

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

12

декабрь



НАУКА
— 1727 —



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 109

№ 12

MOSCOW 2024

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year
Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Nabatova-Azovskaya
Executive editor of the issue A. K. Sytin

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

Moscow 2024

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

СОДЕРЖАНИЕ

Том 109, номер 12, 2024

СООБЩЕНИЯ

- Видовая и пространственная структура древостоев в северотаежных сосново-еловых лесах на разных этапах послепожарной сукцессии
Н. И. Ставрова, В. В. Горшков, П. Н. Катютин, А. Ю. Лянгузов 1183
- Trichophorum cespitosum* (Сурегaceae) и его сообщества на болотах Ленинградской области
В. А. Смагин 1198
- Возрастные состояния и характеристика ценопопуляций *Anemone sylvestris* (Ranunculaceae) на остепненных лугах Брянской области
Е. В. Ручинская, А. В. Горнов, Н. С. Барабанищкова 1215
- Способы опыления в популяциях *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) на Северо-Западе России
Л. А. Николаева (Пушкарева), Г. Е. Титова 1233
- Особенности микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia* (Grossulariaceae) в условиях интродукции
Н. К. Степанова, Л. Ф. Яндовка, И. И. Шамров, Г. С. Вебер 1252
- Первые находки древесины *Xenoxylon* (Coniferales) в среднеюрских отложениях Белгородской и Курской областей, Россия
М. А. Афонин, А. П. Любарова, Н. В. Носова 1264
-

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Peltigera occidentalis* (Ascomycota, Peltigeraceae) — первая находка для Ханты-Мансийского автономного округа (Западная Сибирь)
А. И. Мингалимова, Е. Ю. Кузьмина, И. Н. Урбанавичене 1271
-

CONTENTS

Vol. 109, number 12, 2024

COMMUNICATIONS

- Species and spatial structure of tree stands in north-taiga pine-spruce forests at different stages of post-fire succession
N. I. Stavrova, V. V. Gorshkov, P. N. Katyutin, A. Yu. Lyanguzov 1183
- Trichophorum cespitosum* (Cyperaceae) and its communities in the mires of the Leningrad Region
V. A. Smagin 1198
- Age stages and state of coenopopulations of *Anemonoides sylvestris* (Ranunculaceae) in steppe meadows (Bryansk Region)
E. V. Ruchinskaya, A. V. Gornov, N. S. Barabanshchikova 1215
- Pollination methods of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in populations of North-West region of Russia
L. A. Nikolaeva (Pushkareva), G. E. Titova 1233
- Peculiarities of microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* (Grossulariaceae) species under introduction conditions (St. Petersburg)
N. K. Stepanova, L. F. Yandovka, I. I. Shamrov, G. S. Veber 1252
- First findings of *Xenoxylon* (Coniferales) fossil wood in the Middle Jurassic deposits of the Belgorod and Kursk regions, Russia
M. A. Afonin, A. P. Lyubarova, N. V. Nosova 1264
-

FLORISTIC RECORDS

- Peltigera occidentalis* (Ascomycota, Peltigeraceae) – the first record in Khanty-Mansi Autonomous Area (Western Siberia)
A. I. Mingalimova, E. Yu. Kuz'mina, I. N. Urbanavichene 1271
-
-

СООБЩЕНИЯ

ВИДОВАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПОСЛЕПОЖАРНОЙ СУКЦЕССИИ

© 2024 г. Н. И. Ставрова^{1,*}, В. В. Горшков^{1,2}, П. Н. Катютин^{1,3},
А. Ю. Лянгузов³

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

²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, литера У, Санкт-Петербург, 194021, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7-9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: NStavrova@binran.ru

Поступила в редакцию 13.08.2024 г.

Получена после доработки 25.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Проанализировано изменение видовой структуры древесного яруса северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесов и характера пространственного распределения основных лесообразующих видов — *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. в процессе послепожарной сукцессии (на примере сообществ с давностью пожара 80, 150 и 380 лет). Установлено, что лесообразующие виды изученных сообществ различаются по динамике участия в составе древостоя на протяжении сукцессии. В поздне-сукцессионном сообществе с давностью пожара 380 лет участие ели сибирской, сосны обыкновенной и березы пушистой в составе древесного яруса по сумме площадей сечений различается незначительно и составляет, соответственно, 30, 43 и 27%, т.е. на стадии субклимакса изученные сообщества являются по сути березово-сосново-еловыми. Пространственное распределение сосны обыкновенной и ели сибирской в первой половине сукцессии может являться как случайным, так и слабо агрегированным. В субклимаксовом сообществе пространственное распределение этих видов закономерно различается: сосна обыкновенная распределена случайно, ель сибирская имеет мелкогрупповое распределение. Распределение деревьев березы пушистой на протяжении сукцессии является в разной степени агрегированным.

Ключевые слова: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, сосново-еловые леса, древесный ярус, видовая структура, пространственная структура, послепожарная сукцессия, северная тайга, Кольский полуостров

DOI: 10.31857/S0006813624120015, EDN: NOJHYU

Проблемы структурной организации лесных сообществ и древесного яруса как их главного компонента сохраняют свою актуальность и находятся в центре внимания исследователей на протяжении многих десятилетий. Однако подробное изучение пространственной структуры древостоев (тем более ценопопуляций древесных растений) имеет менее продолжительную историю. Особый интерес к этим вопросам и методам их решения в России и за рубежом появился

в последние 30–40 лет (Grabarnik, Komarov, 1981; Penttinen et al., 1992; Goreaud et al., 1997; Stoyan, Penttinen, 2000; Grabarnik, 2010; Sekretenko, Grabarnik, 2015; Kutuyavin, Manov, 2022; Xin et al., 2022).

Изначальное предположение, отчасти подкрепляемое эмпирическими данными, состоит в том, что взаимное расположение древесных растений в пространстве отражает закономерности их конкурентных (или партнерских) взаимоотно-

шений, неоднородность условий ценотической среды, биологические и экологические особенности видов. В большинстве случаев анализируются особенности пространственного распределения особей разных размерных групп и разного ценотического статуса (Moeur, 1993; Grabarnik, 2010; Kolobov et al., 2015; Manov, Kutyavin, 2019, 2021), разного возраста, разных стадий онтогенеза (Ukhvatkina et al., 2017; Petrenko et al., 2017; Zhmerenetsky et al., 2018), разной видовой принадлежности (Wallenius et al., 2002; Zhang et al., 2022), в том числе в сообществах разной степени нарушенности (Zhang et al., 2022). Наименее исследованным представляется в настоящее время динамический аспект проблемы: характер изменения пространственной структуры древостоев разных лесообразующих видов во времени, по мере увеличения их среднего возраста (Ilchukov, 2003).

Целью настоящего исследования является анализ видовой структуры древесного яруса и пространственной структуры древостоев *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. в северотаежных сосново-еловых лесах разного сукцессионного статуса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории Кольского полуострова в бассейне р. Лива (67°49'–67°51' с. ш., 31°17'–31°22' в. д.) на трех постоянных пробных площадях (ППП), размером 0.2–0.5 га в сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесах, имеющих давность последнего пожара 80, 150 и 380 лет.

Исследованные лесные сообщества располагаются на ровных участках и пологих склонах, сложенных песчано-супесчаными моренными отложениями. Уровень грунтовых вод находится на глубине более 2 м. Почвы – подзолы иллювиально-гумусовые, имеющие профиль О–Е–ВН–(BF)–С, ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-многогумусовые, песчано-супесчаные, средне скелетные (Klassifikatsya..., 2004); по классификации WRB диагностируются как Albic Carbic Podzols (Arenic) (Mirovaya..., 2017).

Продолжительность беспожарного периода в сообществах с давностью пожара 80 и 150 лет устанавливалась по кернам, которые отбира-

лись у живых деревьев, имеющих пожарные повреждения стволов (не менее 5 особей) в радиусе 50–100 м от пробной площади. В сообществе с давностью пожара 380 лет продолжительность беспожарного периода была оценена на основе протяженности непрерывного возрастного ряда (с шагом 10 лет), составленного из особей всех видов древесного яруса (Stavrova et al., 2016). Непрерывность возрастного ряда свидетельствует об отсутствии промежуточных (в том числе низовых) пожаров, поскольку мелкий подрост хвойных при пожарах полностью погибает.

Древесный ярус в северотаежных сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесах сформирован *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. Характеристики древостоев изученных сообществ представлены в табл. 1. Основными доминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup; В мохово-лишайниковом ярусе доминируют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., участвуют виды рода *Dicranum* Hedw.

Для исследования пространственного размещения деревьев изученных видов территория каждой ППП была разбита на квадраты размером 5 × 5 м, в пределах которых были учтены все живые деревья *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, входящие в состав древесного яруса с определением координат каждого дерева. Оценка характера пространственной структуры древостоев лесообразующих видов выполнялась на основе двух методических подходов: 1) анализа распределения особей по фиксированным квадратам размером 5 × 5 м на основе аппроксимации отрицательным биномиальным распределением с диагностикой типов пространственной структуры по величине коэффициента p и индекса Одума; 2) анализа пространственных мозаик особей по методу Рипли с оценкой типа структуры и радиусов выявленных скоплений и областей разреживания (при их наличии).

При использовании аппроксимации эмпирических распределений отрицательным биномиальным распределением тип пространственной структуры устанавливался по величине коэффициента p отрицательного биномиального распределения, который имеет тесную связь ($r = -0.90$, $p < 0.001$) с параметром $N_{\max} - N_m$, где

Таблица 1. Характеристики древостоев на изученных пробных площадях**Table 1.** Forest stands characteristics on the examined sample plots

Пробная площадь Sample plot	Давность пожара, лет Time since last fire, years	Вид Species	Сумма площадей сечений, м ² · га ⁻¹ /% Basal area, m ² · ha ⁻¹ /%	Плотность, экз. га ⁻¹ /% Density, ind. ha ⁻¹ /%	Средние Average		
					возраст, лет age, years	диаметр на высоте 1.3 м, см DBH, cm	высота, м tree height, m
1	80	<i>Picea obovata</i>	1.9/9	160/6	58	12.3	0.7
		<i>Pinus sylvestris</i>	11.7/54	612/24	76	15.6	13.3
		<i>Betula pubescens</i>	7.5/37	1752/70	77	7.4	9.1
2	150	<i>Picea obovata</i>	4.6/23	332/39	125	13.3	13.3
		<i>Pinus sylvestris</i>	12.5/63	296/34	116	23.2	16.2
		<i>Betula pubescens</i>	2.8/14	236/27	Н.д.	12.2	10.7
3	380	<i>Picea obovata</i>	3.9/31	184/30	215	16.4	13.9
		<i>Pinus sylvestris</i>	5.4/42	76/13	306	30.1	16.8
		<i>Betula pubescens</i>	3.4/27	350/57	156	11.1	9.7

Примечание. Н.д. — нет данных.

Note. Н.д. — no data available.

N_{\max} — максимальное число особей на площадке, зарегистрированное в выборке; N_m — среднее число особей на площадке, т. е. с контрастностью пространственного распределения особей. На основе величины коэффициента p выделялось шесть типов пространственного распределения (Тумакова et al., 2015): случайное ($p \geq 0.70$), слабо агрегированное ($p = 0.50-0.69$), умеренно агрегированное ($p = 0.35-0.49$), выраженно агрегированное ($p = 0.20-0.34$), резко агрегированное ($p = 0.10-0.19$), очень резко агрегированное ($p < 0.10$). Кроме того, определялась доля пространства (в масштабе 25 м²), на которой особи подроста отсутствуют. Были приняты следующие градации: 1 — высокая доля занятого пространства (>65%), 2 — средняя доля занятого пространства (30–65%), 3 — низкая доля занятого пространства (10–30%), 4 — очень низкая доля занятого пространства (< 10%).

Пространственные мозаики были проанализированы с помощью функции $L(r)-r$, являющейся модификацией $K(r)$ функции Б. Рипли (Ripley, 1976). Функция отражает среднее число особей, находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной точки пространства. При использовании функции рассчитываются эмпирическая

кривая и кривая нуль-модели. Расположение эмпирической кривой функции Рипли или ее отдельных отрезков за пределами имитационных интервалов нуль-модели (обозначены на представленных в статье рисунках серым цветом) свидетельствует о статистически значимом отличии пространственного распределения особей от случайного распределения. Выход эмпирической кривой функции за пределы верхнего имитационного интервала означает наличие агрегаций радиусом r , за пределы нижнего имитационного интервала — наличие областей, имеющих радиус r , с разреженным расположением особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

***Picea obovata*.** В сообществе с давностью пожара 80 лет плотность деревьев ели сибирской является очень низкой — 0.4 экз/25 м² (160 экз/га) при варьировании от 0 до 2 экз. на площадке размером 25 м² (рис. 1а). Ель отличается наиболее низким участием в составе древесного яруса (6% по числу стволов и 9% по сумме площадей сечений). Доля занятой деревьями ели площади составляет 33%. Распределение особей ели по площадкам не аппроксимируется отрицательным

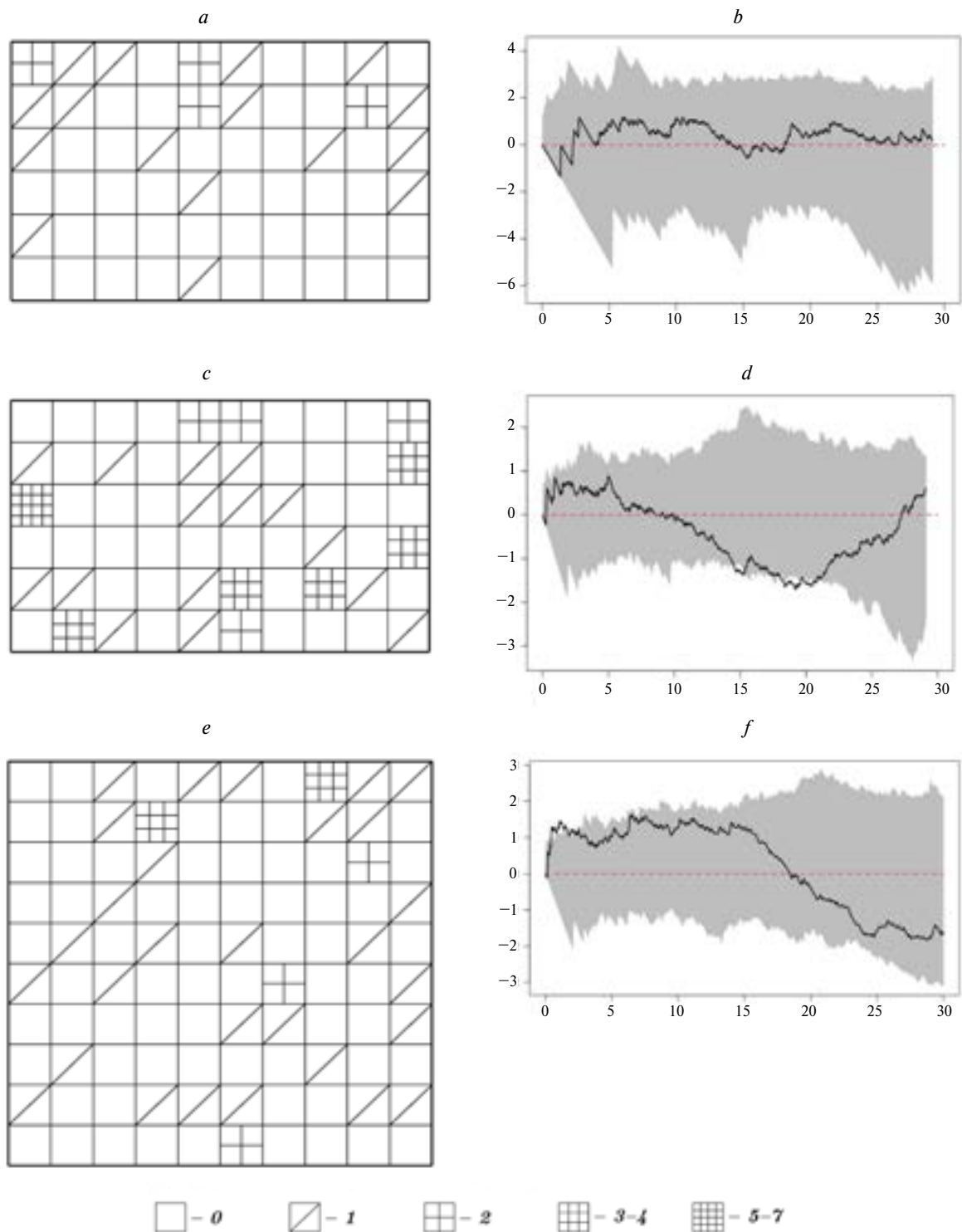


Рис. 1. Распределение деревьев *Picea obovata* (*a*, *c*, *e*) по квадратам размером 5×5 м и кривые функции $L(r) - r$ (*b*, *d*, *f*) в изученных сосново-еловых лесах с давностью пожара 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) и 380 (*e*, *f*) лет.

По оси абсцисс: радиус, м; по оси ординат: значение функции $L(r) - r$. Разной штриховкой обозначено число особей в квадратах.

Fig. 1. Distribution of *Picea obovata* trees (*a*, *c*, *e*) in 5×5 m squares, and curves of the $L(r) - r$ function (*b*, *d*, *f*) in the studied pine-spruce forests with a fire age of 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) and 380 (*e*, *f*) years.

X-axis: radius, m; Y-axis: value of the $L(r) - r$ function. The number of individuals in squares is indicated by different hatching.

биномиальным распределением ввиду крайне низкого диапазона величины рассматриваемого параметра. Согласно величине индекса Оду-ма расположение деревьев ели по площади имеет случайный характер (см. табл. 2). Эта оценка совпадает с результатом, который демонстрирует кривая функции Рипли (рис. 1b): на всей дистанции анализа она остается в пределах имитационного коридора.

Через 150 лет после пожара плотность елового древостоя достоверно увеличивается до 0.8 экз/25 м² (320 экз/га) (табл. 2), варьируя от 0 до 6 экз. на квадрат (рис. 1c). Доля занятого деревьями ели пространства возрастает до 42%.

Распределение деревьев ели по площади по принятой шкале величин коэффициента p отрицательного биномиального распределения является слабо агрегированным (см. табл. 2). Кривая функции Рипли диагностирует наличие зон разреживания особей на дистанциях 15 и 18–20 м (рис. 1d), на дистанциях менее 15 и более 20 м деревья распределены случайно.

В позднесукцессионном сосново-еловом сообществе с давностью пожара 380 лет плотность деревьев ели вновь снижается по сравнению со средней стадией сукцессии (до 0.4–0.5 экз/25 м², 160–200 экз/га) (см. табл. 2). Максимальное число деревьев в пределах учетной

Таблица 2. Характеристики пространственного распределения основных лесообразующих видов в древостоях сосново-еловых лесов с разной давностью последнего нарушения

Table 2. Characteristics of the spatial distribution of main forest-forming species in pine-spruce forest stands with different time since last disturbance

№ ПП № of PSP	Давность пожара, лет Time since last fire, years	Вид Species	$M \pm m$, экз/25 м ² ind/25 m ²	p	S^2/M	Доля занятого пространства, % Share of occupied space, %	Тип распределения Type of distribution
1	80	<i>Picea obovata</i>	0.40 ± 0.08a	—	0.95	33	Случайное Random
		<i>Pinus sylvestris</i>	1.53 ± 0.22c	0.52	1.91	65	Слабо агрегированное Weakly aggregated
		<i>Betula pubescens</i>	4.38 ± 0.85d	0.25	3.97	83	Выраженно агрегированное Expressly aggregated
		<i>Picea obovata</i>	0.83 ± 0.13b	0.61	1.63	42	Слабо агрегированное Weakly aggregated
2	150	<i>Pinus sylvestris</i>	0.74 ± 0.09b	—	0.82	62	Случайное Random
		<i>Betula pubescens</i>	0.59 ± 0.11ab	0.62	1.60	30	Слабо агрегированное Weakly aggregated
		<i>Picea obovata</i>	0.52 ± 0.09a	0.70	1.42	34	Слабо агрегированное Weakly aggregated
3	380	<i>Pinus sylvestris</i>	0.17 ± 0.04e	—	0.96	20	Случайное Random
		<i>Betula pubescens</i>	0.77 ± 0.15b	0.33	2.99	34	Выраженно агрегированное Expressly aggregated

Примечание. ПП — пробная площадь; $M \pm m$ — среднее число особей в квадрате и стандартная ошибка; p — коэффициент отрицательного биномиального распределения; S^2/M — коэффициент дисперсии.

Величины плотности особей, имеющие разный буквенный индекс, достоверно различаются (пояснения в тексте).

Note. PSP — permanent sample plot; $M \pm m$ — average number of individuals in a square and standard error; p — coefficient of negative binomial distribution; S^2/M — dispersion coefficient.

The densities of individuals with different letter indexes differ significantly (explanations are given in the text).

площадки составляет 4 экз. (рис. 1е). При этом доля занятого видом пространства несколько снижается и составляет 34–35%. Пространственное распределение деревьев ели, оцененное на основе величины коэффициента p , является слабо агрегированным (см. табл. 2). Кривая функции Рипли выявляет наличие мелких групп радиусом 1–2 м (рис. 1f).

