochkova T.A. 2010. *Costulariella*, a new substitute name for *Costularia* Ju. Petrov et I. Gussarova (Laminariales, Phaeophyceae). — Algae. An International Journal of Algal Research. 25 (4): 183–185.
- Makijenko V.F. 1970. Species generis Gymnogongrus Mart. ad oram Sovjeticam marium Orientis extremi inventae. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 7: 91–99 (In Russ.).
- Petrov Ju.E. 1961. Cyanophyceae maritimae novae e Mur-mano. — Bot. Mater. Otd. Sporov. Rast. Bot. Inst. Ko-marova Akad. Nauk S.S.S.R. 14: 107–111 (In Russ.).
- Petrov Ju.E. 1972. De systemate specierum nonnullarum Laminariae Lamour. ex Oriente Extremo. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 9: 47–58 (In Russ.).
- Petrov Ju.E., Suchovejeva M.V. 1972. *Laminaria angustata* Kjellm. ad oras provinciae Primorskensis inventa. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 9: 46–47 (In Russ.).
- Petrov Ju.E., Suchovejeva M.V. 1976. *Laminaria multiplica-ta* sp. nov. in mari Ochotensi inventa. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 13: 51–53 (In Russ.).
- Petrov Ju.E., Suchovejeva M.V., Avdejev G.V. 1973. Species Generis Laminaria Lam. e mari Philippinensi nova. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 10: 59–61 (In Russ.).
- Petrov Ju.E., Vozzhinskaja V.B. 1966. De genere ac specie novis Laminarialium e mari Ochotensi notula. — No-vosti Sist. Nizsh. Rast. 3: 100–102 (In Russ.).
- Petrov Ju.E., Vozzhinskaja V.B. 1970. Species novae generis Laminaria e mari Ochotensi. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 7: 81–87 (In Russ.).
- Petrov Y.E., Kusakin O.G. 1997. *Undariella kurilensis*, a new genus and species of laminarian algae (Phaeophyta, Laminariales) for the intertidal zone of volcanic Yankicha Island (the Kuril Islands). — Russian Journal of Marine Biology. 23 (2): 64–68.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kus-ber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.) 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shen-zhen, China, July 2017. — Regnum Vegetabile. 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. 254 p. <https://doi.org/10.12705/Code.2018> (accessed: March 2023).
- Vinogradova K.L. 1973. De speciebus *Rhodomelae* Ag. et *Polycereae* J. Ag. novis in mari Beeringiano inventis. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 10: 22–28 (In Russ.).
- Vinogradova K.L. 1974. Ul’vovye vodorosli (Chlorophyta) morey SSSR [Ulveous algae (Chlorophyta) of the seas of the USSR]. Leningrad. 167 p. (In Russ.).
- Vinogradova K.L. 1983. Ad floram Chlorophytorum ex Antarctica. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 20: 10–18 (In Russ.).
- Vinogradova K.L. 1995. The new subspecies *Mazzaella cor-nucopiae* subsp. *angusta* (Gigartinaceae, Rhodophyta) from Bering and Chukchi seas. — Bot. Zhurn. 80(12): 108–113 (In Russ.).

ТИПОВЫЕ И АВТЕНТИЧНЫЕ ОБРАЗЦЫ В ГЕРБАРИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ БИН РАН (LE). III

Т. А. Михайлова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия
e-mail: Tmikhaylova@binran.ru

Статья продолжает серию публикаций о хранящихся в коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) типовых и автентичных образцах названий водорослей. Собраны сведения об образцах, на которых основаны названия, обнародованные во второй половине XX века советскими и российскими альгологами Киной Леонидовной Виноградовой, Юрием Евгеньевичем Петровым с соавторами, Александрой Архиповой Калугиной, Валентиной Федоровной Макиенко, Екатериной Ивановной Блиновой и Анной Дмитриевной Зиновой. Хранящиеся в типовой коллекции образцы собраны в российских континентальных, арктических и дальневосточных морях, а также в Тихом и Южном океанах: в Черном (8), Баренцевом (3), Белом (6), Чукотском (1), Беринговом (5), Охотском (5), Японском (12), Филиппинском (2) морях, из районов Курильских (5) и Южно-Шетландских (5) островов. В типовом гербарии хранится 53 образца, относящихся к 32 таксонам, действительно обнародованным вышеперечисленными авторами, в том числе 29 голотипов, 22 изотипа и 1 паратип. Оригинальный материал для трех таксонов (*Hammatoidea murmanica* Yu.E. Petrov, *Rosenvingiella simplex* K.L. Vinogr., *Undariella kurilensis* Yu.E. Petrov et Kussakin) не обнаружен. Также приведены сведения о 2 образцах двух недействительно обнародованных таксонов и 3 образцах двух неопубликованных таксонов. Кроме того, процитированы номера штрих-кодов 190 паратипов, трех оригинальных и одного автентичного образца из основной коллекции.