***Pinus sylvestris*.** Плотность деревьев сосны обыкновенной в сообществе с давностью пожара 80 лет составляет 1.5 экз/25 м² (612 экз/га) (см. табл. 2) и является достоверно более высокой, чем плотность деревьев ели сибирской. Максимальное число деревьев сосны в пределах учетного квадрата – 7 экз. (рис. 2а). Доля занятого деревьями сосны пространства составляет 65%, что примерно в 2 раза больше, чем у ели сибирской. Сосна лидирует в древостое по величине суммы площадей сечений: на ее долю приходится 55%. Согласно величине коэффициента p , пространственное распределение деревьев сосны является слабо агрегированным. Эмпирическая кривая функции Рипли (рис. 2b) отражает наличие иерархии групп малого и среднего радиуса (от 2 до 12 м), которые распределены случайным образом по площади сообщества. Наиболее резко на фоне окружающего пространства выделяются группы радиусом 6–7 м.

При давности пожара 150 лет средняя плотность древостоя сосны снижается примерно вдвое по сравнению с сообществом, имеющим давность пожара 80 лет, и не отличается достоверно от плотности деревьев ели (см. табл. 2). Максимальное число особей сосны в пределах учетного квадрата уменьшается до 3 экз. (рис. 2с). При этом доля занятого деревьями сосны пространства (62%) практически не меняется. Согласно величине индекса Одума распределение деревьев сосны по площади является случайным, что согласуется с результатом, который демонстрирует ход кривой функции Рипли (рис. 2d).

В сообществе, находящемся на поздней стадии сукцессии (380 лет после пожара) древостой сосны является крайне разреженным: число деревьев в пределах учетной площадки составляет в среднем примерно 0.2 экз. (80 экз/га) (см. табл. 2) при максимуме 2 экз. (рис. 2е). Доля занятого деревьями сосны пространства снижается до 16–20%. Согласно величине индекса Одума и положению кривой функции Рипли (рис. 2f),

пространственное распределение особей сосны обыкновенной является случайным.

***Betula pubescens*.** В сообществе с давностью пожара 80 лет плотность деревьев березы пушистой составляет ~4.4 экз/25 м² (~1750 экз/га) (см. табл. 2), она отличается наиболее высокой долей участия в составе древесного яруса (~70% по числу стволов). Максимальное число деревьев березы в пределах учетного квадрата составляет 15 экз. (рис. 3а). Береза распространена практически на всей (83%) территории сообщества. Согласно принятой шкале величин коэффициента p распределение деревьев березы по площади является выражено агрегированным. Эмпирическая кривая функции Рипли (рис. 3b) во всем проанализированном диапазоне выходит за пределы верхнего имитационного интервала (так называемая виртуальная агрегация). Это свидетельствует о групповом распределении на всех возможных дистанциях анализа. Пространственное распределение деревьев березы пушистой представляет собой иерархию разноразмерных групп.

Через 150 лет после пожара средняя плотность деревьев березы пушистой резко (примерно в 7 раз) снижается и не отличается достоверно от плотности деревьев сосны и ели (см. табл. 2). Максимальное число деревьев березы в пределах учетного квадрата не превышает 4 экз. (рис. 3с). Доля занятого деревьями березы пространства снижается до 30%. Величина коэффициента p свидетельствует о слабо агрегированном их распределении по площади. Кривая функции Рипли диагностирует наличие мелких групп особей радиусом не более 1 м (рис. 3d). То есть хорошо выраженная многоуровневая пространственная агрегированность деревьев березы пушистой сменяется слабой агрегированностью в мелких клональных колониях, которые вместе с одиночными особями семенного происхождения распределены в пространстве случайно.

В субклимаксовом сообществе с давностью пожара 380 лет среднее число деревьев березы пушистой в пределах учетного квадрата составляет 0.8 экз. (320 экз/га) (см. табл. 2). Максимальная их плотность возрастает до 11 экз/25 м² (рис. 3е). При этом доля занятого деревьями березы пространства по сравнению с предшествующей стадией сукцессии не меняется (29–34%). Величина коэффициента p свидетельствует о выражено агрегированном распределении деревьев березы

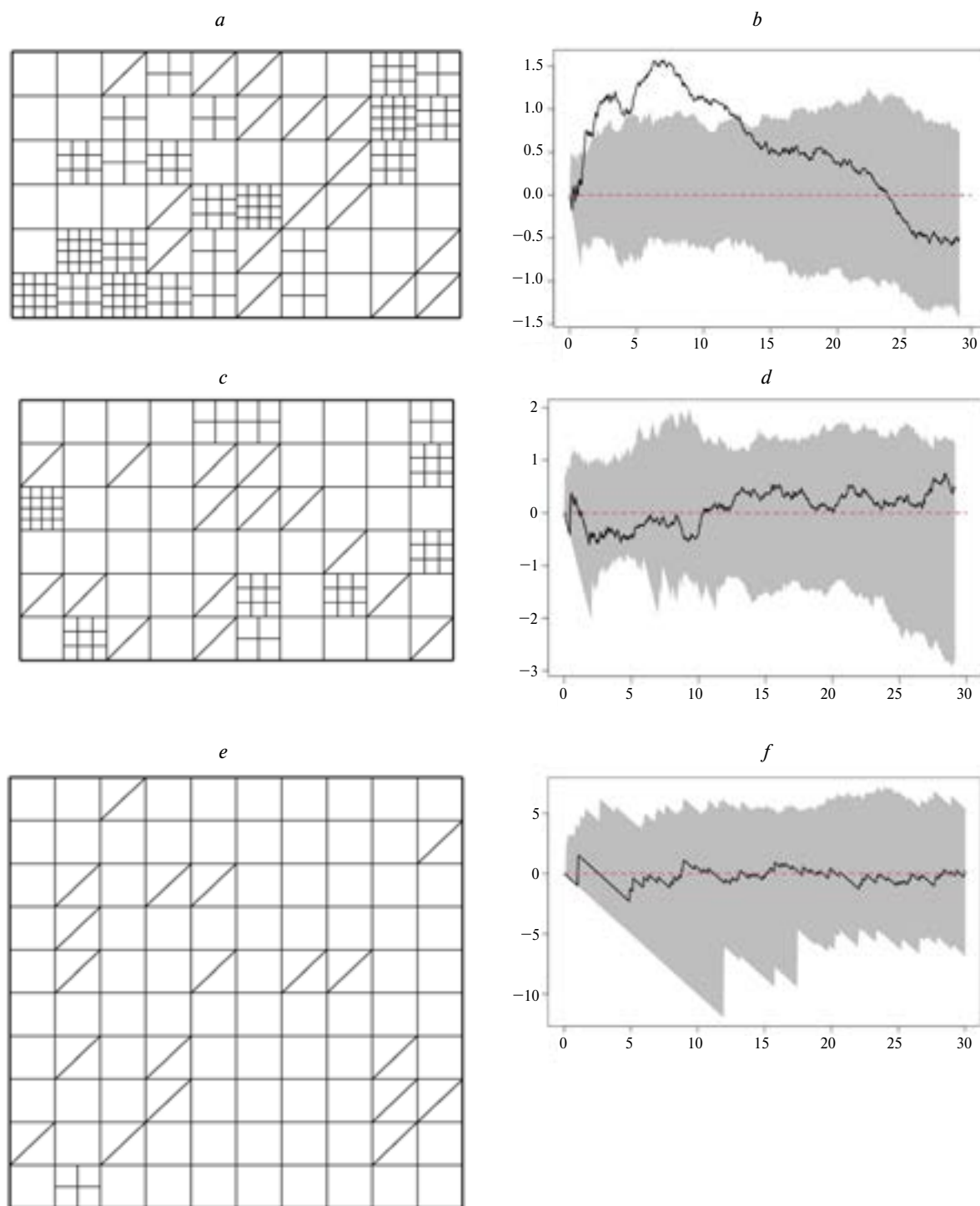


Рис. 2. Распределение деревьев *Pinus sylvestris* (*a*, *c*, *e*) по квадратам размером 5×5 м и кривые функции $L(r) - r$ (*b*, *d*, *f*) в изученных сосново-еловых лесах с давностью пожара 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) и 380 (*e*, *f*) лет.

По оси абсцисс: радиус, м; по оси ординат: значение функции $L(r) - r$. Разной штриховкой обозначено число особей в квадратах.

Fig. 2. Distribution of *Pinus sylvestris* trees (*a*, *c*, *e*) in 5×5 m squares and $L(r) - r$ function curves (*b*, *d*, *f*) in the studied pine-spruce forests with a fire age of 80 (*a*, *b*), 150 (*c*, *d*) and 380 (*e*, *f*) years.

X-axis: radius, m; Y-axis: value of the $L(r) - r$ function. The number of individuals in squares is indicated by different hatching.

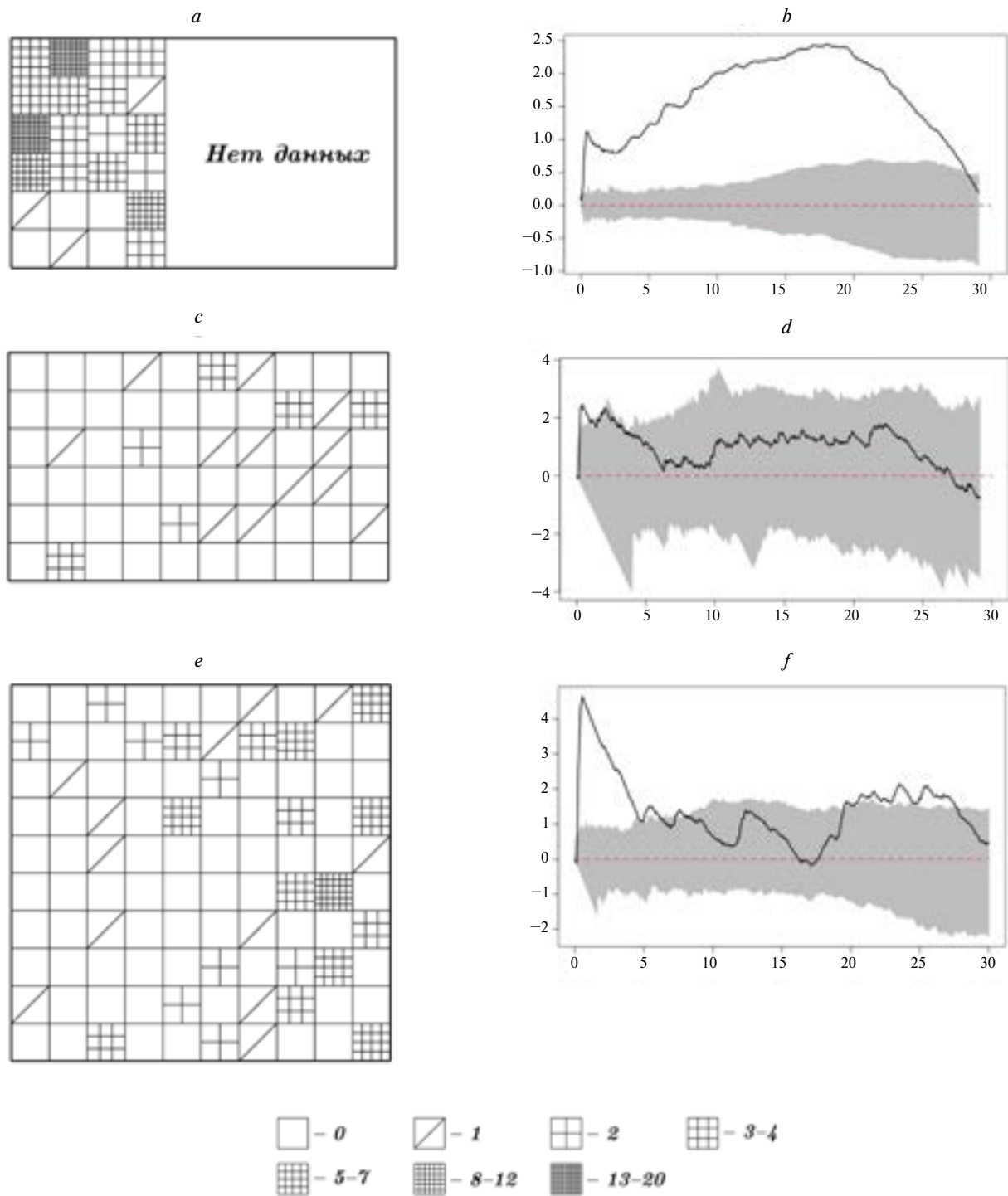


Рис. 3. Распределение деревьев *Betula pubescens* (a, c, e) по квадратам размером 5×5 м и кривые функции $L(r) - r$ (b, d, f) в изученных сосново-еловых лесах с давностью пожара 80 (a, b), 150 (c, d) и 380 (e, f) лет.

По оси абсцисс: радиус, м; по оси ординат: значение функции $L(r) - r$. Разной штриховкой обозначено число особей в квадратах.

Fig. 3. Distribution of *Betula pubescens* trees (a, c, e) in 5×5 m squares and $L(r) - r$ function curves (b, d, f) in the studied pine-spruce forests with a fire age of 80 (a, b), 150 (c, d) and 380 (e, f) years.

X-axis: radius, m; Y-axis: value of the $L(r) - r$ function. The number of individuals in squares is indicated by different hatching.

по площади. Ход кривой функции Рипли показывает наличие хорошо выраженных групп двух уровней: небольшого радиуса (от 1 до 7 м) и более слабо выделяющихся на общем фоне групп радиусом от 21 до 27 м (рис. 3f).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, на первых этапах послепожарного восстановления северотаежных сосново-еловых лесов формируются сообщества с сосново-березовым древостоем и с обязательным присутствием, но, как правило, ограниченным участием ели сибирской. От восстанавливающихся сосновых лесов их отличает, прежде всего, очень высокая доля березы и участие ели в составе древесного яруса. Два основных вида древесного яруса — *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*, которые первыми заселили территорию гари, имеют групповое распределение. Визуально в сообществе хорошо заметны небольшие по радиусу (0.5–1 м) группы деревьев березы пушистой. Это в основном 3–6 ствольные клональные колонии, формирование которых связано с активным послепожарным вегетативным возобновлением, характерным для этого вида. Многочисленные побеги формируются из сохранивших жизнеспособность спящих почек в нижней, погруженной в подстилку части стволов деревьев, входивших в состав допожарного древостоя. Согласно оценкам С.В. Ильчукова (Ilchukov, 2003) на молодых вырубках среднетаежных еловых лесов изначально также наблюдается преимущественно групповое пространственное распределение березы за счет формирования биогрупп вегетативного происхождения.

Кроме того, на гари складываются благоприятные условия для появления подроста березы семенного происхождения. Общая мозаика многоуровневого группового пространственного распределения березы отчасти унаследована от допожарного сосново-елового сообщества, отчасти формируется в результате уничтожения пожаром хвойного древостоя (что приводит к отсутствию конкуренции) и плотного напочвенного покрова из зеленых мхов. Это способствует активному освоению березой практически всей территории гари. При этом известно, что подрост семенного происхождения распределен более равномерно (Ilchukov, 2003), хотя и он по нашим наблюдениям, часто располагается группами

в микроместообитаниях с лучшим увлажнением: в небольших понижениях, на участках с недогоревшим слоем лесной подстилки, вдоль лежащих стволов погибших в результате пожара деревьев. Групповое пространственное распределение мелколиственных видов в нарушенных в результате пожаров и рубок сообществах — весьма характерное явление, которое отмечалось и в более южных регионах, в частности, в смешанных лесах северо-восточного Китая (Zhang et al., 2022).

Эта особенность пространственного распределения свойственна и другим видам, заселяющимся в первые годы после пожара, она часто наблюдается и у *Pinus sylvestris*, появляющейся на гари практически одновременно с березой, о чем свидетельствует средний возраст деревьев этих видов в сообществе с давностью пожара 80 лет (см. табл. 1). Следует отметить, что групповое размещение особей, особенно в молодых и средневозрастных хвойных древостоях, неоднократно отмечалось исследователями в разных географических регионах (Buzykin et al., 1985; Kuzmichev, 2013; Tumakova et al., 2015; Manov, Kutyavin, 2019; Zhang et al., 2022), то же касается и более мелких, угнетенных деревьев в составе сложных по размерной структуре древостоев (Moeur, 1993; Grabarnik, 2010; Kolobov et al., 2015). Хотя во многих случаях в средневозрастных сосновых и еловых древостоях регистрируется случайное пространственное распределение (Vais, 2009; Tumakova et al., 2015; Kutyavin, Manov, 2022). Групповое распределение, характерное для подроста и молодых древостоев на гарях, по-видимому, является следствием неоднородности среды: разной степени выгорания подстилки и напочвенного покрова, наличия остатков допожарного древостоя и недогоревшего валежа (Sannikov, Sannikova, 1985; Sannikov et al., 2004).

В изученном сообществе с давностью пожара 80 лет возобновление ели началось с запаздыванием примерно на 20 лет (см. табл. 1), по-видимому, из-за относительной удаленности источника семян, что и явилось причиной низкой плотности и случайного размещения деревьев ели сибирской по площади сообщества. Следует отметить, что при анализе распределения деревьев по площадкам размером 25 м² в сообществе с давностью пожара 80 лет обнаруживается положительная корреляция между числом особей березы и ели ($r = 0.45$, $p < 0.05$) и отрицатель-

ная между числом особей сосны и ели ($r = -0.50$, $p < 0.05$), сосны и березы ($r = -0.67$, $p < 0.01$). Это не более чем достоверная тенденция, так как эта оценка предварительная и довольно грубая, а выявленная связь не очень тесная. Однако из вышесказанного понятны причины этой тенденции. Что касается сосны, она несколько лучше переносит сухость почв и, возможно, избегает затенения подростом березы при заселении на гари.

В середине сукцессии (давность пожара 150 лет) главной отличительной чертой структуры древесного яруса сосново-еловых лесов является резкое уменьшение доли участия березы пушистой. Это обусловлено возрастным распадом послепожарного березового древостоя. Появляющиеся молодые поколения березы (преимущественно вегетативного происхождения) не могут обеспечить его пополнение в связи с существенным усилением конкуренции со стороны послепожарных древостоев сосны и ели, которые в этот период приближаются к максимуму своего развития. Видовая структура древесного яруса существенно и закономерно меняется. Его основу (73%) составляют хвойные, причем в этот период доли участия обоих видов по числу особей сопоставимы.

Как следует из величин среднего возраста деревьев в составе древостоя, ель сибирская в рассматриваемом сообществе появилась на гари несколько раньше, чем сосна (см. табл. 1). Следует отметить, что в отношении заселения ели после пожаров известны случаи как запаздывания и растянутости, так и раннего, в ряде случаев массового, возобновления (Melekhov, 1933; Molchanov, Preobrazhensky, 1957; Engelmarck, 1993). Можно предполагать, что и в нашем случае более раннее заселение (в отличие от сообщества с давностью пожара 80 лет) явилось причиной более высокой плотности и группового распределения деревьев ели в сообществе с давностью пожара 150 лет. Однако следует отметить, что согласно имеющимся данным, на средних и поздних стадиях сукцессии для ели более характерно случайное пространственное распределение (Wallenius et al., 2002; Manov, Kutyavin, 2018). В целом по результатам многих экспериментальных и натурных исследований (Goreaud et al., 1997; Petrenko et al., 2017; Ukhvatkina et al., 2017; Zhmerenetsky et al., 2018) можно заключить, что наиболее общим законом возрастной дина-

мики пространственной структуры поколений большинства как хвойных, так и лиственных видов древесных растений следует считать переход от группового распределения к случайному.

Согласно данным, полученным в нашем исследовании, в первой половине сукцессии (до ~200 лет после пожара) пространственное распределение деревьев как *Picea obovata*, так и *Pinus sylvestris* может являться и случайным, и агрегированным. Зависит это, как уже говорилось выше, от целого ряда факторов, в первую очередь от начала и скорости заселения после пожара и степени мозаичности условий среды на гари, а в дальнейшем — от мозаичности среды, создаваемой постепенным отмиранием и вывалом переживших пожар деревьев допожарного древостоя.

На средних стадиях сукцессии, в отличие от начальных, начинает проявляться независимость пространственного распределения деревьев разных лесообразующих видов, которая сохраняется и в дальнейшем на поздних этапах восстановления. Хотя этот вывод в данной работе, как уже говорилось, является только предварительным, он находит подтверждение в других исследованиях (Kolobov et al., 2015; Kutyavin, Manov, 2022).

В позднесукцессионном сообществе, имеющем давность пожара 380 лет, мы можем наблюдать формирование зрелой видовой структуры древесного яруса северотаежных сосново-еловых лесов. Стабильное и высокое по числу особей участие в их составе березы пушистой — характерная черта малонарушенных и ненарушенных еловых и сосново-еловых северотаежных лесов, о которой мы уже упоминали в предыдущих работах (Dinamika..., 2009; Stavrova et al., 2020) и которая отмечалась ранее и в других исследованиях (Steijlen, Zackrisson, 1987; Manov, Kutyavin, 2018). В этих сообществах береза пушистая характеризуется наиболее высокой долей участия по числу деревьев (55–60%), на долю ели сибирской приходится около 30%, на долю сосны — 10–15%. В силу биологических особенностей по сумме площадей сечений естественно лидирует сосна (43%), при практически одинаковом участии ели и березы (соответственно, 30 и 27%).

Случайное пространственное распределение, выявленное у сосны обыкновенной в рассматриваемом сообществе, неоднократно отмечалось у этого и некоторых других видов в поздне-

сукцессионных лесных сообществах (Wallenius et al., 2002; Vais, 2009). В то же время распределение деревьев тех видов, которые отличаются способностью к вегетативному возобновлению (*Betula pubescens*, *Picea obovata*), как правило, является в разной степени агрегированным. В исследованном субклимаксовом северотаежном сообществе у березы пушистой восстанавливается наблюдавшееся в начале сукцессии выражено агрегированное распределение, проявляющееся на двух уровнях: малых и крупных групп. Аналогичный характер пространственного распределения выявлен и у *Betula platyphylla* Suk. в позднесукцессионном лиственно-хвойном сообществе на северо-востоке Китая (Zhang et al., 2022). Это обусловлено преимущественным сосредоточением особей и клональных колоний мелколиственных видов в пространстве мелких и крупных окон, постоянно образующихся в пологе субклимаксового древостоя.

Для ели сибирской в изученных позднесукцессионных сообществах характерно образование групп небольшого радиуса, что выявлялось также при анализе пространственной структуры древостоев *Picea abies* (L.) Н. Karst. в малонарушенных среднетаежных лесах восточной Финляндии (Wallenius et al., 2002), *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim и *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в климаксовых сообществах Дальнего Востока (Petrenko et al., 2017; Ukhvatkina et al., 2017). В изученных нами северотаежных лесах появление этих групп связано с укоренением нижних ветвей крупных деревьев с низко опущенными кронами, на которых затем из спящих почек формируется подрост вегетативного происхождения, располагающийся группами вокруг стволов “материнских” деревьев. Это явление отмечалось и у других видов рода *Picea* (Man’ko, Voroshilov, 1976; Wang et al., 2003). По мере перехода подрост ели вегетативного происхождения в состав древостоя, случайное пространственное распределение деревьев в составе последнего сменяется слабо агрегированным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе исследований, проведенных в северотаежных кустарничково-зеленомошных елово-сосновых лесах (Кольский полуостров), охарактеризованы особенности сукцессионной динамики видовой структуры древостоев и про-

странственной структуры трех основных лесообразующих видов — *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. В процессе послепожарного восстановления существенно меняется доля участия каждого из видов в составе древесного яруса, как по числу деревьев, так и по сумме площадей сечений стволов. Доля участия ели сибирской возрастает по числу и сумме площадей сечений стволов с 6–10% в начале восстановления до 30% на поздней стадии сукцессии. Сосна обыкновенная, на протяжении всей сукцессии устойчиво сохраняющая лидирующую роль по сумме площадей сечений (40–60%), отличается существенным снижением участия (с 25–35 до 13%) по числу стволов в позднесукцессионном сообществе по сравнению с предшествующими стадиями восстановления. Динамика участия в структуре древесного яруса березы пушистой является разнонаправленной: минимальное участие этого вида по числу и сумме площадей сечений характерно для средней стадии послепожарного восстановления (соответственно 14 и 27%). В начале и в конце сукцессии доля участия березы является значимо более высокой и составляет 55–70% по числу и 25–35% по сумме площадей сечений. Таким образом, субклимаксовые северотаежные сосново-еловые леса, по сути, являются березово-сосново-еловыми. Высокая доля участия *Betula pubescens* в составе древесного яруса — характерная черта малонарушенных и ненарушенных еловых и сосново-еловых северотаежных лесов.

Лесообразующие виды изученных северотаежных лесов — *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* имеют разный характер динамики пространственного распределения в процессе послепожарной сукцессии, зависящий как от их биологических особенностей, так и от интенсивности пожара и времени заселения после пожара. Два последних фактора в значительной степени определяют экологические и ценотические характеристики среды обитания, прежде всего ее неоднородность по освещенности, увлажненности субстрата, напряженности конкуренции с растениями нижних ярусов в начальный период развития. В связи с этим в первой половине сукцессии пространственное распределение, как сосны обыкновенной, так и ели сибирской может являться как случайным, так и слабо агрегированным. На поздних стадиях восстановления пространственное распределение этих видов

специфично: сосна обыкновенная (как и другие виды сосен в древостоях таежных и смешанных лесов) распределена случайно. В отличие от нее ель сибирская (как и некоторые другие виды ели), обладающая в разреженных северных лесах способностью к вегетативному возобновлению, имеет мелкогрупповое распределение, связанное с образованием небольших клональных колоний. Пространственное распределение деревьев березы пушистой на протяжении всей сукцессии является агрегированным, меняется только степень агрегированности: от слабой до четко выраженной многоуровневой. Такой характер пространственной структуры является следствием высокой активности вегетативного возобновления, свойственной этому виду.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания БИН РАН (тема № 121032500047-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Buzikin et al.] Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. 1985. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск. 89 с.
- [Dinamika...] Динамика лесных сообществ северо-запада России. 2009. СПб. 276 с.
- Engelmark O. 1993. Early post-fire tree regeneration in a *Picea-Vaccinium* forest in northern Sweden. — J. Veg. Sci. 4: 791–794.
<https://doi.org/10.2307/3235616>
- Goreaud F., Courbaud B., Collinet F. 1997. Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics: A few examples. — In: Proceedings of the IUFRO Workshop “Empirical and Process Based Models for Forest Tree and Stand Growth Simulation”. Lisbon. P. 20–26.
<https://www.researchgate.net/publication/232128548>
- [Grabarnik] Грабарник П.Я. 2010. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход. — Лесоведение. 2: 77–85.
- [Grabarnik, Komarov] Грабарник П.Я., Комаров А.С. 1981. Статистический анализ горизонтальной структуры древостоя. — В сб.: Моделирование биогеоценологических процессов. М. С. 119–135.
- [Ilchukov] Ильчуков С.В. 2003. Динамика горизонтальной структуры производных лиственных насаждений. — Изв. Вузов. Лесной журнал. 6: 29–34.
- [Klassifikatsiya...] Классификация и диагностика почв России. Авторы и составители: Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. 2004. Смоленск. 342 с.
- [Kolobov et al.] Колобов А.Н., Лонкина Е.С., Фрисман Е.Я. 2015. Моделирование и анализ горизонтальной структуры смешанных древостоев (на примере пробных площадей заповедника “Бастак” в среднем Приамурье). — Сибирский лесной журнал. 3: 45–56.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150305>
- Kutyavin I.N., Manov A.V. 2022. Spatial relationships of trees in middle taiga post-pyrogenic pine forest stands in the European North-East of Russia. — J. For. Sci. 68 (6): 228–240.
<https://doi.org/10.17221/10/2022-JFS>
- [Kuzmichev] Кузьмичев В.В. 2013. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск. 208 с.
- [Manov, Kutyavin] Манов А.В., Кутявин И.Н. 2018. Горизонтальная структура древостоев и подрост северо-таежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье. — Изв. Вузов. Лесной журнал. 6: 78–88.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.6.78>
- [Manov, Kutyavin] Манов А.В., Кутявин И.Н. 2019. Размерная, возрастная и пространственная структура древостоев постпирогенных среднетаежных сосняков на автоморфных почвах (на примере Республики Коми). — Сибирский лесной журнал. 6: 100–110.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20190611>
- [Manov, Kutyavin] Манов А.В., Кутявин И.Н. 2021. Пространственные взаимосвязи в размещении древесных растений в среднетаежных коренных ельниках верховьев р. Печоры. — Сибирский лесной журнал. 2: 82–95.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210208>
- [Man'ko, Voroshilov] Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1976. Морфология *Picea ajanensis* в суровых ветровых условиях. — Бот. журн. 61(1): С. 78–84.
- [Melekhov] Мелехов И.С. 1933. О возобновлении ели на гарях. — Лесное хоз.-во и лесозащита. 10: 30–32.
- [Mirovaya...] Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Исправленная и дополненная версия 2015. Доклады о мировых почвенных ресурсах 106. 2017. М. 203 с.
- Moeur M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. — Forest Science. 39(4): 756–775.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/39.4.756>
- [Molchanov, Preobrazhensky] Молчанов А.А., Преображенский И.Ф. 1957. Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М. 238 с.
- Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. — Forest Science. 38: 806–824.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/38.4.806>
- [Petrenko et al.] Петренко Т.Я., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Ухваткина О.Н., Сибирина Л.А.

2017. Формирование популяционной мозаики *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 53(4): 480–495.
- Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary pint process. — J. Appl. Pronanility. 13: 255–266.
- [Sannikov, Sannikova] Санников С.Н., Санникова Н.С. 1985. Экология естественного возобновления сосны обыкновенной под пологом леса. М. 149 с.
- [Sannikov et al.] Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. 2004. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк). Екатеринбург. 198 с.
- [Sekretenko, Grabarnik] Секретенко О.П., Грабарник П.Я. 2015. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей. — Сибирский лесной журн. 3: 32–44. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150304>
- [Stavrova et al.] Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. 2016. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов. — Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 3: 10–28. <https://doi.org/10.17076/bg187>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katjutin P.N., Bakkal I.J. 2020. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession — Forests. 11(5): 558–581. <https://doi.org/10.3390/f11050558>
- Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand. — Can. J. Bot. 65: 839–848. <https://doi.org/10.1139/b87-114>
- Stoyan D., Penttinen A. 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. — Statistical science. 15(1): 61–78. <https://doi.org/10.1214/ss/1009212674>
- [Tumakova et al.] Тумакова Е.А., Горшков В.В., Ставрова Н.И. 2015. Пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в северотаежных сосновых лесах Кольского полуострова. — Раст. ресурсы. 51(4): 520–541.
- [Ukhvatkina et al.] Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Петренко Т.Я. 2017. Формирование пространственной структуры популяции *Picea ajanensis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге российского Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 53(1): 70–87.
- [Vais] Вайс А.А. 2009. Горизонтальная структура древостоев Средней Сибири. — Научный журн. КубГАУ. 45(1): 1–15.
- Wallenius T., Kuuluvainen T., Heikkilä R., Lindholm T. 2002. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. — Silva Fennica. 36(1): 185–199. <https://doi.org/10.14214/sf.557>
- Wang X.-R., Chhatre V.E., Nilsson M.-Ch., Song W., Zackrisson O., Szmidt A.E. 2003. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden. — Intern. J. of Plant Sci. 164(5): 711–717. <https://doi.org/10.1086/376811>
- Xin H., Jackson T., Cao Y., Zhang H., Lin Y., Shenkin A. 2022. Spatial pattern analysis of forest trees based on the vectorial mark. — J. For. Res. 33:1301–1315. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-1-3>
- Zhang M., Wang J., Kang X. 2022. Spatial distribution pattern of dominant tree species in different disturbance plots in the Changbai Mountain. — Nature portfolio. 12: 14161. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18621-x>
- [Zhmerenetsky et al.] Жмеренецкий А.А., Омелько А.М., Ухваткина О.Н., Петренко Т.Я. 2018. Формирование популяционной мозаики *Tilia amurensis* Rupr. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока. — Russian journal of ecosystem ecology. 3(1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-1-3>

SPECIES AND SPATIAL STRUCTURE OF TREE STANDS IN NORTH-TAIGA PINE-SPRUCE FORESTS AT DIFFERENT STAGES OF POST-FIRE SUCCESSION

N. I. Stavrova^{1,*}, V. V. Gorshkov^{1,2}, P. N. Katjutin^{1,3}, A. Yu. Lyanguzov³

¹V. L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

²St. Petersburg State Forest Engineering University named after S.M. Kirov
Institutskiy per., 5, litera U, Saint Petersburg, 194021, Russia

³Saint Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7-9, Saint Petersburg, 199034, Russia

*e-mail: NStavrova@binran.ru

The changes in the species structure of the tree layer of northern taiga dwarf shrub-green moss pine-spruce forests and the spatial distribution of the main forest-forming species, namely *Picea obovata* Ledeb., *Pinus*

sylvestris L. and *Betula pubescens* Ehrh., in the process of post-fire succession are analyzed (using communities with a fire age of 80, 150 and 380 years as an example). It is established that the forest-forming species of the studied communities differ in the dynamics of participation in the composition of the forest stand during succession. In the late succession community with a fire age of 380 years, the participation of Siberian spruce, Scots pine and downy birch in the tree layer by the basal area differs insignificantly and is, respectively, 30, 43 and 27%, i.e. at the subclimax stage, the studied communities are essentially birch-pine-spruce. The spatial distribution of Scots pine and Siberian spruce in the first half of the succession can be random or weakly aggregated. In the subclimax community, the spatial distribution of these species naturally differs: Scots pine is distributed randomly, Siberian spruce has a small-group distribution. The distribution of downy birch trees through the succession is aggregated to varying degrees.

Keywords: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, pine-spruce forests, tree layer, species structure, spatial structure, post-fire succession, northern taiga, Kola Peninsula

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the State assignment of the BIN RAS (project No. 121032500047-1).

REFERENCES

- Buzikin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebo-
pros R.G. 1985. Analiz struktury drevesnikh tsenozov
[Analysis of the structure of tree communities]. Novosi-
birsk. 89 p. (In Russ.).
- Engelmark O. 1993. Early post-fire tree regeneration in a Pi-
cea-Vaccinium forest in northern Sweden. — J. Veg.Sci. 4:
791–794.
<https://doi.org/10.2307/3235616>
- Goreaud F., Courbaud B., Collinet F. 1997. Spatial structure
analysis applied to modelling of forest dynamics: A few ex-
amples. — In: Proceedings of the IUFRO Workshop “Em-
pirical and Process Based Models for Forest Tree and Stand
Growth Simulation”. Lisbon. P. 20–26.
<https://www.researchgate.net/publication/232128548>
- Grabarnik P.Ya. 2010. Analysis of the Horizontal Structure of
a Forest Stand: Model Approach. — Lesovedenie. 2: 77–
85 (In Russ.).
- Grabarnik P.Ya., Komarov A.S. 1981. Statisticheskiy anal-
iz gorizontальной struktury drevostoya [Statistical anal-
ysis of the horizontal structure of the forest stand]. —
In: Modelirovanie biogeotsenoticheskikh processov. Mos-
cow. P. 119–135 (In Russ.).
- Dinamika lesnykh soobshchestv severo-zapada Rossii [Dy-
namics of forest communities in northwestern Russia].
2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russ.).
- Ilchukov S.V. 2003. Dynamics of Horizontal Structure of Sec-
ondary Deciduous Stands. — Izv. Vuzov. Lesnoy zhurnal.
6: 29–34 (In Russ.).
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii. Avtory i sostaviteli:
L.L. Shishov, V.D. Tonkonogov, I.I. Lebedeva, M.I. Ger-
asimova [Classification and diagnostics of soils of Russia.
Authors and compilers: L.L. Shishov, V.D. Tonkonogov,
I.I. Lebedeva, M.I. Gerasimova]. 2004. Smolensk. 342 p.
(In Russ.).
- Kolobov A.N., Lonkina E.S., Frisman E.Ya. 2015. Modeling
and analysis of horizontal structure of a mixed tree stands
(on example of sample plots in the “Bastak” nature reserve
in the Middle Amur river area). — Sibirskiy Lesnoy Zhurnal.
3: 45–56 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150305>
- Kutyavin I.N., Manov A.V. 2022. Spatial relationships of trees
in middle taiga post-pyrogenic pine forest stands in the
European North-East of Russia. — J. of For. Sci. 68 (6):
228–240.
<https://doi.org/10.17221/10/2022-JFS>
- Kuzmichev V.V. 2013. Zakonomernosti dinamiki drevostoev:
printsipi i modeli [Patterns of tree stand dynamics: princi-
ples and models]. Novosibirsk. 208 p. (In Russ.).
- Manov A.V., Kutyavin I.N. 2018. Horizontal structure of for-
est stands and new growth of northern taiga Virgin blueber-
ry–Sphagnum spruce forests in Cisurals — Izv. Vuzov. Les-
noy zhurnal. 6: 78–88 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.6.78>
- Manov A.V., Kutyavin I.N. 2019. Dimensional, age and spa-
tial structure of middle taiga postfire pine stands on auto-
morphic soils (on the example of Komi Republic). — Sibir-
skiy lesnoy zhurnal. 6: 100–110 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SJFS20190611>
- Manov A.V., Kutyavin I.N. 2021. Spatial interrelations in the
placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce
forests of the upper reaches of the Pechora river— Sibirskiy
lesnoy zhurnal. 2: 82–95 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15372/SJFS20210208>
- Man’ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1976. Morphology of *Picea*
ajanensis under severe wind conditions. — Bot. Zhurn.
61(1): 78–84 (In Russ.).
- Melekhov I.S. 1933. O vozobnovlenii eli na garyakh [On the
restoration of spruce on burnt areas]. — Lesnoe hozyayst-
vo i lesoekspluatatsiya. 10: 30–32 (In Russ.).
- Mirovaya referativnaya baza pochvennykh resursov 2014. Me-
zhdunarodnaya sistema pochvennoi klassifikatsii dlya diag-
nostiki pochv i sozdaniya legend pochvennykh kart. Isprav-
lennaya i dopolnennaya versiya 2015. Doklady o mirovykh

- pochvennykh resursakh [World Soil Resources Reference Base 2014. International Soil Classification System for Soil Diagnostics and Soil Map Legends. Revised and Supplemented Version 2015. World Soil Resources Reports]. 106. 2017. Moscow. 203 p. (In Russ.).
- Moeur M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. — *Forest Science*. 39(4): 756–775. <https://doi.org/10.1093/forestscience/39.4.756>
- Molchanov A.A., Preobrazhensky I.F. 1957. Lesa i lesnoe hozyaystvo Arhangel'skoy oblasti [Forests and forestry of the Arkhangelsk region]. Moscow. 238 p. (In Russ.).
- Penttinen A., Stoyan D., Henttonen H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. — *Forest Science*. 38: 806–824. <https://doi.org/10.1093/forestscience/38.4.806>
- Petrenko T.Ya., Omelko A.M., Zhmerenetsky A.A., Ukhvatkina O.N., Sibirina L.A. 2017. Formation of spatial mosaic of *Abies nephrolepis* (Pinaceae) populations in Korean pine-broadleaved forests in the south of Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(4): 480–495 (In Russ.).
- Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point process. — *J. Appl. Probability*. 13: 255–266.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S. 1985. *Ekologiya estestvennogo vozobnovleniya sosny obyknovlennoi pod pologom lesa* [Ecology of natural regeneration of Scots pine under the forest canopy]. Moscow. 149 p. (In Russ.).
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V. 2004. Natural forest regeneration in Western Siberia (ecologic-geographical essay). Ekaterinburg. 198 p. (In Russ.).
- Sekretenko O.P., Grabarnik P.Ya. 2015. Analysis of Tree Stand Horizontal Structure Using Random Point Field Methods. — *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 3: 32–44 (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20150304>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N. 2016. Structure formation of forest tree species coenopopulations during post-fire recovery of northern taiga forest. — *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 3: 10–28 (In Russ.). <https://doi.org/10.17076/bg187>
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N., Bakal I.J. 2020. The Structure of Northern Siberian Spruce–Scots Pine Forests at Different Stages of Post-Fire Succession — *Forests*. 11(5): 558–581. <https://doi.org/10.3390/f11050558>
- Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand. — *Can. J. Bot.* 65(5): 839–848. <https://doi.org/10.1139/b87-114>
- Stoyan D., Penttinen A. 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. — *Statistical science*. 15(1): 61–78. <https://doi.org/10.1214/ss/1009212674>
- Tumakova E.A., Gorshkov V.V., Stavrova N.I. 2015. Spatial structure of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) coenopopulations in the northern taiga Scots pine forests of Kola peninsula. — *Rastitelnye resursy*. 51(4): 520–541 (In Russ.).
- Ukhvatkina O.N., Omelko A.M., Zhmerenetsky A.A., Petrenko T.Ya. 2017. Formation of the spatial pattern of *Picea ajanensis* (Pinaceae) population in Korean pine-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. — *Rastitelnye resursy*. 53(1): 70–87 (In Russ.).
- Vais A.A. 2009. Horizontal structure of stand of trees in Mid-Siberia. — *Nauchnyy zhurnal. Kub. Gos. Agrar. Univ.* 45(1): 1–15 (In Russ.).
- Wallenius T., Kuuluvainen T., Heikkilä R., Lindholm T. 2002. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. — *Silva Fennica* 36(1): 185–199. <https://doi.org/10.14214/sf.557>
- Wang X.-R., Chhatre V.E., Nilsson M.-Ch., Song W., Zackrisson O., Szmidt A.E. 2003. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden. — *Intern. J. of Plant Sci.* 164(5): 711–717. <https://doi.org/10.1086/376811>
- Xin H., Jackson T., Cao Y., Zhang H., Lin Y., Shenkin A. 2022. Spatial pattern analysis of forest trees based on the vectorial mark. — *J. For. Res.* 33:1301–1315. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01417-6>
- Zhang M., Wang J., Kang X. 2022. Spatial distribution pattern of dominant tree species in different disturbance plots in the Changbai Mountain. — *Nature portfolio*. 12: 14161. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18621-x>
- Zhmerenetsky A.A., Omelko A.M., Ukhvatkina O.N., Petrenko T.Ya. 2018. Formation of Amur linden (*Tilia amurensis* Rupr.) population mosaic in the stand of Korean pine-broadleaved forest in the south of the Russian Far East. — *Russian journal of ecosystem ecology*. 3(1) (In Russ.). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-1-3>

СООБЩЕНИЯ

**TRICHOPHORUM CESPITOSUM (CYPERACEAE)
И ЕГО СООБЩЕСТВА НА БОЛОТАХ
ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2024 г. В. А. Смагин^{1,*}

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

*e-mail:smagin.mire@gmail.com

Поступила в редакцию 26.02.2024 г.