Ключевые слова: LE, Гербарий водорослей, типовая коллекция, автентичные образцы, Блинова, Виноградова, Возжинская, Гусарова, Зинова, Калугина, Кусякин, Макиенко, Петров, Суховеева

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была выполнена в рамках исследовательского проекта Ботанического института им. Комарова РАН “Гербарные коллекции БИН РАН (история, сохранение, исследование и пополнение)” (№ 122011900032-7). Автор благодарен И.В. Соколовой за ценные комментарии.

VI ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ “ВОДОРΟΣЛИ: ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ, ЭКОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В МОНИТОРИНГЕ”

© 2023 г. О. В. Анисимова^{1,*}, М. А. Гололобова¹

¹Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия

*e-mail: flora_oa@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 19.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

С 12 по 17 сентября 2022 г. на базе Звенигородской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова была проведена VI Всероссийская научная конференция с международным участием и школа молодых ученых “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге”. В работе конференции приняли участие 82 альголога из 30 научных учреждений России, Беларуси и Казахстана. В числе участников 13 докторов и 38 кандидатов наук, 29 молодых ученых. В ходе работы конференции было представлено 72 доклада, включая 6 пленарных и 16 стендовых.

Ключевые слова: конференция, водоросли, таксономия, экология, мониторинг

DOI: 10.31857/S0006813623030031, **EDN:** VPUOAC

С 12 по 17 сентября 2022 г. на базе Звенигородской биологической станции Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова была проведена VI Всероссийская научная конференция с международным участием и школа молодых ученых “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге”, которые были организованы коллективом сотрудников МГУ им. М.В. Ломоносова и Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (ИФР РАН). Конференция проведена на основании решения V Всероссийской научной конференции с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге”, состоявшейся в г. Нижний Новгород в 2021 г. (Okhapkin, Vodeneeva, 2022).

В работе конференции приняли участие 82 альголога из 30 научных учреждений России, Беларуси и Казахстана. В числе участников 13 докторов и 38 кандидатов наук, 29 молодых ученых (из них 3 аспиранта и 5 студентов). В рамках школы молодых ученых были проведены мастер-классы по сбору альгологического материала, методам световой микроскопии и цифровой обработке микрофотографий водорослей. Тезисы докладов были опубликованы к началу конференции в электронной форме в виде единого фай-

ла, а также в виде избранных статей в рецензируемом журнале “Вопросы современной альгологии” (<http://www.algology.ru/>).

Научная программа VI Всероссийской научно-практической конференции включала восемь секций и отражала работу исследователей по следующим направлениям:

1. Проблемы таксона в альгологии: от морфологии до молекулярной генетики, современный синтез.
2. Флористика и география водорослей: проблемы и современные подходы.
3. Почвенные альгоценозы.
4. Структурно-функциональная организация планктонных и бентосных альгоценозов.
5. Физиология и биохимия водорослей: теория и практическое применение.
6. Водоросли в оценке состояния и качества окружающей среды: современные подходы, результаты и перспективы.
7. Культивирование — водоросли как объект биотехнологии. Теория и ее реализация на практике.
8. Палеоальгология и биостратиграфия.

На заседаниях были заслушаны 6 пленарных докладов по актуальным направлениям современной альгологии. М.С. Куликовский (Москва,

ИФР РАН) рассказал коллегам, почему интерес к изучению диатомовых водорослей и их практическому использованию будет постоянно возрастать. М.А. Синетова (Москва, ИФР РАН) в своем докладе осветила проблему изучения регуляции синтеза липидов и крахмала у зеленых микроводорослей. В пленарном докладе М.А. Гололобовой (Москва, МГУ) была отражена история формирования паразитизма среди водорослей. Е.М. Кезля (Москва, ИФР РАН) осветила проблемы и перспективы использования метабаркодинга водорослей как инструмента для оценки и мониторинга качества природных вод. В докладе Н.А. Давидовича (Феодосия, Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН) были освещены аспекты генетических основ полового воспроизведения у пениатных диатомовых и выдвинуто предположение о схеме детерминации пола, предполагающей участие двух генов. В своем докладе об изучении комплексов морских палеогеновых диатомовых Камчатского региона А.Ю. Гладенков (Москва, Геологический институт РАН) озвучил результаты исследований за последнее десятилетие.