Получена после доработки 15.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

На основании материалов Болотного экспедиционного отряда БИН РАН дается обзор растительных сообществ с *Trichophorum cespitosum*, обнаруженных на болотах Ленинградской обл. Показано их распределение по территории области, региональная специфика, проявляющаяся в разнообразии местообитаний и растительных сообществ, в варьировании по тренду запад-восток доминирующих в моховом ярусе видов. Проведена классификация пухоносных сообществ методами эколого-фитоценотической школы, в сравнении с синтаксономией центрально-европейской флористической школы. *Trichophorum cespitosum* произрастает на разных формах микрорельефа: грядах, коврах, мочажинах. Соответственно доминирует или входит в состав различных растительных сообществ. Экологический оптимум вид имеет в условиях мочажин и ковров. На территории области эти сообщества находятся на границе ареала, восточной и южной, и относятся к 13 ассоциациям, часть которых распространена на болотах Скандинавии, часть — на болотах северной половины Европейской России. Встречаются сообщества с *Trichophorum cespitosum* в области, в основном, на олиготрофных болотных участках, на мезотрофных участках реке.

Ключевые слова: Ленинградская обл., Красная книга, *Trichophorum cespitosum*, болота, растительные сообщества, экотопы

DOI: 10.31857/S0006813624120026, **EDN:** NOHUGF

Trichophorum cespitosum (L) С. Hartm. — вид Красной Книги Ленинградской области, согласно которой произрастает на Карельском перешейке, островах Финского залива, к северу от р. Свирь вблизи границы с Карелией и на Вепсовской возвышенности (Красная..., 2018: 160). Цель статьи — показать распространение *T. cespitosum* и образуемых им сообществ на территории Ленинградской области, их географическую и экологическую дифференциацию, а также фитоценотическую роль *T. cespitosum* в составе различных сообществ и синтаксономическое положение этих сообществ по материалам Болотного экспедиционного отряда БИН РАН, полученным, начиная с 1979 г., и последующими исследованиями В.А. Смагина с 2002 по 2022 г.

МЕТОДЫ

Проведен отбор геоботанических описаний, сделанных сотрудниками Болотного экспедиционного отряда БИН им. В.Л. Комарова с 1979 г. по сию пору, в которых отмечен *Trichophorum cespitosum*. Геоботанические описания выполнялись на площади 100 м² по общепринятым стандартным методикам (Polevaya..., 1964). Данные по проективному покрытию видов определялись в процентах. Растительные сообщества описывались для каждой из форм микрорельефа с учетом комплексного характера болотной растительности. В них отмечались все виды сосудистых растений и мхов. Гербарные сборы *T. cespitosum*, проведенные при выполнении описаний за последние семь лет В.А. Смагиным, находятся в Гербарии БИН РАН (LE). Названия сосу-

дистых растений даны по IPNI (The International Plant Name Index, 2024), мхов — по М.С. Игнатову и др. и по К. Hassel и др. (Ignatov et al., 2006; Hassel et al., 2018).

Характеристика сообществ с *Trichophorum cespitosum* и их распространение на территории Ленинградской обл.

Пухонос дернистый (*Trichophorum cespitosum*) распространен на олиготрофных болотах побережья Балтийского моря и северной половины таежной зоны Европейской России, где произрастает в условиях как олиготрофного, так и мезотрофного питания. В Ленинградской области вид достигает юго-восточной границы ареала и включен в Красную Книгу (Krasnaya..., 2018: 160). Описания сообществ с *T. cespitosum* выполнены на болотах, находящихся к северу от р. Свирь и на Вепсовской возвышенности, большая же часть — на болотах Карельского перешейка. Вид произрастает в составе сообществ, располагающихся на различных формах микрорельефа: на грядах, в мочажинах, на ковровых участках олиготрофных болот, на окраинных склонах или вблизи внутриболотных озер. На мезотрофных болотах области он встречается реже. Частота его встречаемости на той или иной форме микрорельефа неодинакова в разных частях области.

В сфагновых мочажинах олиготрофных болот сделано 21 описание с участием *T. cespitosum* (16 из них выполнены на Карельском перешейке и 5 на Вепсовской возвышенности). Именно в мочажинах болот северо-западной части Карельского перешейка отмечены максимальные значения проективного покрытия *T. cespitosum*. Большая часть описаний с Карельского перешейка сделана на болотах Дуплянское, в его северо-западной части, и Островское, на его центральной возвышенности. Сообщества с *T. cespitosum*, описанные в мочажинах болот Карельского перешейка, отличаются частым доминированием в моховом ярусе *Sphagnum tenellum*. Этот вид образует моховой покров в двенадцати из них. В них же отмечено несвойственное мочажинам обилие *Calluna vulgaris*. Проективное покрытие *T. cespitosum* в мочажинах болот перешейка достигает 60%, а значение 40% является обычным. Отсутствует в составе этих сообществ *Scheuchzeria palustris*, часто и обильно произрастает *Rhynchospora alba*. На бо-

лотах в центральной части перешейка моховой покров образует *Sphagnum cuspidatum*. В сообществах, приуроченных к мочажинам болот на Вепсовской возвышенности, проективное покрытие *T. cespitosum* значительно меньше — от 1 до 5%. Моховой покров в них образуют *Sphagnum balticum* (в трех описаниях), *S. compactum* и *S. majus*. В составе всех пяти сообществ отмечен *Scheuchzeria palustris*. В моховом ярусе наблюдаются вкрапления в сфагнум печеночного мха *Cladopodiella fluitans*.

В черных мочажинах (руоппо), где сфагновые мхи замещены печеночниками или на поверхность выступает открытый торф, сделано 14 описаний, в которых отмечен *T. cespitosum*. Большая часть из них (12) на востоке области, на болотах Вепсовской возвышенности. Травяно-кустарничковый ярус в этих сообществах разреженный, покрытие *T. cespitosum* варьирует от 3 до 5%, реже он встречается единично (+) или его покрытие достигает 15–30%. Совместно с *T. cespitosum* произрастают *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*. Черную корку на поверхности торфа в большинстве сообществ образует *Cladopodiella fluitans* и лишь в одном *Gymnocolea inflata*. На обнаженном торфе описаны разреженные растительные группировки с единичными дернинами *T. cespitosum*. Ярусная структура в них не выражена, имеются лишь пятна сфагновых мхов и лишайников.

На центральной возвышенности Карельского перешейка, в середине болота Чисть, описано два сообщества с *T. cespitosum* (проективное покрытие 5%), где моховой покров образует *Gymnocolea inflata*. В отличие от болот востока области, болото Чисть не пологовыпуклый олиготрофный массив с глубокой залежью, а переходный осоково-сфагновый с маломощной торфяной залежью. Сообщества с *T. cespitosum* располагаются в периодически заливаемых водой мочажинах-протоках островково-мочажинного участка в центральной вогнутой части массива, разделяющих островки-гряды, которые покрыты *Sphagnum papillosum*. Сомкнутого травяного яруса в них нет, его общее проективное покрытие не превышает 10%. Совместно с *T. cespitosum* произрастают единичные *Carex rostrata* и *C. paupercula*. Эти сообщества похожи на разреженные растительные группировки, встреченные на подобных местообитаниях ложбинных болот.

Высокие значения покрытия *T. cespitosum* имеет и на олиготрофных ковровых участках, где уровень болотных вод находится в 10–20 см ниже поверхности. Особенно на участках с уклоном к краю массива или озеру. Проективное покрытие вида здесь достигает 20–25%. На ковровых участках выполнено 19 описаний с *T. cespitosum*: 15 – на Карельском перешейке, 2 – к северу от р. Свирь и 2 на Вепсовской возвышенности. В десяти сообществах моховой ярус исключительно состоит или в нем доминирует *Sphagnum papillosum*. В четырех сообществах – *Sphagnum medium*, кроме того, этот вид участвует еще в четырех сообществах. Эти 8 описаний со *Sphagnum medium* сделаны в западной части Карельского перешейка. В 3-х описаниях в роли доминанта отмечен *Sphagnum balticum*, в одном – *S. rubellum* и в одном – *S. divinum*. Обычно вместе с *T. cespitosum* произрастает *Eriophorum vaginatum* (в 15 сообществах, а в 7 из них доминирует в травяном ярусе), чуть реже (в 12 сообществах, в одном доминирует) – *Rhynchospora alba*.

Наиболее часто (25 раз) *T. cespitosum* отмечен в описаниях, сделанных на грядах олиготрофных болот. Однако фитоценоотического оптимума на них вид не достигает. Ни в одном из этих сообществ *T. cespitosum* не доминирует, имея покрытие, не превышающее 5%. Большая часть таких сообществ (22) описана на болотах Карельского перешейка, где в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Calluna vulgaris*, в ряде сообществ – при содоминировании *Eriophorum vaginatum*. Пушица доминирует и в трех сообществах, описанных на Вепсовской возвышенности, где кустарничков мало и среди них преобладает *Andromeda polifolia*.

На болотных участках мезотрофного типа, как уже отмечалось выше, *T. cespitosum* в Ленинградской области встречается реже. Он присутствует в 2-х описаниях на грядах и коврах болот (Лазаревское, Гонтовое), названных М.С. Бочапа болотами юго-западного Приладожья (Boch, 1990). Причем в одном из описаний участвуют виды классического набора карельских апа болот: *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*, *Trientalis europaea*, *Carex dioica*, *C. lasiocarpa*. Моховой ярус образует *Sphagnum papillosum*. Еще 3 описания сделаны на востоке области, на Вепсовской возвышенности, на грядово-озерковом участке болота Туррученское, на низких по высоте над уровнем воды грядах между озерами. Проективное покрытие *T. cespitosum* в этих сообществах не пре-

вышает 1–3%, в травяном ярусе преобладают *Carex rostrata* и *Menyanthes trifoliata*. Специфической особенностью их является содоминирование *Sphagnum papillosum*, а в одном сообществе и доминирование *S. rubellum*, не свойственного мезотрофным болотам.

Trichophorum cespitosum встречается в юго-восточном Приладожье, на болотах, образовавшихся на территории, недавно освободившейся из-под вод Ладоги вблизи устья р. Свирь. Мощность торфа на них не превышает полметра или его нет вообще. *T. cespitosum* чаще произрастает в обводненных понижениях единичными экземплярами, с проективным покрытием максимум 1%, чаще <1 (+). По сути, это заливаемые водой протоки между низкими, рыхлыми кочками-подушками, где растительных сообществ нет, а представлены лишь разреженные группировки из удаленных друг от друга растений. *T. cespitosum* произрастает и на кочках-подушках поверх сомкнутого *Sphagnum papillosum*, образуя двувидовые микроценозы. В составе разреженных группировок *T. cespitosum* отмечен также восточнее, в периодически заливаемых понижениях с открытым торфом в болотах глубоких долин, к северу от р. Свирь.

В северной части Сестрорецкого болота *T. cespitosum* с проективным покрытием 1–8% произрастает на небольшом участке по краю заболачивающегося бывшего берегового вала, поверх ковра из *Sphagnum papillosum* вместе с *Molinia caerulea*, *Carex lasiocarpa*, *Calluna vulgaris*, *Betula nana*.

В Ломоносовском р-не *Trichophorum cespitosum* отмечен на склоновом болоте, нависающем над северным краем болотной системы Сюрьевское. Болото занято сосново-тростниково-осоково-кустарничково-сфагновыми сообществами. На двух “полянах” с разреженным древесным ярусом *T. cespitosum* встречен по их краю на небольших участках диаметром несколько метров, где скученно располагаются несколько его дернин. *T. cespitosum* соседствует с *Calluna vulgaris*, *Carex lasiocarpa*, обильной *Betula nana*, но без *Molinia caerulea*.

География сообществ с *Trichophorum cespitosum* в соседних регионах

Trichophorum cespitosum произрастает на болотах, расположенных к западу и северу от границ области, чем западнее и севернее, тем чаще.

T. cespitosum характерен для приатлантических и прибалтийских болот. Н. Osvald (1923) приводит несколько ассоциаций с его доминированием: **Trichophorum cespitosum—Sphagnum papillosum**, **Trichophorum cespitosum—S. cuspidatum**, **Trichophorum cespitosum—S. tenellum** из западной Швеции. Наибольшее число описаний отнесено к первой из них. Кроме того, *T. cespitosum* постоянно присутствует, содоминируя *Eriophorum vaginatum*, в сообществах ассоциации **Eriophorum vaginatum—Sphagnum magellanicum**, где постоянством отличаются *Sphagnum balticum*, *S. tenellum*, но не *S. rubellum* и *Calluna vulgaris*. Вид отмечен и в большинстве описаний асс. **Calluna vulgaris—Sphagnum magellanicum**.

Н. Sjörs (Sjörs, 1948, tab. F; H; G) приводит описания сообществ **Scirpus caespitosus—Carex pauciflora—Sphagnum tenellum-papillosum** ассоциации из Швеции, в которых постоянно встречается, помимо *T. cespitosum*, *Eriophorum vaginatum*. Во многих описаниях ассоциации в моховом ярусе, кроме присутствующих в ее названии, доминируют *Sphagnum magellanicum (medium?)*¹, *S. lindbergii*, *S. majus*, *S. balticum*. Редко в этой же роли отмечен *S. cuspidatum*.

В южной Финляндии (Eurola, 1962) сообществ с *T. cespitosum* описано сравнительно немного. Чаще всего, в 7 описаниях из 18, в том числе как доминант травяного яруса, *T. cespitosum* отмечен на участках с моховым ярусом из *Sphagnum papillosum*, как монодоминант, так и как содоминант *Eriophorum vaginatum* или *Rhynchospora alba*. Он здесь встречен чаще, чем *Rhynchospora alba*, но реже, чем *Eriophorum vaginatum* (Eurola, 1962: 94). В сообществах с доминированием *Sphagnum cuspidatum* *T. cespitosum* присутствует в 11 описаниях из 39 (в 5, как доминант травяного яруса). Обращает внимание малое (5) число описаний с моховым ярусом из *Sphagnum tenellum*, причем *T. cespitosum* ни в одном из них не участвует (Eurola, 1962: 102–103). Не приводятся данных о наличии *T. cespitosum* и в описаниях сообществ с моховым ярусом из *Sphagnum balticum*, *S. rubellum*, *S. majus* (Eurola, 1962: 106–108).

Встречаются сообщества с *T. cespitosum* и на болотах южного побережья Балтийского моря. В описаниях асс. **Eriophoro-Trichophoretum cespito-**

tosii с болот Калининградской области (Napreenko, 2002) постоянством отличаются *Calluna vulgaris*, *Sphagnum magellanicum (medium?)*, *S. rubellum*, *Eriophorum vaginatum*. Названные виды мхов образуют моховой ярус. В половине описаний отмечен *Sphagnum tenellum*. Редко встречаются *Rhynchospora alba*, *Sphagnum cuspidatum*, *S. balticum*. Сообщества располагаются на центральном плато плоско-выпуклых болот балтийской прибрежной провинции (Napreenko, 2002: 120). Сообщества асс. **Rhynchosporo albae—Trichophoretum cespitosae** имеют те же признаки, за исключением постоянно встречающихся *Rhynchospora alba* и *Sphagnum papillosum*, последний доминирует в моховом ярусе. Располагаются они на низких кочках (подушках) в мочажинах, занимая небольшую площадь (Napreenko, 2002: 124).

Ю. Балявичене описана асс. **Rhynchosporo albae-Baeothryetum cespitosae**, включающая сообщества с центральных плато южноприбалтийских болот из западной Литвы (Balavichene, 1991: 101), по видовому составу практически аналогичная одноименной ассоциации у М.Г. Напреенко. На болотах этого типа в Латвии вид и соответственно сообщества, его включающие, отсутствуют. Отмечен лишь на минеротрофном участке с моховым ярусом из *Sphagnum papillosum* (Tabaks, 1955: 247). В Эстонии сообщества с *T. cespitosum* широкого распространения не имеют, встречаясь на болотах западной эстонской геоботанической провинции (Masing, 1958; 1982), преимущественно в мочажинах с открытой поверхностью торфа. В восточной эстонской геоботанической провинции пухонос встречается редко и лишь в северной ее части (Masing et al., 1997).

Trichophorum cespitosum произрастает и на болотах севера Европейской России, от Мурманской области, где часто встречается на грядах аапа болот лапландского и карельского типа, и до приморской части Архангельской обл., где обычен для прибеломорских болот. На аапа болотах *T. cespitosum* произрастает на юг вплоть до границ распространения болот этого типа. О сообществах с *T. cespitosum* на аапа болотах карельского типа известно с 1930-х гг. (Blagovescenski, 1936; Sokolova, 1936; Galkina, 1936).

Нами сообщества с участием *T. cespitosum* описывались в разных частях Архангельской области. На прибеломорских болотах *T. cespitosum* произрастает на всех формах микрорельефа: грядах,

¹Предположительная видовая принадлежность после разделения *Sphagnum magellanicum*.

коврах, мочажинах. Не менее часто и в тех же местообитаниях произрастает на болотах северных склонов Ветреного Пояса. На болотах центральной части этого кряжа *T. cespitosum* предпочитает ковры, мочажины и топи. На болотах южных склонов кряжа он встречается реже и тоже в отрицательных формах микрорельефа.

На грядках *T. cespitosum* встречается и на болотах Беломорско-Кулойского плато. Далее к югу на грядках *T. cespitosum* становится редким. Проективное покрытие *T. cespitosum* на грядках прибалтийских болот обычно меньше 5%, но в каждом четвертом описании — 10–15%. На прибалтийских болотах подобные сообщества описаны О.Л. Кузнецовым в составе асс. *Calluna vulgaris*—*Cladina* spp. (Kuznetsov, 2006: 208).

На коверных участках и в мочажинах олиготрофных болот *T. cespitosum* произрастает в разных районах Архангельской области, но не повсеместно. Сообщества с его участием описывались нами в юго-западной части Архангельской области, на болотной системе Лекшмох, как на олиготрофных, так и мезотрофных участках. На олиготрофных участках они были встречены в мочажинах и на коврах, на мезотрофных — на грядках участков аапа болот. Изредка на участках олиготрофных болот *T. cespitosum* отмечался в северо-западной части Вологодской области. Вероятно, по болотам Андомской возвышенности ареал его мочажинных сообществ доходит до востока Ленинградской области. Мочажинные сообщества с *T. cespitosum* распространены и в Карелии (Kuznetsov, 2006), доходя до северо-восточной границы Ленинградской обл.

Синтаксономия сообществ с *Trichophorum cespitosum* Ленинградской области

В 1987 г. проведена классификация 17 описаний, выполненных на тот момент на болотах Ленинградской обл., Эстонии и Литвы, в которых был отмечен *Trichophorum cespitosum* (Boch, Smagin, 1987). Описания с олиготрофных болот (11) были отнесены к асс. *Rhynchosporoetum*—*Baeothryetum cespitosae*, позже принятой Ю. Балавичене (Balavichene, 1991) и М.Г. Напреенко (Napreenko, 2002). В пределах ассоциации выделялись 3 субассоциации: *typicum*, *lichenetosum*, *sphagnum tenellum*. Последняя субассоциация включала 3 описания с болот западной Эстонии. При этом отмечалось, что “в Ленинград-

ской области встречаемость такой субассоциации вряд ли возможна, так как и *T. cespitosum* и *Sphagnum tenellum* здесь очень редки” (Boch, Smagin, 1987: 107). С тех пор число описаний на территории Ленинградской обл., где отмечен *T. cespitosum*, возросло до 52. В 1999 г. опубликованы результаты классификации сообществ с *T. cespitosum*, описанных в сфагновых мочажинах олиготрофных и мезоолиготрофных болот на территории Мурманской и Холмогорского р-на Архангельской области (Smagin, 1999). Они были отнесены к асс. *Sphagno-Baeothryetum cespitosae*.

К настоящему времени пересмотрен взгляд на синтаксономию сообществ с *T. cespitosum*. Прежде всего, произошел отказ отнесения к “пухоносным” ассоциациям всех сообществ, включающих этот вид. Сообщества с *T. cespitosum* включены в состав разных ассоциаций.

Классификация сообществ выполнена нами методом эколого-фитоценотической школы. Проведено сравнение ее результатов с синтаксономией эколого-флористической школы. Применительно к болотной растительности, с нашей точки зрения, эти классификации отличаются разве что объемом ассоциаций и системой надассоциационных единиц (табл. 1).

Ассоциация *Calluna vulgaris*—*Sphagnum fuscum* (*Ledo*—*Sphagnetum fusci callunetosum vulgaris*). Включает 16 описаний с проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса 45–80%. Сообщества располагаются на грядках грядково-озерковых болот в западной, преимущественно, северо-западной части Карельского перешейка. В других частях области не обнаружены.

В травяно-кустарничковом ярусе, где отмечены все виды болотных кустарничков за исключением *Chamaedaphne calyculata*, доминируют *Calluna vulgaris* и *Eriophorum vaginatum*. *Trichophorum cespitosum* встречается в них с проективным покрытием 1–5% или единично (+). Моховой ярус образует *Sphagnum fuscum* при участии *S. angustifolium*, *S. divinum*, *S. rubellum*. Ярус низкорослой болотной сосны проективным покрытием 10–15%, редко до 40% отмечен в большинстве (12) описаний (табл. 2).

Сообщества данной ассоциации распространены на болотах разных частей балтийского побережья (Osvald, 1923; Bogdanovskaya-Guineph, 1928; Sjörs, 1948; Tabaks, 1955; Masing, 1958, 1982;

Таблица 1. Синтаксономия сообществ с *Trichophorum cespitosum* в эколого-фитоценотической и эколого-флористической классификациях**Table 1.** Syntaxonomy of communities with *Trichophorum cespitosum* in ecological-phytocenotic and ecological-floristic classifications

Синтаксоны эколого-фитоценотической школы Syntaxa of the ecological-phytocenotic school	Синтаксоны эколого-флористической школы Syntaxa of the ecological-floristic school
Группа типов болотной растительности. Group of mire vegetation types. Тип (Type) Hygrospagnion	Класс (Class) Охыкоcco—Sphagnetea. Союз (Alliance) Sphagnion magellanicum
Ассоциация (Association) <i>Calluna vulgaris</i> — <i>Sphagnum fuscum</i>	Ассоциация (Association) Ledo— <i>Sphagnetum fusci</i> субассоциация (subassociation) <i>callunetosum vulgaris</i>
Акк. (Ass.) <i>Chamaedaphne calyculata</i> — <i>Sphagnum fuscum</i>	Акк. (Ass.) Ledo— <i>Sphagnetum fusci</i> субасс. (subass.) <i>chamaedaphnetosum calyculatae</i>
Акк. (Ass.) <i>Andromeda polifolia</i> — <i>Sphagnum rubellum</i>	Акк. (Ass.) Empetro— <i>Sphagnetum rubellii</i>
Акк. (Ass.) <i>Calluna vulgaris</i> — <i>Sphagnum rubellum</i>	Акк. (Ass.) <i>Sphagnetum magellanicum</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum nemorei</i>
Акк. (Ass.) <i>Eriophorum vaginatum</i> — <i>Sphagnum medium</i>	Акк. (Ass.) <i>Sphagnetum magellanicum</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum medium</i>	
	Класс (Class) Scheuchzerio-Cariceteum fuscae Союз (Alliance) Scheuchzerion palustris
Акк. (Ass.) <i>Rhynchospora alba</i> — <i>Sphagnum tenellum</i>	Акк. (Ass.) Sphagno tenelli— <i>Rhynchosporium albae</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum tenellum</i>	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum tenellii</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum cuspidatum</i>	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum cuspidati</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum papillosum</i>	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum papillosum</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum balticum</i>	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum baltici</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum compactum</i>	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum compacti</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Sphagnum majus</i>	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>sphagnetosum majalis</i>
Акк. (Ass.) <i>Trichophorum cespitosum</i> — <i>Cladopodiella fluitans</i> (Hepaticae)	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>cladipodiellaetosum fluitantis</i> var. <i>typicum</i>
	Акк. (Ass.) Eriophoro— <i>Trichophoretum cespitosi</i> субасс. (subass.) <i>cladipodiellaetosum fluitantis</i> var. <i>Gymnocolea inflata</i>

Напреенко, 2002). Однако *T. cespitosum* в них обычно отсутствует, как и сосна. В большинстве случаев *T. cespitosum* отмечен в одном из десяти приводимых Освальдом описаний (Oswald, 1923: 127), что дает основание считать описанные нами сообщества редкими. Редкие они даже без *T. cespitosum*, так как их ареал в области, да и в южной половине Европейской России, ограничен северо-западной частью Карельского перешейка и островами Финского залива. Интересно

отметить, что для южной Финляндии описаний сообществ с моховым ярусом из *Sphagnum fuscum*, включающих *T. cespitosum*, не приводится (Euroala, 1962). Не отмечены такие сообщества и нами к северу от границ области вплоть до прибалтийских болот, где они иного видового состава и относятся к другой ассоциации. О.Л. Кузнецов включает их в ассоциацию ***Calluna vulgaris*—*Sphagnum fuscum*—*Cladina* spp.** вариант ***Calluna vulgaris*—*Cladina*** (Kuznetsov, 2006).

Ассоциация **Chamaedaphne calyculata—Sphagnum fuscum** (Ledo—Sphagnetum fusci chamaedaphnetosum calyculatae). Всего одно сообщество, включающее *Trichophorum cespitosum*, описано на Вепсовской возвышенности, на Линз-болоте. От предыдущей ассоциации отличается отсутствием *Calluna vulgaris* и присутствием *Chamaedaphne calyculata* (см. табл. 2).

Ассоциация **Calluna vulgaris—Sphagnum rubellum** (Sphagnetum magellanicum sphagnetosum nemorei). Включает 6 описаний с гряд болот северо-западной (5) и центральной частей Карельского перешейка (1). *Calluna vulgaris*, с проективным покрытием 20–50%, — монодоминант кустарничкового яруса. Проективное покрытие *T. cespitosum* менее 5%. Сосны в этих сообще-

Таблица 2. Синтаксоны сообществ с *Trichophorum cespitosum*, с гряд и плато олиготрофных болот
Table 2. Syntaxa of communities with *Trichophorum cespitosum*, from ridges and plateaus of oligotrophic bogs

Ассоциации / Associations	1	2	3	4	5	6	7	8
Число описаний/Number of relevés	16	1	6	3	6	9	14	21
Виды/Species								
<i>Trichophorum cespitosum</i>	V ¹	1 ¹	V ¹	3 ⁺	V ²	V ¹⁻³	V ¹⁻³	V
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V ²	1 ²	V ¹	3 ²	V ²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V
Постоянные виды / Constant species								
<i>Andromeda polifolia</i>	V ¹	1 ²	IV ⁺	3 ²	V ¹	IV ¹⁻²	V ⁺⁻³	V
<i>Oxycoccus palustris</i>	V ¹	1 ¹	III ⁺	3 ¹	V ¹	III	III ⁺⁻²	I
<i>Drosera rotundifolia</i>	V ⁺	—	IV ⁺	2 ⁺	V ⁺	II	I	I
<i>Rhynchospora alba</i>	III ¹	—	III ⁺	3 ¹	III ¹	V ⁺⁻⁴	II	V
D ass. 1-2								
<i>Sphagnum fuscum</i>	V ⁵	1 ⁵	IV3	2 ³	—	I	I	—
<i>S. angustifolium</i>	V ³	1 ³	II ²	1 ¹	II ²	II	—	IV
<i>S. divinum</i>	IV ²	—	III1	—	I ²	—	—	—
<i>S. magellanicum</i> *	IV ²	1 ²	I ⁺	1 ⁺	I ²	V ¹⁻⁴	V ²⁻³	IV
<i>Calluna vulgaris</i>	V ⁴	—	V ⁴	1 ⁺	I ⁺	IV ²⁻⁴	V ³⁻⁴	IV
<i>Pinus sylvestris</i>	V ²	1 ²	V ¹	—	I ⁺	—	—	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	V ¹	1 ¹	IV ¹	1 ¹	—	—	I	—
<i>Ledum palustre</i>	IV ⁺	—	II ⁺	—	—	—	—	—
D ass. 2								
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	—	1 ¹	—	—	—	—	—	—
D ass. 3-4								
<i>Sphagnum rubellum</i>	IV ²	—	V ⁴	3 ⁵	—	III ¹⁻²	V ¹⁻³	IV
<i>Betula nana</i>	II ¹	1 ¹	V ⁺	—	—	—	—	—
<i>Polytrichum strictum</i>	II ⁺	—	V ²	—	—	—	—	I
D ass. 4								
<i>Empetrum nigrum</i>	V ¹	1 ²	II ⁺	3 ¹	—	—	—	+
<i>Scheuchzeria palustris</i>	I ⁺	1 ¹	—	3 ¹	II ⁺	—	—	—
<i>Sphagnum balticum</i>	—	—	—	2 ²	—	I	+	I
D ass. 5								
<i>Sphagnum medium</i>	++	—	—	1 ¹	IV ⁵	—	—	—
<i>S. tenellum</i>	—	—	II ²	—	III ²	II	III ¹⁻³	II
Прочие виды / Other species.								
<i>Vaccinium uliginosum</i>	III ⁺	1 ²	—	1 ⁺	—	—	—	+
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	II ⁺	—	I ⁺	—	—	I	—	—
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	—	—	II ²	—	I ¹	II	I	—
<i>Carex limosa</i>	++	—	—	—	III ⁺	—	—	—

Таблица 2 (окончание)

Table 2 (end)

Ассоциации / Associations	1	2	3	4	5	6	7	8
Число описаний/Number of relevés	16	1	6	3	6	9	14	21
Виды/Species								
<i>C. pauciflora</i>	III ⁺	I ¹	—	—	II ¹	—	—	—
<i>Sphagnum papillosum</i>	++	—	—	—		IV ¹⁻²	—	I
<i>Betula pubescens</i>	I ⁺	—	II ⁺	—	—	—	—	—
<i>Mylia anomala</i>	—	—	—	—	—	I	III ¹⁻²	III
<i>Cladonia rangiferina</i>	—	—	—	—	—	II	II	—
<i>C. stellaris</i>	—	—	—	—	—	II	—	—
<i>Drosera anglica</i>	—	—	—	—	—	I	+	I
<i>Sphagnum majus</i>	—	—	—	—	—	I	—	—

Примечание. Ассоциации (синтаксоны): 1 — *Calluna vulgaris*—*Sphagnum fuscum* (Ledo—*Sphagnetum fuscum* callunetosum vulgaris); 2 — *Chamaedaphne calyculata*—*Sphagnum fuscum* (Ledo—*Sphagnetum fuscum* chamaedaphnetosum calyculatae); 3 — *Calluna vulgaris*—*Sphagnum rubellum* (*Sphagnetum magellanicum* sphagnetosum nemorei); 4 — *Andromeda polifolia*—*Sphagnum rubellum* (*Empetro*—*Sphagnetum rubellum*); 5 — *Eriophorum vaginatum*—*Sphagnum medium* (*Sphagnetum magellanicum*); 6 — *Rhynchosporo*—*Baeothryetum cespitosi* (Napreenko, 2002); 7 — *Eriophoro*—*Trichophoretum cespitosae* (Napreenko, 2002); 8 — *Rhynchosporo*—*Baeothryetum cespitosae* (Balavichene, 1991).

Курсивом выделены синтаксоны из соседних регионов.

В табл. 2 и 3 римскими цифрами даны классы постоянства видов: *r* — <5%, + — 5–10%, I — > 10–20%, II — > 20–40%, III — > 40–60%, IV — > 60–80%, V — > 80%. Если число описаний меньше 5, арабскими цифрами указано число описаний, где вид отмечен. Арабскими цифрами в верхнем индексе справа даны баллы среднего проективного покрытия: + — <1%, 1 — > 1–5%, 2 — > 5–15%, 3 — > 15–25%, 4 — > 25–50%, 5 — > 50%, или (курсивом) диапазон его варьирования. Полужирным шрифтом выделены доминанты сообществ ассоциации.

D — диагностические виды; * — вид из описаний, выполненных ранее 2018 г.

Note. Associations (syntaxa): 1 — *Calluna vulgaris*—*Sphagnum fuscum* (Ledo—*Sphagnetum fuscum* callunetosum vulgaris); 2 — *Chamaedaphne calyculata*—*Sphagnum fuscum* (Ledo—*Sphagnetum fuscum* chamaedaphnetosum calyculatae); 3 — *Calluna vulgaris*—*Sphagnum rubellum* (*Sphagnetum magellanicum* sphagnetosum nemorei); 4 — *Andromeda polifolia*—*Sphagnum rubellum* (*Empetro*—*Sphagnetum rubellum*); 5 — *Eriophorum vaginatum*—*Sphagnum medium* (*Sphagnetum magellanicum*); 6 — *Rhynchosporo*—*Baeothryetum cespitosi* (Napreenko, 2002); 7 — *Eriophoro*—*Trichophoretum cespitosae* (Napreenko, 2002); 8 — *Rhynchosporo*—*Baeothryetum cespitosae* (Balavichene, 1991).

The syntaxa from neighboring regions are *italicized*.

In Tabl. 2 and 3, the Roman numerals indicate classes of the species constancy: *r* — < 5%, + — 5–10%, I — > 10–20%, II — > 20–40%, III — > 40–60%, IV — > 60–80%, V — > 80%. If the number of relevés is less than five, the number of relevés where the species is found is indicated by Arabic numerals. Superscript Arabic numerals on the right indicate the average projective cover scores: + — <1%, 1 — > 1–5%, 2 — > 5–15%, 3 — > 15–25%, 4 — > 25–50%, 5 — > 50%, or the range of its variation (in *italics*). Dominant communities of the associations are highlighted in **bold**.

D — diagnostic species; * — the species from the relevés made before 2018.

ствах почти нет. В моховом ярусе заметно участие *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, а также мочажинных *S. cuspidatum* и *S. tenellum* (см. табл. 2).

В западной Швеции описано много сообществ асс. ***Calluna vulgaris*—*Sphagnum magellanicum*** (Osvald, 1923: 120–121), где *Sphagnum rubellum*, как содоминант мохового яруса, отмечен во всех описаниях. Как и почти во всех из них есть *T. cespitosum*.

Сообщество ассоциации на центральных плато плосковыпуклых болот Латвии “является наиболее важной” (Tabaks, 1955: 237), но без участия *T. cespitosum*.

На о-ве Сааремаа, на подсушенном болоте, *T. cespitosum* произрастает на кочках поверх

мохового яруса из *Sphagnum fuscum* и *S. rubellum* (Masing, 1964). М.С. Боч в 1979 г. (неопубликованные данные) в западной Эстонии на центральном плато болота Куресуо сделала похожее описание, где вместо *Sphagnum rubellum* доминирует *S. capillifolium* и заметно участие лишайников.

Ассоциация ***Andromeda polifolia*—*Sphagnum rubellum***. Включает 3 описания на низких грядах и контактной части гряды с мочажинной с упомянутого Линз-болота и болота Черкасовское на северо-западе Карельского перешейка.

В отличие от сообществ, относящихся к предыдущей ассоциации, здесь почти нет высоких кустарничков, а преобладают низкие кустарнички *Andromeda polifolia* и *Empetrum nigrum*. Проек-

тивное покрытие травяно-кустарничкового яруса 15–35% (см. табл. 2). Сообщества ассоциации встречаются широко, но *T. cespitosum* в их составе более нигде не отмечен, только здесь. Во флористической классификации эти сообщества относятся к ассоциации — **Empetro-Sphagnetum rubellii** (Smagin, Napreenko, 2003).

Ассоциация **Eriophorum vaginatum—Sphagnum medium** включает 3 описания с болот северо-запада Карельского перешейка, одно описание предположительно с доминированием *Sphagnum medium* (выполнено в 2017 г) сделано в центре перешейка и еще одно с доминированием *S. divinum* — на северо-западе перешейка. Шестое сообщество формально по признаку доми-

нирования следует отнести к асс. **Trichophorum cespitosum—Sphagnum medium**. Все они имеют почти одинаковый видовой состав, встречаются на ковровых участках и отличаются от ниже рассматриваемых сообществ доминантами мохового или травяно-кустарничкового яруса. В сравнении с сообществами гряд, в их составе нет большинства видов болотных кустарничков и со-сны (см. табл. 2). С сообществами мочажин они имеют больше сходств, чем различий, отлича-ясь видом-доминантом мохового яруса (табл. 3). В трех из шести сообществ в моховом ярусе с проективным покрытием 15–25% представлен *Sphagnum tenellum*. Сообщество с доминированием *T. cespitosum* и *Sphagnum magellanicum* отмече-

Таблица 3. Синтаксоны сообществ с *Trichophorum cespitosum* с мочажин и ковров олиготрофных болот
Table 3. Syntaxa of communities with *Trichophorum cespitosum*, from hollows and carpets of oligotrophic bogs

Ассоциация (субассоциация) Associations (subassociation)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Число описаний Number of relevés	6	10	3	3	6	10	1	2	11	3	5	12	30	9	3
Виды Species															
<i>D ass. Eriophoro— Trichophoretum cespitosae</i>															
<i>Trichophorum cespitosum</i>	V ²	V ³	3 ¹	3 ³	V ²	V ²	I ¹	2 ³	V ²	3 ¹	V ³	V ³	V ³	V ³	V ³
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V ²	V ¹		2 ¹	V ¹	III ¹	I ¹		V ²	1 ⁺	—	IV ¹	V ¹	IV ¹	V ¹
<i>Rhynchospora alba</i>	III ¹	IV ¹	3 ³	2 ²	IV ¹	III ¹	—	2 ²	IV ¹	1 ⁺	—	II	II	r	—
Постоянные виды / Constant species															
<i>Andromeda polifolia</i>	V ¹	V ²	3 ¹	3 ¹	V ¹	V ¹	1 ¹	2 ¹	V ²	2 ¹	V ¹	V ¹	III ¹	IV ¹	IV ¹
<i>Oxycoccus palustris</i>	V ¹	IV ¹	3 ⁺	2 ⁺	V ¹	V ⁺	1 ¹	2 ⁺	V ⁺	2 ⁺	V ¹	III	III	IV	IV ¹
<i>Drosera rotundifolia</i>	V ⁺	IV ⁺	2 ⁺	—	III ⁺	IV ¹	1 ⁺	2 ⁺	IV ⁺	3 ⁺	—	II	II	I	IV ¹
D ass. 1															
<i>Sphagnum medium</i>	IV ⁵	—	—	—	I ¹	III ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. magellanicum*</i>	I ²	+ ⁺	—	2 ¹	II ²	II ¹	—	—	—	—	—	III	III	III	—
D ass. 2-3															
<i>Sphagnum tenellum</i>	III ²	V ⁵	3 ⁴	—	—	I ⁺	—	—	II ²	—	V ⁵	—	—	—	r
D ass. 2															
<i>Calluna vulgaris</i>	I ⁺	V ²	2 ⁺	1 ⁺	II ⁺	I ⁺	—	—	—	—	—	—	—	—	—
D ass. 4															
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	I ¹	+ ¹	—	3 ⁵	—	—	—	2 ¹	—	—	—	—	—	—	—
D ass. 5															
<i>Sphagnum balticum</i>	—	+ ¹	1 ²	1 ²	V ⁵	II ¹	—	1 ²	II ¹	—	—	V ⁵	II	II	II
D ass. 6															
<i>Sphagnum papillosum</i>	—	+ ⁺	—	—	II ²	V ⁵	1 ²	—	III ²	1 ⁺	I	II	V ⁴⁻⁵	III	IV ²
D ass. 7															
<i>Sphagnum majus</i>	—	—	1 ²	—	—	—	I ⁵	—	I ²	—	—	II	III	V ⁵	—
D ass. 8															
<i>Sphagnum compactum</i>	—	—	—	—	—	—	—	2 ⁵	—	—	III	r	r	II	V ⁵

Таблица 3 (окончание)

Table 3 (end)

Ассоциация (субассоциация) Associations (subassociation)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Число описаний Number of relevés	6	10	3	3	6	10	1	2	11	3	5	12	30	9	3
Виды Species															
D ass. 9 var 1 <i>Cladopodiella fluitans</i>	–	III ¹	I ²	I ⁺	II ²	I ¹	–	I ³	V ⁵	–	II	r	r	r	II
D ass. 9 var 2 <i>Gymnocolea inflata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3 ⁵	–	–	–	–	–
Виды, встречающиеся в восточной и северной части региона / Species occurring in the eastern and northern part of the region															
<i>Scheuchzeria palustris</i>	II ⁺	–	I ⁺	I ⁺	IV ¹	II ¹	I ²	2 ¹	IV ¹	I ⁺	V ¹	III ¹	IV ¹	III ¹	II
<i>Drosera anglica</i>	–	–	I ⁺	–	–	II ⁺	–	2 ¹	IV ¹	2 ⁺	II	II	II	III	–
<i>Carex limosa</i>	III ⁺	–	I ¹	–	I ⁺	II ⁺	I ¹	–	IV ¹	2 ⁺	II	II	IV ¹	II	–
<i>C. pauciflora</i>	II ¹	–	–	I ⁺	II ⁺	–	I ¹	–	–	I ⁺	I	IV	III	III ¹	V ¹
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	–	–	I ⁺	–	III ⁺	–	–	–	–	–	–	III	I	r	–
<i>Betula nana</i>	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–	–	–	II	II	III ¹	II
Прочие виды / Other species															
<i>Sphagnum rubellum</i>	–	IV ²	–	I ⁺	IV ²	III ¹	–	–	II ¹	–	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium uliginosum</i>	–	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	I ⁺	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pinus sylvestris</i>	I ⁺	II ⁺	–	–	–	–	–	–	II ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Rubus chamaemorus</i>	–	I ⁺	–	–	I ⁺	–	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–
<i>Empetrum nigrum</i>	–	+	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ledum palustre</i>	–	+	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sphagnum angustifolium</i>	II ²	–	–	–	–	–	–	–	–	I ⁺	–	–	–	–	–

Примечание. Ассоциации (синтаксоны): 1 – *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum medium* (*Sphagnetum magellanicum*); 2 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum tenellum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* субасс. *sphagnetosum tenelli*); 3 – *Rhynchospora alba*–*Sphagnum tenellum*; 4 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum cuspidatum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum cuspidati*); 5 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum balticum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum baltici*); 6 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum papillosum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum papillosum*); 7 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum majus* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum majalis*); 8 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum compactum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum compacti*); 9 – *Trichophorum cespitosum*–*Cladopodiella fluitans* (*Hepaticae*) (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *cladiopodiellaetosum fluitantis* var. *typicum*); 10 – var. *Gymnocolea inflata*. Синтаксоны 11 – 15 – субассоциации ассоциации *Baeothryon cespitosum*–*Sphagnum balticum* (Kuznetsov, 2006): 11 – *Sphagnum tenellum*; 12 – *S. balticum*; 13 – *S. papillosum*; 14 – *S. majus*; 15 – *S. compactum*.