В целом, в ходе работы конференции было представлено 72 доклада, включая стендовые. Многие доклады вызвали интерес и научные дискуссии. Учитывая обширную тематику и высокий уровень докладов, очевидно, что специалисты успешно применяют разные подходы к изучению водорослей (морфологические, биохимические, молекулярно-генетические), однако их понимание термина “вид” зачастую различается. В связи с этим, коллеги предложили организаторам следующей конференции обсудить проблему вида в биологии и, в частности, пригласить специалистов выступить с докладами о концепциях вида применительно к разным группам водорослей.

Основные вопросы, обсуждаемые на конференции, традиционно отражали состояние тех направлений альгологии, которые разрабатываются научным сообществом альгологов: это достижения в области систематики, включая молекулярно-генетические исследования, флористики, экологии и ценологии водорослей, вопросы биоиндикационной и продукционной направленности. Продолжается работа в области инвентаризации альгофлор отдельных регионов. Ряд направлений, такие как биотехнология, почвенная альгология, изучение морских макрофитов были представлены незначительным числом сообщений, в связи с чем было принято решение в будущем уделить им больше внимания.

В рамках конференции был проведен тематический круглый стол, посвященный альгологическим коллекциям (куратор М.А. Синетова, ИФР РАН; докладчик — А.Д. Темралеева, Институт физико-химических и биологических проблем

почвоведения РАН). Руководители официальных коллекций М.А. Синетова (ИРРАС, ИФР РАН, Москва), А.Д. Темралеева (АСССИ, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино), И.В. Новаковская (СЮКОА, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар), Л.А. Гайсина (ВСАС, Башкирский государственный педагогический университет имени Мифтахетдина Акмуллы, Уфа) совместно с руководителями рабочих коллекций водорослей Е.М. Кезлей (лаборатория молекулярной систематики водных растений, ИФР РАН, Москва), О.И. Давидович (лаборатория водорослей и микробиоты, Карадагская научная станция, Феодосия), М.А. Гололобовой (кафедра микологии и альгологии МГУ, Москва), Е.Л. Невровой (отдел экологии бентоса, Институт биологии южных морей А.О. Ковалевского РАН, Севастополь), Ш.Р. Абдуллиним (лаборатория ботаники, Федеральный научный центр Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток), О.Н. Болдиной (лаборатория альгологии, Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург), Е.А. Селивановой (альгологическая часть Сетевой коллекции симбионтных микроорганизмов, Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН, Оренбург), О.В. Анисимовой (Звенигородская биологическая станция МГУ, Москва), Д.Б. Денисовым (лаборатория водных экосистем, Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты), О.А. Родиной (лаборатория флоры и растительности, Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН, Апатиты) обсудили проблемы поддержания и развития коллекций. По результатам работы проведенного круглого стола можно констатировать, что все крупные коллекции нуждаются в увеличении кадрового состава в связи с нехваткой специалистов для работы с альгологическими культурами. В связи с этим, рекомендовано в рамках будущей конференции провести круглый стол на тему “Место альгологии в системе биологического образования”.

Для участников конференции были проведены экскурсии по истории Звенигородской биостанции, полевая экскурсия на болото и обзорная экскурсия по Саввино-Сторожевскому монастырю (г. Звенигород).

Следующую VII Всероссийскую научную конференцию предлагается организовать на базе Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН в г. Владивостоке в начале сентября 2024 г.

Участники конференции отметили высокий уровень организации VI Всероссийской научной конференции, выразили благодарность оргкомитету, администрации Звенигородской биостан-

ции МГУ и ИФР РАН за создание благоприятных условий для работы и общения с коллегами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания МГУ, ч. 2 (р. 01 10).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Охупкин А.Г., Воденеева Е.Л. 2022. V Всероссийская науч. конф. с междунар. участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге”. — Бот. журн. 107 (6): 608–612. <https://doi.org/10.31857/S0006813622060084>.