Курсивом выделены синтаксоны по описаниям О.Л. Кузнецова из Карелии. Остальные обозначения – см. табл. 2.

Note. Associations (syntaxa): 1 – *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum medium* (*Sphagnetum magellanicum*); 2 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum tenellum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* субасс. *sphagnetosum tenelli*); 3 – *Rhynchospora alba*–*Sphagnum tenellum*; 4 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum cuspidatum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum cuspidati*); 5 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum balticum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum baltici*); 6 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum papillosum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum papillosum*); 7 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum majus* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum majalis*); 8 – *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum compactum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *spagnetosum compacti*); 9 – *Trichophorum cespitosum*–*Cladopodiella fluitans* (*Hepaticae*) (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi* *cladiopodiellaetosum fluitantis* var. *typicum*); 10 – var. *Gymnocolea inflata*. Syntaxa 11–15 – subassociations of association *Baeothryon cespitosum*–*Sphagnum balticum* (Kuznetsov, 2006): 11 – *Sphagnum tenellum*; 12 – *S. balticum*; 13 – *S. papillosum*; 14 – *S. majus*; 15 – *S. compactum*.

The syntaxa from Karelia (Kuznetsov, 2006) are italicized. For the other symbols see Table 2.

но В.В. Мазингом (Masing, 1982: 86). В западной Эстонии, в мочажине болота Куресуо, М.С. Боч описано такое же сообщество. От описаний с Карельского перешейка его отличает лишь заметное участие *Calluna vulgaris*.

Ассоциация ***Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum magellanicum*** широко представлена на болотах балтийского региона, как по южному, так и северному побережью. В западной Швеции, почти во всех описаниях ее сообществ отмечены

T. cespitosum и *Sphagnum tenellum* (Osvold, 1923: 226–227). Сообщества этой ассоциации из формации **Sphagneta magellanici** – наиболее распространенные в Латвии, но *T. cespitosum* в них не обнаружен (Tabaks, 1955: 238).

Во флористической классификации такие сообщества включены в асс. **Sphagnetum magellanici** (Kastner et. Flossner, 1933). Ассоциация описана М.Г. Напреенко на участках центрального плато плосковыпуклых массивов побережья Балтийского моря. Наши описания отличаются от них отсутствием *Calluna vulgaris* и *Sphagnum rubellum*.

Ассоциация **Rhynchospora alba–Sphagnum tenellum**. К этой ассоциации отнесено 3 сообщества, в которых с небольшим покрытием встречается *T. cespitosum* при доминировании в травяном ярусе с проективным покрытием до 30% *Rhynchospora alba* (см. табл. 3). Описаны они на трех разных болотах на западе и в центре Карельского перешейка. В 1979 г. сообщество этой ассоциации, включающее *T. cespitosum*, описала М.С. Боч на болоте Куресуо в западной Эстонии. От сделанных нами оно отличается разве что большим участием печеночных мхов. Сообщества ассоциации распространены в мочажинах болот приморской низменности Латвии (Tabaks, 1955: 241). Во флористической синтаксономии они относятся к асс. **Sphagno tenelli–Rhynchosporietum albae** Osvold 1923 em Dierssen 1982.

В Европе сообщества мочажин и ковров с заметной ролью *T. cespitosum* в травяном ярусе относят к асс. **Eriophoro–Trichophoretum cespitosi** (Zlatn. 1928) Rubel 1933. Рассматриваемые нами ниже ассоциации во флористической синтаксономии понимаются в ранге субассоциаций этой ассоциации.

Ассоциация **Trichophorum cespitosum–Sphagnum tenellum** (**Eriophoro–Trichophoretum cespitosi** субасс. **sphagnetosum tenellii**). К ассоциации отнесено 10 описаний, сделанных на Карельском перешейке, причем 6 из них на болоте Дуплянское, находящемся в его северо-западной части. По одному разу ассоциация описана на болотах Озерное, Большое Знаменское, Островское и Харвази. Отличительным признаком от сообществ остальных “мочажинных” ассоциаций служит постоянство *Calluna vulgaris*, в 4-х сообществах содоминирующего *T. cespitosum*. Высоким постоянством в составе сообществ ассоциации (класс постоянного IV) отличаются *Rhynchospora alba* и *Sphagnum*

rubellum, в то время как ни разу в них не отмечена *Scheuchzeria palustris*. В описаниях из Карелии (Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11) постоянно встречается *S. palustris*, и отсутствуют – *Rhynchospora alba* и *Sphagnum rubellum* (см. табл. 3).

В западной Швеции выделена ассоциация **Calluna vulgaris–Sphagnum tenellum** (Osvold, 1923: 132–133) в сообществах которой постоянно встречается *T. cespitosum*. От описанных нами отличается постоянным присутствием океанического *Erica tetralix* и большого числа видов лишайников, а также видов минеротрофных болот: *Eriophorum angustifolium*, *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*. Особенно часто встречается *Eriophorum angustifolium*. Видовой состав ассоциации **Scirpus austriacus–Sphagnum tenellum** (Osvold, 1923: 241) не приводится. В описаниях Н. Osvold, как и в наших, нет *Scheuchzeria palustris*. Редко этот вид отмечен в описаниях сообществ ассоциации **Scirpus caespitosus–Carex pauciflora–Sphagnum tenellum–papillosum** (Sjörs, 1948, tabl. F; Н). Сведений о таких сообществах из Финляндии нет. Они встречаются в Калининградской обл. (Napreenko, 2002: 188). В Латвии поверх мохового покрова из *Sphagnum tenellum* травяной ярус образует *Rhynchospora alba*, а сообщества ассоциаций “**Calluna vulgaris–Sphagnum tenellum**, **Trichophorum cespitosum–Sphagnum tenellum** отсутствуют совершенно” (Tabaks, 1955: 241). Как упоминалось выше, М.С. Боч описывались они в западной Эстонии, но в моховом покрове их было больше печеночников.

Ассоциация **Trichophorum cespitosum–Sphagnum cuspidatum** (**Eriophoro–Trichophoretum cespitosi sphagnetosum cuspidati**), представлена 3 описаниями, сделанными на болоте Островское в центре Карельского перешейка. Во всех трех сообществах *T. cespitosum* с проективным покрытием 15–25% доминирует в травяном ярусе. В двух описаниях есть *Rhynchospora alba*, в одном из сообществ содоминирующая *T. cespitosum*. В одном сообществе отмечена *Scheuchzeria palustris*, почти не имеющая покрытия (см. табл. 3). Информации о сообществах этой ассоциации в Карелии нет (Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11). Освальд приводит лишь одно описание ассоциации **Scirpus austriacus–Sphagnum cuspidatum** (Osvold, 1923: 238), где в моховом ярусе содоминирует *Sphagnum tenellum*. Сообщества ассоциации (субассоциации) в Ленинградской области находятся на вос-

точном краю ареала. Подобные сообщества описывались, хотя и редко, в южной Финляндии в составе *Sphagnum cuspidatum*-Weissmoore (Eurola, 1962: 102–103). То же можно сказать и про болота Эстонии, где такие сообщества встречаются на расположенных в ее западной части болотах (Masing, 1982: 84–85). Помимо Ленинградской обл. нами они описаны на прибалтийских болотах северо-запада Архангельской обл.

Ассоциация *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum papillosum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi spagnetosum papillosum*) описана 10 раз, в северо-западной (4), западной (2), центральной (1) частях Карельского перешейка, на северо-востоке (2) и востоке (1) области. Почти все описания (9) сделаны на ковровых участках и лишь одно в мочажине, что на видовом составе травяно-кустарничкового яруса не сказывается. Он сходен с сообществами остальных субассоциаций *Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi*. *Sphagnum medium* (включая потенциальный, отмеченный в свое время как *S. magellanicum*), как и *S. rubellum*, достаточно часто встречаются в составе сообществ ассоциации (см. табл. 3). Внутри синтаксона прослеживаются географические различия. Во всех описаниях с востока области отмечены отсутствующие в описаниях с Карельского перешейка *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*, чаще встречается *Sphagnum balticum*. При этом заметно снижается постоянство *Rhynchospora alba*. Эти же признаки отмечены и в описаниях с болот Архангельской области. При сравнении с описаниями из Карелии к этим отличиям добавятся постоянно встречающиеся там *Betula nana*, *Carex pauciflora*, *Sphagnum majus* (Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11). И.Д. Богдановская-Гиенэф приводит описание сообществ этой ассоциации с болот Куровицкого плато (Bogdanovskaya-Guineph, 1928: 317).

Сообщества встречаются в широком географическом диапазоне. Включающую одно сообщество ассоциацию *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum papillosum*, где отмечен *Trichophorum cespitosum*, для западной Швеции приводит Освальд (Osvald, 1923: 229). Он же выделяет ассоциацию *Scirpus austriacus*–*Sphagnum papillosum*, сообщества которой отличаются от описанных нами постоянным и обильным присутствием *Sphagnum tenellum* и ряда видов минеротрофных болот (Osvald, 1923: 240). В Карелии большинство описаний ассоциаций *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum balticum*

(Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11) относится к субассоциации *Sphagnum papillosum*. В приморской Латвии *T. cespitosum* на кочках, покрытых *Sphagnum papillosum*, произрастает на мезотрофных участках (Tabaks, 1955: 247), так же, как и в Калининградской обл. (Napreenko, 2002). Отвечающие признакам ассоциации сообщества встречаются в южной Финляндии (Eurola, 1962: 94–95).

Ассоциация *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum balticum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi spagnetosum baltici*), включает 6 описаний: 2 сделаны на болотах Карельского перешейка и 4 – на болотах Вепсовской возвышенности. *Rhynchospora alba* и *Scheuchzeria palustris* встречаются в них одинаково часто (класс постоянства IV), но с разным обилием на западе и востоке области. Сообщества с Вепсовской возвышенности отличаются постоянным присутствием, хоть и малым числом экземпляров, *Chamaedaphne calyculata*. В описаниях из Карелии (Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11) отсутствует *Sphagnum rubellum*, отмечены *Betula nana* и *Carex pauciflora* (см. табл. 3).

Сообщества ассоциации имеют широкий ареал, встречаясь в западной части северной половины Европейской России. *Scheuchzeria palustris* в сообществах ассоциации в области встречается чаще, чем *Rhynchospora alba*. В Ленинградской области проходит южная граница ассоциации.

Ассоциация *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum compactum* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi spagnetosum compacti*) лишь дважды описана в мочажинах, в том числе, с деградирующим сфагновым покровом, – на Линз-болоте, на Вепсовской возвышенности. В обоих сообществах *T. cespitosum* доминирует в травяном ярусе при содоминировании *Rhynchospora alba*. *Scheuchzeria palustris* отмечена с небольшим проективным покрытием (см. табл. 3). Про ареал ассоциации судить трудно, ее сообщества встречаются редко и в удаленных друг от друга районах. Нами описано еще два ее сообщества много севернее, на болотах центральной части Ветреного Пояса. Три таких сообщества, которые отличаются от встреченных в Ленинградской области постоянством *Carex pauciflora*, *Sphagnum papillosum* и отсутствием *Rhynchospora alba*, описаны в Карелии (Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11).

Ассоциация *Trichophorum cespitosum*–*Sphagnum majus* (*Eriophoro*–*Trichophoretum cespitosi spagnetosum majalis*) лишь однажды описана на Вепсов-

ской возвышенности, в мочажине болота Турпу-ченское, причем в травяном ярусе доминирует *Scheuchzeria palustris*. В Карелии (Kuznetsov, 2006: 178; табл. 5.11) сообщества этой ассоциации более распространены и описаны 9 раз. Видовой состав сообщества, обнаруженного в Ленинградской области, соответствует составу сообществ ассоциации в Карелии (табл. 3). Кроме того, в Карелии *T. cespitosum* отмечен в составе ассоциации **Rhynchospora alba—Sphagnum majus** (Kuznetsov, 2006). Ассоциация в Ленинградской области находится на южной границе ареала. Ее сообщества описывались нами в разных частях Архангельской области.

Ассоциация **Trichophorum cespitosum—Cladopodiella fluitans (Hepaticae) (Eriophoro—Trichophoretum cespitosi cladiopodiellaetosum fluitantis)** представлена наибольшим числом описаний — 14, по большей части выполненных на Вепсовской возвышенности (12). На Карельском перешейке сделано лишь два описания на вышеупомянутом болоте Чисть. В 11 описаниях моховой ярус состоит из *Cladopodiella fluitans*, в трех, включая сделанные на Карельском перешейке, — из *Gymnocolea inflata*. В сообществах этой ассоциации наибольшим постоянством и проективным покрытием отличаются *Eriophorum vaginatum*, *Carex limosa* и *Drosera anglica*, последние два вида изредка встречаются в составе выше рассмотренных синтаксонов. Несмотря на удаленность от берега моря, в 30% описаний сообществ ассоциации с Вепсовской возвышенности отмечены *Sphagnum rubellum* и *S. tenellum* (см. табл. 3). Сообщества ассоциации находятся в области на южном краю ареала. На болотах южного побережья Балтийского моря пухоносые сообщества часто произрастают на незаросшей поверхности торфа. В Карелии *T. cespitosum* отмечен в составе ассоциации **Scheuchzeria palustris — Hepaticae** (Kuznetsov, 2006).

Ряд описаний участков с деградированным сфагновым покровом и образовавшейся открытой поверхностью торфа на востоке области, где произрастают удаленные друг от друга дернины *T. cespitosum*, растительными сообществами считаться не могут из-за немногочисленности растений и их удаленности друг от друга. Это разомкнутые растительные группировки.

Видовой состав сообществ, рассматриваемых в рамках ассоциации **Eriophoro—Trichophoretum**

cespitosi, плавно меняется по градиенту запад—восток в пределах региона. На востоке Ленинградской области появляется *Chamaedaphne calyculata*, в небольшом количестве и фитоценотической роли не играющий, и исчезает *Calluna vulgaris*. Остальной набор видов болотных кустарничков и трав стабилен в сообществах ассоциации. На территории Ленинградской области прослеживается географическая дифференциация сообществ ассоциации относительно роли в них *Rhynchospora alba* и *Scheuchzeria palustris*. *Scheuchzeria palustris* отсутствует в большинстве сообществ, описанных на Карельском перешейке, и она постоянна в них на востоке области. *Rhynchospora alba*, наоборот, обилен и постоянен в сообществах с Карельского перешейка и встречен не во всех описаниях на востоке области. Доминируют в моховом ярусе пухоносых сообществ разные виды: *Sphagnum tenellum*, *S. cuspidatum*, *S. balticum*, *S. papillosum*, *S. majus*. На территории области прослеживается их географическая дифференциация. Первые два вида из списка образуют моховой покров в сообществах северо-запада области, последний — востока. *Sphagnum papillosum* и *S. balticum* доминируют в моховом ярусе сообществ в разных частях области.

Согласно приведенному выше списку мхов понижается их роль в образовании мохового покрова пухоносых сообществ с запада на восток и при рассмотрении более широкого региона. Однако, принимая во внимание описания с запада Швеции (Osvald, 1923), где в роли доминанта отмечены почти все из них, можно говорить о тренде, а не о четкой дифференциации. Все эти виды встречаются по всему градиенту, как минимум к северу от Балтийского моря. Существенные различия в видовом составе проявляются в приатлантической части региона, где встречается отсутствующий далее на восток *Erica tetralix* и присутствует большое число видов лишайников.

Спецификой ассоциации у восточного края ареала становятся сообщества с деградированным сфагновым покровом, замененным коркой печеночников.

По градиенту юг—север изменений в составе сообществ ассоциации прослеживается меньше. В травяно-кустарничковом ярусе сообществ к северу от границ Ленинградской области с более высоким постоянством будут встречать-

ся не имеющие существенного покрытия *Betula nana* и *Carex pauciflora*. Моховой ярус в большинстве сообществ по-прежнему слагают *Sphagnum balticum* и *S. papillosum*. Лишь ближе к побережью Белого моря доминантом мохового яруса станет *Sphagnum lindbergii*, а в западной части региона — вновь *S. cuspidatum*.

Немногочисленные описания сообществ с *Trichophorum cespitosum* с мезотрофных болот области относятся к ассоциации ***Molinia caerulea*—*Sphagnum papillosum*** (два описания с Сестрорецкого болота и одно описание с Лазаревского болота) и к ассоциации ***Carex rostrata*—*Sphagnum papillosum* + *S. rubellum*** (три описания с Туррученского болота).

На склоновом болоте в Ломоносовском районе *T. cespitosum* представлен локациями с немногочисленными дернинами и речь может идти лишь о микроценозах с его участием. Если характеризовать сообщество, включающее эти микроценозы в целом, то это сосново-березовое тростниково-кустарничково-сфагновое мезоолиготрофное сообщество, располагающееся на дренированном склоне с выраженным нанорельефом. Оно состоит из видов разной экологии, представляя собой “экологический экотон”, и определить его синтаксономическую принадлежность затруднительно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщества с участием *Trichophorum cespitosum*, распространенные на олиготрофных болотах побережья Балтийского моря, достигают восточной границы ареала на территории Ленинградской области. Для сообществ с участием пухоноса в Фенноскандии и на севере европейской части России по территории области проходит южная граница ареала.

Болота западной, главным образом северо-западной, части Карельского перешейка охватывают восточный край ареала “пухоносовых” сообществ болот северного побережья Балтийского моря. По южному побережью они достигают востока Эстонии (Masing, 1968; Masing et al., 1997). И.Д. Богдановская-Гиенэф (Bogdanovskaya-Guineph, 1928: 317) приводит описание такого сообщества с южного берега Финского залива, с болота на Куровицком плато. С тех пор новых описаний с *T. cespitosum* на олиготрофных болотах южного побережья Финского залива в Ле-

нинградской обл. не сделано. Нами вид в очень небольшом количестве обнаружен на мезоолиготрофном болоте восточнее г. Сосновый Бор. Вопрос о западной границе ареала пухоносовых сообществ по южному берегу Финского залива и о нахождении их на территории Ленинградской области остается открытым, так как болота нижнелужской низменности до сих пор остаются мало исследованными.

По градиенту запад—восток сообщества с *T. cespitosum* претерпевают изменения, прежде всего в составе мохового яруса. Сообщества с моховым ярусом, образованным *Sphagnum medium*, *S. tenellum*, *S. cuspidatum*, как и большинство сообществ с *S. rubellum*, на территории Ленинградской области встречаются только в западной и центральной частях Карельского перешейка. Далее на восток таких сообществ не найдено.

Встречающиеся на болотах к северу от р. Свирь и Вепсовской возвышенности сообщества с *T. cespitosum* находятся на южном краю ареала, достигающего на севере до побережья морей Северного Ледовитого океана.

Сообщества с участием *T. cespitosum*, распространенные на минеротрофных болотах Фенноскандии, в основном на грядах аапа болот, достигают южной границы ареала на юго-востоке и юге Карельского перешейка. Другой край их ареала заканчивается у юго-восточного берега Ладожского озера, вблизи нижнего течения р. Свирь. Мезоолиготрофные сообщества с *T. cespitosum* и моховым ярусом из *Sphagnum papillosum* встречаются и на болотах по южному берегу Балтийского моря (Tabaka, 1955: 247; Napreenko, 2002). Обнаруженное нами к востоку от Соснового Бора местонахождение вида затруднительно соотнести с ними и считать восточной точкой их распространения.

Кустарничково-сфагновые сообщества гряд, включающие *T. cespitosum*, явно находятся на юго-восточной границе распространения. Во всяком случае сообщества ***Calluna*—*Sphagnum fuscum***—*Reisermoores*, с *T. cespitosum*, есть в северной Финляндии (Ruuhijarvi, 1960: 148—149).

Сообщества с *T. cespitosum*, занимая разные местообитания, относятся к нескольким синтаксонам.

В рамках флористической классификации эти сообщества включены в ассоциации клас-

сов **Scheuchzerio–Cariceteum fuscae** и **Oxycocco–Sphagnetum**. В составе сообществ класса **Oxycocco–Sphagnetum** участие *T. cespitosum* малозаметное и не отражено в названиях ассоциаций.

Экологический оптимум вид имеет в условиях неглубокого стояния уровня болотных вод в сообществах класса **Scheuchzerio–Cariceteum fuscae**. Сообщества с моховым ярусом из *Sphagnum medium* включаем в асс. **Sphagnetum magellanicum**, разными авторами относимой к разным классам. Сообщества с доминированием *Rhynchospora alba* и *Sphagnum tenellum* включены в асс. **Sphagno tenelli–Rhynchosporetum albae**. Вопрос об ассоциационной принадлежности остальных сообществ ковров и мочажин, где *T. cespitosum* выходит на первый план, решается по-разному.

Можно считать их относящимися к одной ассоциации **Eriophoro–Trichophoretum cespitosi** (Zlatn 1928) Rubel 1933, выделяя в ее составе субассоциации и варианты. Как мы и делаем в данной статье. Можно рассмотреть их в рамках двух разных ассоциаций (флористической синтаксономии), что, прежде всего, касается сообществ с моховым ярусом из *Sphagnum tenellum*, имеющих сравнительно узкий географический ареал, и из *S. cuspidatum*. И второй, викарирующей ей ассоциации, объединяющей сообщества с моховым ярусом из *Sphagnum balticum*, *S. majus* и *S. papillosum*. Рассматривать их в рамках единой ассоциации нас побуждает мало варьирующий в широком географическом диапазоне видовой состав пухоносовых сообществ, с небольшим числом узко региональных видов. Географические различия вполне отражаются на уровне субассоциаций.

Сообщества с *Trichophorum cespitosum* мезотрофных болот области входят в состав ассоциаций **Molinia caerulea–Sphagnetum papillosum**, **Sphagno fallacis–Caricetum rostratae**. Они отмечены на небольшом числе болот.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (тема № 121032500047-1). Автор выражает глубокую признательность и благодарность Анатолию Ивановичу Максиму за определение образцов *Sphagnum divinum* и *S. medium* и Маргарите Арсеньевне Бойчук за определение остального гербария сфагновых мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Balavichene] Балявичене Ю. 1991. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс. 218 с.
- [Blagovescenski] Благовещенский Г.А. 1936. Эволюция растительного покрова болотного массива “1007 км” у ст. Лоухи (Карелия). — Геоботаника. 3: 141–232.
- [Bogdanovskaya-Guineph] Богдановская-Гиенэф И.Д. 1928. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. — Тр. Петергофского естественно-научного ин-та. 5: 265–377.
- [Boch, Smagin] Боч М.С., Смагин В.А. 1987. Редкие ассоциации болот Северо-Запада европейской части СССР. — Бюл. МОИП. 92(1): 106–114.
- Boch M.S. 1990. Aapa-mires near Leningrad at the southern limit of their distribution. — Ann. Bot. Fenn. 27(3): 281–286.
- [Galkina] Галкина Е.А. 1936. Типы болот Тунгудского района Автономной Карельской ССР. — Геоботаника. 3: 307–343.
- Eurola S. 1962. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. — Ann. Bot. Soc. “Vanamo”. 33(2): 1–243.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. — J. Bryology. 40(3): 197–222.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — Arctoa. 15: 1–130.
- IPNI: The International Plant Name Index. 2024 (Accessed 23.08.2024).
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2006. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии. Дис. докт. биол. наук. Петрозаводск. 321 с.
- Masing V. 1958. Rabataimkatte klassifitseerimise printsiibid ja uhikud. — Botaanika-Alased tood. 64: 63–101.
- [Masing] Мазинг В.В. 1964. Растительность верховых болот о-ва Сааремаа. — Изучение растительности о-ва Сааремаа. Тарту. С. 255–276.
- Masing V. 1982. The plant cover of Estonian bogs: a structural analysis. — Peatland ecosystems. P. 50–93.
- Masing V., Aaviksoo K., Kadarik H. 1997. Aerial views and close-up pictures of 30 Estonian mires. Tallinn. 96 p.
- [Napreenko] Напреенко М.Г. 2002. Флора и растительность верховых болот Калининградской области. Дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 291 с.
- Osvald H. 1923. Die Vegetation des Hochmoores Komosse, Sv. Vaxtsociol. Sallsk. Uppsala. Handl. I. 436 s.
- [Polevaya...] Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. М.; Л. 530 с.

- Ruuhijärvi R. 1960. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Helsinki. 360 p.
- Sjörs H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. Uppsala. 299 s.
- [Smagin] Смагин В.А. 1999. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот европейского севера России. — Бот. журн. 84(1): 104–116.
- [Smagin, Napreenko] Смагин В.А., Напреенко М.Г. 2003. Сообщества с участием *Sphagnum rubellum* Wils. на болотах юго-восточной части Балтийского региона. — Растительность России. 5: 50–61.
- [Sokolova] Соколова Л.А. 1936. Растительность района Лоухи-Кестенгского тракта (Карелия). — Геоботаника. 3: 241–306.
- [Tabaks] Табакс Л.В. 1955. Материалы к исследованию растительного покрова олиготрофных болот Приморской низменности Латвийской ССР. — Растительность Латвийской ССР. I: 233–258.

TRICHOPHORUM CESPITOSUM (CYPERACEAE) AND ITS COMMUNITIES IN THE MIRES OF THE LENINGRAD REGION

V. A. Smagin^{1,*}

¹V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: smagin.mire@gmail.com

Based on the materials of the mires expeditionary team of the BIN RAS, an overview of the plant communities of *Trichophorum cespitosum* found in the mires of the Leningrad Region is given. Their distribution over the region is shown, as well as their regional specificity which is manifested in various habitats occupied by the communities, and variation of the species dominating in the moss layer in the west-east trend. The classification of *Trichophorum cespitosum* communities by methods of Russian and European-floristic schools has been carried out. *Trichophorum cespitosum* grows on various forms of microrelief: ridges, carpets, and hollows. Accordingly, it dominates or represents a part of various plant communities. In terms of floristic syntaxonomy, its communities are included in two classes, **Oxycocco-Sphagnetea** and **Scheuchzerio-Caricetea nigrae**. In communities of the first class, the participation of *Trichophorum cespitosum* is insignificant and is not specified in the names of associations. The species has its ecological optimum in the conditions of moss hollows and carpets, in communities of the order **Scheuchzerietalia palustris** belonging to the association **Eriophoro-Trichophoretum cespitosi**. In the studied region, the communities of *Trichophorum cespitosum* are located on the eastern and southern borders of their distribution range, and belong to different subassociations, some of which are common in the mires of Scandinavia, some in the mires of the northern half of European Russia. Communities with *Trichophorum cespitosum* are found in the region mainly in oligotrophic bogs, rarely they are described in mesotrophic fens.

Keywords: Leningrad Region, Red Data Book, *Trichophorum cespitosum*, mires, plant communities, ecotopes

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (project No. 121032500047-1). The author expresses his deepest gratitude to Anatoly Ivanovich Maksimov for identifying the samples of *Sphagnum divinum* and *S. medium*, and Margarita Arsenyevna Boychuk for identifying the rest of the sphagnum mosses.

REFERENCES

- Balyavichene Yu. 1991. Sintaksonomo-fitogeograficheskaya struktura rastitelnosti Litvy [Syntaxonomy-phytogeographical structure of Lithuanian vegetation]. Vilnius. 218 p. (In Russ.).
- Blagoveshenskij G.A. 1936. Evolyuciya rastitelnogo pokrova bolotnogo massiva "1007 km" u st. Louhi (Kareliya) [Evolution of the vegetation cover of the bog massif "1007 km" near Lowkhi station (Karelia)]. — Geobotanika. 3: 141–232 (In Russ.).

- Bogdanovskaya-Gienef, 1928 Rastitelnyy pokrov verhovyykh bolot russkoy Pribaltiki [Vegetation cover of upland bogs in the Russian Baltics]. — Tr. Petergofskogo estestvenno-nauchnogo in-ta. 5: 265–377 (In Russ.).
- Boch M.S., Smagin V.A. 1987. Redkie associatsii bolot Severo-Zapada evropeyskoy chasti SSSR [Rare associations of mires of the North-West of the European part of the USSR]. — Byull. MOIP. 92(1): 106–114 (In Russ.).
- Boch M.S. 1990. Aapa-mires near Leningrad at the southern limit of their distribution. — Ann. Bot. Fenn. 27(3): 281–286.
- Galkina E.A. 1936. Tipy bolot Tungudskogo rayona Avtonomnoy Karelskoy SSR [Types of mires of the Tungudsky district of the Autonomous Karelian SSR]. — Geobotanika. 3: 307–343 (In Russ.).
- Eurola S. 1962. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. — Ann. Bot. Soc. “Vanamo”. 33(2): 1–243.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. — Journal of Bryology. 40(3): 197–222.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — Arctoa. 15: 1–130.
- IPNI: The International Plant Name Index. 2024 (Accessed 23.08.2024).
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Obekty rastitelnogo mira [Red Book of the Leningrad Region: Vegetation Objects]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 2006. Struktura i dinamika rastitelnogo pokrova bolotnykh ekosistem Karelii [Structure and dynamics of vegetation cover of mires ecosystems of Karelia]. Dis. Dokt. biol. nauk. Petrozavodsk. 321 p. (In Russ.).
- Masing V. 1958. Rabataimkatte klassifitseerimise printsiibid ja uhikud. — Botaanika-Alased tood. 64: 63–101.
- Masing V.V. 1964. Rastitelnost verhovyyh bolot o-va Saaremaa [Vegetation of bogs on Saaremaa Island]. — Izucheniye rastitelnosti o-va Saaremaa. Tartu. P. 255–276 (In Russ.).
- Masing V. 1982. The plant cover of Estonian bogs: a structural analysis — Peatland ecosystems. P. 50–93.
- Masing V., Aaviksoo K., Kadarik H. 1997. Aerial views and close-up pictures of 30 Estonian mires. Tallinn. 96 p.
- Napreenko M.G. 2002. Flora i rastitelnost verhovyykh bolot Kaliningradskoy oblasti [Flora and vegetation of bogs of the Kaliningrad region]. Dis. ... Kand. biol. nauk. Kaliningrad. 291 p. (In Russ.).
- Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse — Sv. Vaxtsociol. Sallsk. Uppsala. 1923. Handl. I. 436 S.
- Polevaya geobotanika [Field geobotany]. 1964. T. 3. Moscow; Leningrad. 530 p. (In Russ.).
- Ruuhijärvi R. 1960. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Helsinki. 360 S.
- Sjörs H. 1948. Myrvegetation I Bergslagen. Uppsala. 299 S.
- Smagin V.A. 1999. [Vegetation of hollows, erseys and wet carpets of bogs of the European North of Russia]. — Bot. Zhurn. 84(1): 104–116 (In Russ.).
- Smagin V.A., Napreenko M.G. 2003 [Communities with *Sphagnum rubellum* Wils. in bogs of the south-eastern part of the Baltic region]. — Rastitelnost Rossii. 5: 50–61 (In Russ.).
- Sokolova L.A. 1936. Rastitelnost rayona Louhi-Kestengskogo trakta (Kareliya) [Vegetation of the Lowkhi-Kestengsky Tract area (Karelia)]. — Geobotanika. 3: 241–306 (In Russ.).
- Tabaks L.V. 1955. Materialy k issledovaniyu rastitelnogo pokrova oligotrofnykh bolot Primorskoy nizmennosti Latviyskoy SSR [Materials to study the vegetation cover of bogs in the Primorsky lowlands of the Latvian SSR]. — Rastitelnost Latviyskoy SSR. I: 233–258 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

**ВОЗРАСТНЫЕ СОСТОЯНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ANEMONOIDES SYLVESTRIS (RANUNCULACEAE)
НА ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГАХ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ**

© 2024 г. Е. В. Ручинская^{1, *}, А. В. Горнов¹, Н. С. Барабанщикова²

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук
ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997, Россия

²Московский педагогический государственный университет, Институт биологии и химии
ул. Кибальчича, 6, Москва, 129164, Россия.

*e-mail: Ruchinskaya@cepl.rssi.ru

Поступила в редакцию 24.11.2023 г.

Получена после доработки 01.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Изучен частный онтогенез *Anemonoides sylvestris* на территории памятника природы “Меловицкие склоны” (Брянская обл.). Он включает восемь онтогенетических состояний. Оценено состояние ценопопуляций *A. sylvestris* на полидоминантных остепненных лугах и на остепненных лугах с одиночными деревьями дуба и липы. На полидоминантных остепненных лугах состояние *A. sylvestris* устойчивое: здесь формируется полночленный онтогенетический спектр при высокой плотности особей. Минимальная площадь, на которой может осуществляться устойчивый оборот поколений *A. sylvestris* на полидоминантных остепненных лугах, составляет 5 м², при минимальной численности — 150 особей. На полидоминантных остепненных лугах с одиночными генеративными деревьями плотность значительно снижается из-за затенения и проникновения в сообщество лесных видов. Площадь элементарной демографической единицы возрастает до 12 м², численность — до 180 особей.

Ключевые слова: *Anemonoides sylvestris*, онтогенез, ценопопуляция, характерный онтогенетический спектр, элементарная демографическая единица, остепненные луга, Брянская область, дальность разноса семян

DOI: 10.31857/S0006813624120032, EDN: NOBEYK

Ветреница лесная — *Anemonoides sylvestris* (L.) Galasso, Banfi & Soldano (*Anemone sylvestris* L.) — встречается в Восточной и Западной Европе, Сибири, Кавказе и в Средней Азии (Caucasian..., 2012; Conspectus..., 2012a, b; Glotov, 2013–2014). Во многих регионах *A. sylvestris* — уязвимый и сокращающийся в численности вид (Krasnaya, 2002, 2015 a, b; 2018; Jackowiak et al., 2007; Red..., 2012, 2016 и др.). Для разработки рекомендаций по охране и восстановлению популяций редких растений, в том числе *A. sylvestris*, необходимо знать особенности их популяционной биологии в разных фитоценоотических условиях и реакцию особей в ценопопуляциях на антропогенное воздействие (Zaugolnova et al., 1993; Il'ina, 2009; Gornova, Evstigneev, 2016; Evstigneev et al., 2018 и др.). Цель работы — выявление характерных черт популяци-

онной жизни *A. sylvestris*. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи: 1) изучить частный онтогенез *A. sylvestris*; 2) оценить состояние ее ценопопуляций в разных растительных сообществах; 3) определить размеры элементарной демографической единицы.

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Anemonoides sylvestris — многолетнее травянистое весеннецветущее летнезеленое короткокорневищное корнеотпрысковое растение из семейства лютиковые (Ranunculaceae). Вид относится одновременно к гемикриптофитам и геофитам (Zozulin, 1959; Barykina, 1995). Это связано с тем, что у *A. sylvestris* почки возобновления фор-

мируются не только на розеточной части побега, но и на придаточных корнях на глубине 3–10 см. По системе жизненных форм И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962) *A. sylvestris* относится к корнеотпрысковым многолетним поликарпическим травянистым растениям с ассимилирующими побегами несуккулентного типа и корнями размножения (Bobrov, 2012).

Материал собран в 2016–2019 гг. на территории памятника природы “Меловицкие склоны” (юго-восток Брянской обл.), который расположен в Комаричско-Севском физико-географическом районе на карбонатных склонах долины р. Усожа. Здесь сохранились уникальные остепненные луга с богатым флористическим составом (Panashenko et al., 2015; Evstigneev et al., 2018; Ruchinskaya, 2019; Gornov et al., 2020). На лугах с высоким постоянством встречаются редкие растения: *Aster amellus* L., *Carex humilis* Leyss., *Iris aphylla* L., *Galium tinctorium* L., *Linum flavum* L., *Peucedanum alsaticum* L., *Prunus cerasus* L., *Scorzonera purpurea* L. и др. На территории памятника природы маршрутными методами выделены следующие типы сообществ: полидоминантные остепненные луга, полидоминантные остепненные луга с одиночными генеративными деревьями, монодоминантные остепненные луга с *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, олигодоминантные остепненные луга с *Bromus inermis* Leyss. и *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, остепненные луга на залежи. Подробная геоботаническая характеристика лугов дана нами ранее (Evstigneev et al., 2018; Gornov et al., 2020). Ниже кратко охарактеризуем сообщества памятника природы, где *A. sylvestris* встречается в травостое. Полидоминантные остепненные луга расположены в средней части крутых склонов (33–41°), где затруднены выпас и сенокосение, а распашка невозможна. Палы травы случаются раз в два-три года. При этом полидоминантные сообщества характеризуются высокой видовой насыщенностью и богатством. Большой вклад в эти показатели вносят степные виды и виды сухих лугов, к которым относится и объект исследования. На полидоминантных остепненных лугах с одиночными взрослыми деревьями дуба (*Quercus robur* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill.) крутизна склонов и частота палов сходна с предыдущим сообществом. Эти сообщества, среди изученных на территории памятника природы, отличаются максимальными видовой насыщенностью и видовым богат-

ством. По числу видов также преобладают сухолуговые и степные растения, однако их покрытие снижается, что обусловлено затенением.

В работе применены геоботанические и популяционно-онтогенетические методы. Возрастные (онтогенетические) состояния выделяли на основе комплекса качественных и количественных признаков. При этом использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т.А. Работновым (Rabotnov, 1950), дополненную А.А. Урановым (Uranov, 1975) и его учениками (Tsenopopulatsii ..., 1988). К качественным признакам относили наличие или отсутствие ювенильных, переходных (полувзрослых, имматурных) и взрослых листьев, способность растения к семенному и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах, следы цветений в побеговой системе. Среди количественных признаков анализировали 11 биометрических показателей (табл. 1, 2). Возраст особей (партикул) определяли по числу годичных приростов на корневище, которые характеризуются скоплением придаточных корней. Для генеративных растений отмечали дополнительный признак – число сохранившихся базальных частей генеративных побегов разных порядков. Абсолютный (календарный) возраст у растений вегетативного происхождения можно выявить на первых этапах развития, пока сохранен материнский корень или его остаток, и не разрушена проксимальная часть корневища. У особей, проксимальная часть корневища которых отмерла, определяли условный возраст – время, прошедшее от момента возникновения самой старой сохранившейся части корневища до текущего момента (Smirnova, 1967). Проанализировано более 200 растений, собранных на территории памятника природы. Латинские названия растений указаны по данным базы World Flora Online (<https://www.worldfloraonline.org/>).