VI ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC CONFERENCE WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION “ALGAE: ISSUES ON TAXONOMY, ECOLOGY AND MONITORING APPROACHES”

O. V. Anissimova^{a,*} and M. A. Gololobova^a

^a*Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University
Leninskiye Gory, 1/12, Moscow, 119234, Russia*

^{*}*e-mail: flora_oa@mail.ru*

The 6th All-Russian Scientific Conference with international participation “Algae: issues on taxonomy, ecology and monitoring approaches” and the School for young scientists was held in the Zvenigorod Biological Station of M.V. Lomonosov Moscow State University, September 12–17, 2022. The conference was organized by the M.V. Lomonosov Moscow State University and the Institute of Plant Physiology named after K.A. Timiryazev RAS. 82 algologists from 30 scientific institutions of Russia, Belarus and Kazakhstan attended the conference. The main topics of the Conference: Taxon problems in algology: from morphology to molecular genetics, modern synthesis; Floristics and geography of algae: problems and modern approaches; Soil algocenoses; Structural and functional organization of planktonic and benthic algocenoses; Physiology and biochemistry of algae: theory and practical application; Algae in assessing the state and quality of the environment: modern approaches, results and prospects; Cultivation — algae as an object of biotechnology: theory and its implementation in practice; Paleoalgology and biostratigraphy. During the conference, 72 reports were presented, including 6 plenary and 16 posters.

Keywords: conference, algae, taxonomy, ecology, monitoring

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the institutional research project of the Lomonosov Moscow State University, Part 2. Art. 0110.

REFERENCES

[Okhapkin, Vodeneeva] Okhapkin A.G., Vodeneeva E.L. 2022. 5th All-Russian scientific conference with international participation “Algae: issues on taxonomy, ecology and monitoring approaches”. — Bot. Zhurn. 107 (6): 608–612 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622060084>

ОБЪЯВЛЕНИЕ

DOI: 10.31857/S0006813623330013, EDN: XGUFCR

Объявлен Конкурс на соискание Премии имени В.Л. Комарова в 2023 г. за выдающиеся работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ до 13 июля 2023 года.

Справки по телефону: (499) 237-69-64 (доб. 2938, 2942).

Информация на сайте РАН:
https://www.sbras.ru/files/files/konkurs_ran_2023.pdf

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

В целях поощрения ученых за научные труды, научные открытия и изобретения, имеющие важное значение для науки и практики, Российская академия наук присуждает золотые медали и премии имени выдающихся ученых.

Золотые медали присуждаются за выдающиеся научные работы, открытия и изобретения или по совокупности работ большого научного и практического значения.

В конкурсах на соискание золотых медалей могут участвовать лишь отдельные лица персонально.

Премии присуждаются за отдельные выдающиеся научные работы, открытия, изобретения, а также за серии научных работ по единой тематике.

На соискание премий могут быть представлены работы или серии работ единой тематике, как правило, отдельных авторов. При представлении работ выдвигаются лишь ведущие авторы, причем не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание золотых медалей и премий предоставляется:

а) академикам и членам-корреспондентам Российской академии наук;

б) научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

в) научным и инженерно-техническим обществам;

г) научным советам Российской академии наук и других ведомств по важнейшим проблемам науки;

д) научно-техническим советам государственных комитетов, министерств, ведомств; техническим советам промышленных предприятий; конструкторским бюро.

Организации или отдельные лица, выдвинувшие кандидата на соискание золотой медали или премии, обязаны представить в Российскую академию наук (119991, Москва, Ленинский проспект, 14, корп. 2, Экспедиция) с надписью: “На соискание золотой медали (премии) имени ...”:

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) при выдвижении работ на соискание премии — опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения — в трех экземплярах (при выдвижении закрытых работ допускается представление рукописных материалов в одном экземпляре); Примечание: При выдвижении кандидата на соискание золотой медали представление опубликованных научных работ (серий работ), материалов научного открытия или изобретения не обязательно.

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес, номера служебного, домашнего и мобильного телефонов, электронная почта);

г) справку о том, что представляемая на конкурс работа ранее не была удостоена Государственной премии, а также именных государственных премий.

Работы, удостоенные Государственной премии, а также именных государственных премий, на соискание золотых медалей и премий имени выдающихся ученых не принимаются.

Ученым, удостоенным золотых медалей или премий, предоставляется право при печатании работ отмечать в заголовке “Удостоена золотой медали (премии) имени ... Российской академии наук за ... год”.

Решения президиума РАН о присуждении золотых медалей и премий, а также краткие аннотации о работах, удостоенных золотых медалей или премий, публикуются в «Вестнике Российской академии наук», в “Известиях Российской акаде-

мии наук” соответствующей серии и в газете “Поиск”. В “Вестнике Российской академии наук” помещаются портреты ученых, удостоенных золотых медалей и премий.

Рассмотренные на заседании президиума РАН печатные научные работы, за которые присуждены золотые медали или премии, передаются в

Библиотеку Российской академии наук на хранение.

Золотые медали, а также дипломы о присуждении золотых медалей вручаются удостоенным их лицам на годичном общем собрании членов РАН.

Дипломы о присуждении премий вручаются удостоенным их лицам на заседании президиума РАН.