Изучены две ценопопуляции в двух типах сообществ: в полидоминантных остепненных лугах и в полидоминантных остепненных лугах с одиночными генеративными деревьями. В границах каждого типа сообществ, где отмечена *Anemonoides sylvestris*, закладывали площадки размером 1 м² в 21-кратной повторности. На каждой площадке считали партикулы всех онтогенетических состояний, которые диагностировали

Таблица 1. Биометрические показатели особей вегетативного происхождения *Anemonoides sylvestris* в пре- и постгенеративном периодах**Table 1.** Biometric indicators of *Anemonoides sylvestris* individuals of vegetative origin in pre- and post-reproductive periods

Биометрические показатели Biometric indicators	Прегенеративный период Pre-reproductive period		Постгенеративный период Post-reproductive period		
	Онтогенетические состояния / Ontogenetic stages				
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>
Высота вегетативного розеточного побега, см Height of vegetative rosette shoot, cm	<u>2.5—13.0</u> 6.7 ± 0.38	<u>5.3—14.5</u> 8.9 ± 0.50	<u>8.3—25.0</u> 15.5 ± 0.60	<u>5.0—15.0</u> 11.0 ± 0.76	<u>2.0—7.0</u> 3.5 ± 0.62
Число листьев на вегетативном розеточном побеге Number of leaves on the vegetative rosette shoot	<u>1—3</u> 1.5 ± 0.10	<u>1—4</u> 1.9 ± 0.13	<u>2—6</u> 2.7 ± 0.16	<u>1—5</u> 2.7 ± 0.25	<u>1—2</u> 1.5 ± 0.20
Длина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Length of the largest leaf blade, cm	<u>0.5—3.9</u> 1.8 ± 0.14	<u>1.8—6.7</u> 3.0 ± 0.16	<u>2.4—8.5</u> 4.2 ± 0.20	<u>1.6—7.5</u> 4.1 ± 0.34	<u>0.9—3.5</u> 1.6 ± 0.34
Ширина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Width of the largest leaf blade, cm	<u>0.8—4.3</u> 2.4 ± 0.17	<u>2.1—7.1</u> 4.2 ± 0.19	<u>4.5—10.0</u> 7.0 ± 0.18	<u>2.7—9.7</u> 5.5 ± 0.46	<u>1.0—4.2</u> 2.1 ± 0.40
Длина черешка наиболее крупного розеточного листа, см Length of petiole of the largest leaf blade, cm	<u>2.1—11.2</u> 5.7 ± 0.33	<u>4.2—12.8</u> 7.3 ± 0.41	<u>6.5—23.2</u> 13.3 ± 0.59	<u>4.0—14.5</u> 8.9 ± 0.60	<u>2.0—3.7</u> 2.7 ± 0.25
Диаметр корневища, см Rhizome diameter, cm	<u>0.1—0.3</u> 0.2 ± 0.01	<u>0.2—0.4</u> 0.3 ± 0.01	<u>0.2—0.5</u> 0.3 ± 0.01	<u>0.2—0.9</u> 0.4 ± 0.03	<u>0.2—1.0</u> 0.4 ± 0.14
Длина корневища, см Rhizome length, cm	<u>0.1—2.1</u> 0.5 ± 0.08	<u>0.3—2.2</u> 1.0 ± 0.10	<u>0.6—3.5</u> 1.8 ± 0.13	<u>1.0—5.0</u> 2.0 ± 0.22	<u>0.7—1.9</u> 1.1 ± 0.19
Число придаточных корней на живой части корневища Number of adventitious roots in living part of rhizome	<u>0—6</u> 2.4 ± 0.28	<u>1—12</u> 5.5 ± 0.45	<u>3—20</u> 9.7 ± 0.57	<u>5—13</u> 8.6 ± 0.53	<u>1—5</u> 3.1 ± 0.59
Длина годовичного прироста корневища, см Length of rhizome annual growth, cm	<u>0.3—1.5</u> 0.4 ± 0.30	<u>0.2—1.4</u> 0.5 ± 0.05	<u>0.2—2.9</u> 0.5 ± 0.07	<u>0.2—0.5</u> 0.3 ± 0.02	<u>0.2—0.5</u> 0.3 ± 0.04
Длина отмершей части корневища, см Length of rhizome dead part, cm	—	—	<u>0.2—1.9</u> 0.9 ± 0.21	<u>0.2—2.3</u> 0.7 ± 0.11	<u>0.2—0.9</u> 0.5 ± 0.11
Условный возраст, лет Nominal age of rhizome, years	<u>1—3*</u> 1.2 ± 0.10	<u>1—6</u> 2.8 ± 0.21	<u>2—7</u> 4.4 ± 0.20	<u>4—9</u> 5.4 ± 0.37	<u>2—5</u> 3.3 ± 0.36
Число измерений Number of measurements	37	32	43	19	7

Примечание. *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное. В числителе – диапазон значений признака, в знаменателе – среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического. * – абсолютный возраст.

Note. *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *ss* – subsenile, *s* – senile. In the numerator – range of characteristic values, in the denominator – arithmetic mean and error of the arithmetic mean. * – absolute age.

по признакам надземных частей. Партикулой мы называем особь вегетативного происхождения. Далее в тексте термины “партикула” и “особь” используем как синонимы. В наших популяционных исследованиях мы не учитывали проростки из-за быстрого перехода этих особей в ювенильное состояние. Временно нецветущие растения объединили в одну группу с виргинильными, поскольку они не отличаются по признакам надземной сферы. Для достоверной идентификации

этих состояний необходимо выкапывать особи, что приводит к их гибели и деградации исследуемых ценопопуляций. На основе учетов партикул (особей) определяли следующие популяционные параметры: плотность, тип онтогенетического спектра, проективное покрытие, размеры элементарной демографической единицы (ЭДЕ) и др. Плотность – среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). Тип онтогенетического спектра называли по классифи-

Таблица 2. Биометрические показатели особей вегетативного происхождения *Anemonoides sylvestris* в генеративном периоде

Table 2. Biometric indicators of *Anemonoides sylvestris* individuals of vegetative origin in reproductive period

Биометрические показатели Biometric indicators	Онтогенетические состояния Ontogenetic stages		
	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃
Высота вегетативно-генеративного полурозеточного побега, см Height of vegetative-generative semirosette shoot, cm	<u>20—58</u> 41.3 ± 1.71	<u>26—58</u> 46.0 ± 1.60	<u>13—56</u> 39.8 ± 2.01
Число листьев на прикорневой розетке Number of leaves in the root leaf rosette	<u>1—6</u> 2.6 ± 0.22	<u>1—7</u> 2.7 ± 0.22	<u>1—5</u> 1.8 ± 0.18
Длина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Length of the largest leaf blade, cm	<u>2.5—8.7</u> 5.1 ± 0.29	<u>2.5—8.6</u> 5.2 ± 0.25	<u>2.3—6.7</u> 4.4 ± 0.21
Ширина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Width of the largest leaf blade, cm	<u>3.6—10.6</u> 7.0 ± 0.31	<u>3.7—10.2</u> 7.0 ± 0.30	<u>3.5—8.6</u> 6.0 ± 0.27
Длина черешка наиболее крупного розеточного листа, см Length of petiole of the largest leaf blade, cm	<u>1.9—15.5</u> 9.7 ± 0.28	<u>6.0—17.0</u> 10.7 ± 0.43	<u>4.0—13.5</u> 8.6 ± 0.45
Диаметр корневища, см Rhizome diameter, cm	<u>0.3—1.0</u> 0.5 ± 0.03	<u>0.4—2.3</u> 0.7 ± 0.05	<u>0.3—0.7</u> 0.5 ± 0.02
Длина корневища, см Rhizome length, cm	<u>1.0—5.1</u> 2.2 ± 0.17	<u>1.3—8.0</u> 3.1 ± 0.22	<u>1.2—4.3</u> 2.2 ± 0.12
Число придаточных корней на живой части корневища Number of adventitious roots in living part of rhizome	<u>6—18</u> 10.6 ± 0.59	<u>7—44</u> 19.0 ± 1.40	<u>3—18</u> 10.0 ± 0.59
Длина годовичного прироста корневища, см Length of rhizome annual growth, cm	<u>0.2—0.9</u> 0.5 ± 0.02	<u>0.4—0.7</u> 0.5 ± 0.02	<u>0.2—0.6</u> 0.5 ± 0.02
Длина отмершей части корневища, см Length of rhizome dead part, cm	<u>0—0.8</u> 0.02 ± 0.02	<u>0.3—3.0</u> 1.6 ± 0.20	<u>0.2—2.5</u> 0.7 ± 0.10
Условный возраст, лет Nominal age of rhizome, years	<u>3—8</u> 5.0 ± 0.18	<u>4—11</u> 7.1 ± 0.26	<u>3—11</u> 6.2 ± 0.27
Число измерений Number of measurements	38	37	34

Примечание. *g*₁ — молодое генеративное, *g*₂ — средневозрастное генеративное, *g*₃ — старое генеративное. В числителе — диапазон значений признака, в знаменателе — среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического.

Note. *g*₁ — young reproductive, *g*₂ — mature reproductive, *g*₃ — old reproductive. In the numerator — range of characteristic values, in the denominator — arithmetic mean and error of arithmetic mean.

кации, предложенной ранее Л.Б. Заугольной (Zaugolnova, 1994), О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой (Smirnova, Toropova, 2004). ЭДЕ или элементарная популяция (ЭП) представляет собой множество особей разного возраста, достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной площади (Zaugolnova et al., 1993; Vostochnoevropeiskie..., 1994; Metodicheskie..., 2010). Минимальную численность и минимальную площадь ценопопуляции определяли методом увеличивающихся площадок. Размер площадки считали окончательным с момента выявления полного онтогенетическо-

го состава особей. Кроме того, были рассчитаны показатели индексов восстановления, замещения, возрастности и эффективности ценопопуляции. Эти показатели используют для оценки состояния ценопопуляций растений в пределах конкретного растительного сообщества (Uranov, 1975; Zhukova, 1987; Osmanova, Zhivotovsky, 2020).

На территории памятника природы иногда происходят пожары. Незаконно используемые в сельскохозяйственных целях палы распространяются с плакоров (Postanovlenie..., 2015). Для оценки воздействия палов на ценопопуляции *A. sylvestris* определяли их периодичность по воз-

расту побегов формирования у кустарников (*Frangula alnus* Mill., *Corylus avellana* L.). Эти побеги появляются из спящих почек, расположенных в базальной части кустарника, прежние надземные оси которого повреждены огнем и больше не функционируют.

На склонах встречаются одиночные деревья (*Quercus robur*, *Tilia cordata*), которые, затеняя травяной покров, изменяют структуру ценопопуляции *A. sylvestris*. Для сравнения ценопопуляций на открытом месте и на затененных деревьями участках определяли освещенность ежедневно с помощью люксметра в безоблачный июньский день с 10 до 18 ч на 35-метровой трансекте через 5 м. Люксы переводили в проценты от полной освещенности, которую измеряли на открытом месте.

Для определения дальности разноса семян проводили измерение расстояния, на которое переносились орешки *A. sylvestris* при разных скоростях ветра. Орешки *A. sylvestris* размещали на “столике” высотой, равной средней высоте генеративного побега (42 см). Когда поток воздуха поднимал орешек, за ним следили до момента, когда он опустится на поверхность. Затем измеряли расстояние между этой точкой и “столиком”. Сделано от 80 до 120 измерений. Для определения скорости ветра использовали анемометр Skywatch Meteos. Данные фиксировали каждые 3 мин в течение 5 ч. Затем вычисляли среднюю, минимальную и максимальную скорость ветра в этом промежутке времени.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Частный онтогенез *Anemonoides sylvestris*

На территории памятника природы семенное возобновление *Anemonoides sylvestris* ограничено: регулярные палы уничтожают проростки и ювенильные особи семенного происхождения. Поэтому в работе рассмотрен частный онтогенез *A. sylvestris* – развитие парциальных образований, формирующихся из почек на придаточных корнях. В частном онтогенезе *A. sylvestris* выделено три периода: прегенеративный, генеративный и постгенеративный (рис. 1). Прегенеративный период состоит из ювенильного, имматурного и виргинильного состояний, генеративный период включает молодое генеративное, средневоз-

растное и старое генеративное состояния, постгенеративный – субсенильное и сенильное. Ниже дана их характеристика.

Ювенильные растения (j) вегетативного происхождения возникают из придаточных (адвентивных) почек, которые формируются обычно на горизонтально расположенных корнях более взрослых особей (рис. 1, 2А). Эти корни, как правило, расположены на глубине 3–10 см. Адвентивная почка, развивающаяся на корне, закрыта чешуевидными листьями. Из нее формируется побег *n*-го порядка, базальная часть которого расположена в почве. Этот подземный участок побега представляет собой первый прирост корневища (гипогеогенный по происхождению) и включается в состав осевой многолетней части побеговой системы молодого растения. Длина геофильного участка корневища зависит от глубины залегания придаточной почки. Если корень расположен близко к поверхности почвы, то формируется участок корневища небольших размеров. При глубоком заложении прирост увеличивается за счет значительной длины междоузлий метамеров (рис. 2В). Достигнув поверхности почвы, корневой отпрыск формирует из верхушечной почки надземный розеточный побег (рис. 2). Растение-отпрыск на данной стадии онтогенеза представляет собой однопобеговую партикулу. Надземный розеточный побег несет открытую верхушечную почку и два листа ювенильного типа (см. табл. 1). Их листовые пластинки тройчато рассеченные: верхний сегмент листа цельный с пильчатым краем в верхней трети, а два нижних сегмента, как правило, имеют две лопасти или доли (рис. 3, 1–3). У части ювенильных особей не образуются придаточные корни, поскольку питание осуществляется за счет связи с материнским растением. Однако обособление партикул происходит достаточно быстро. Большинство ювенильных растений, которые были выкопаны при исследовании, отделены от материнских организмов. Причины разделения трудноопределимы, по нашим наблюдениям это может происходить под воздействием роющих животных. Партикулы становятся способны к самостоятельному существованию, когда у растений формируется своя корневая система кистевого типа. Средняя продолжительность *j* состояния – один год, иногда затягивается до трех лет. В случае если растение остается ювенильным в течение 2–3 лет, осевые части про-

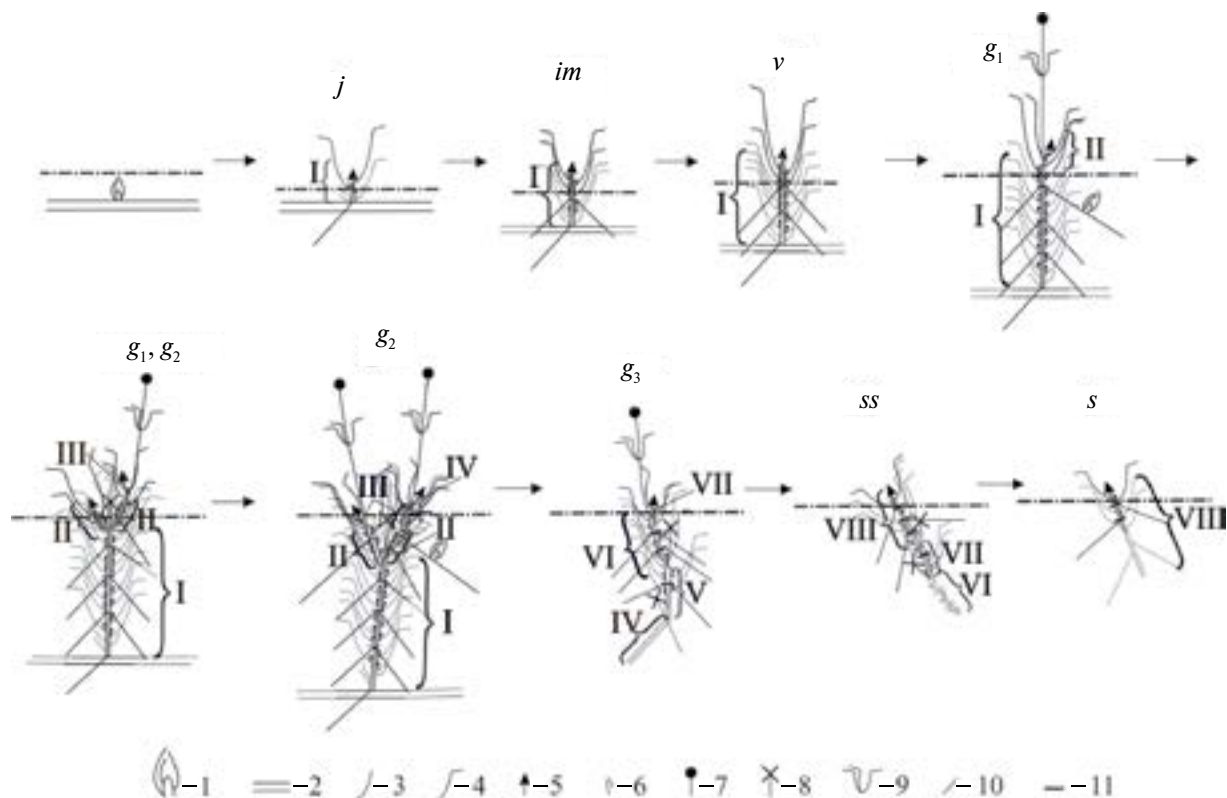


Рис. 1. Схема частного онтогенеза *Anemonoides sylvestris*. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – генеративное молодое, *g*₂ – генеративное средневозрастное, *g*₃ – генеративное старое, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

I – адвентивная почка; 2 – материнский корень; 3 – чешуевидный лист; 4 – зеленый лист; 5 – почка возобновления; 6 – боковая почка; 7 – цветок; 8 – отмерший цветонос; 9 – листья “покрывала”; 10 – придаточный корень; 11 – граница годовичного прироста. Пунктиром показаны отмершие части растений; штрих-пунктиром – уровень почвы; порядок ветвления указан римскими цифрами.

Fig. 1. Scheme of particular ontogenesis of *Anemonoides sylvestris*. Ontogenetic stages: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virgile, *g*₁ – young reproductive, *g*₂ – mature reproductive, *g*₃ – old reproductive, *ss* – subsenile, *s* – senile.

I – adventitious bud; 2 – root of mother plant; 3 – cataphyll; 4 – green leaf; 5 – renewal bud; 6 – lateral bud; 7 – flower; 8 – dead generative stem; 9 – leaves of stem; 10 – additional root; 11 – line of annual growth. Dead parts of plants are indicated by dotted line. Soil surface is indicated by dash-dotted line. Order of branching is indicated by Roman numerals.

шлогодних укороченных приростов побега втягиваются придаточными корнями в почву, образуя эпигеогенный участок корневища, и, таким образом, корневище становится смешанным – гипопэигеогенным.

Имматурные растения (*im*) – неразветвленные однопобеговые партикулы (см. рис. 1), розеточный побег которых формирует 1–4 листа половзрослого типа (рис. 2С; табл. 1). Их листовая пластинка тройчато рассеченная; верхний сегмент листа разделен на три лопасти, а два нижних сегмента – на две доли (рис. 3, 4–6). В пазухах этих зеленых листьев закладываются почки. Подземная часть партикулы состоит из гипопэигеогенного ортотропного моноподиально нарас-

тающего корневища, на котором расположены придаточные корни. Вегетативное происхождение особи можно установить по сохранившемуся корню материнского растения в проксимальной части корневища (рис. 2, 2). Средний возраст *im* растений – три года.

Виргинильные растения (*v*) представлены неразветвленными однопобеговыми партикулами (рис. 1). Их розеточные побеги обычно формируют 2–6 листьев взрослого типа (рис. 2D; табл. 1). Листовые пластинки тройчато рассеченные. Верхний сегмент листа разделен на три доли, а два нижних рассечены еще на две (рис. 3, 7–8). В связи с этим лист кажется пальчато рассеченным. Корневище у виргинильных осо-

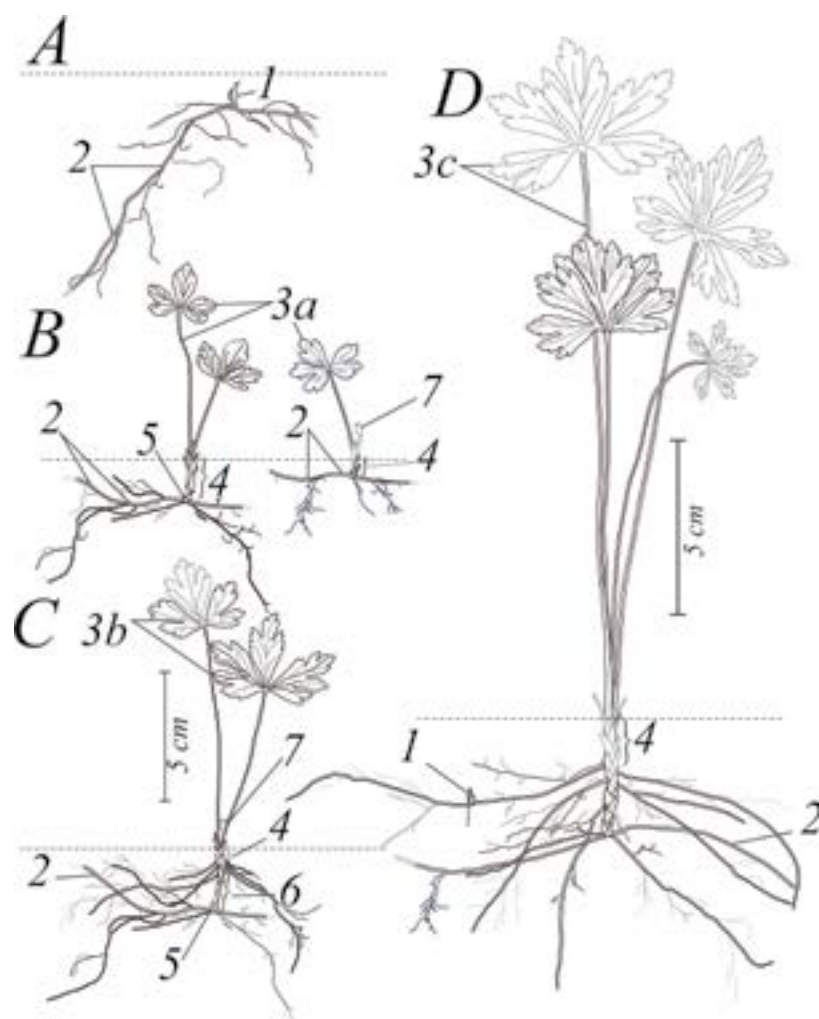


Рис. 2. Развитие особей *Anemonoides sylvestris* вегетативного происхождения в прегенеративном периоде: *A* — придаточная почка на материнском корне, *B* — ювенильные особи, которые развились из почек, заложенных на разной глубине, *C* — имматурная особь, *D* — виргинильная особь.

1 — придаточная почка; 2 — корень материнского растения; 3a — лист ювенильного типа; 3b — лист полувзрослого типа; 3c — лист взрослого типа; 4 — годичный прирост этого года; 5 — чешуевидный лист; 6 — годичный прирост прошлого года; 7 — разворачивающийся зеленый лист. Пунктиром обозначен уровень почвы и отсутствующие части растений.

Fig. 2. Development of *Anemonoides sylvestris* plants of vegetative origin in pre-reproductive period: *A* — adventitious bud on the root of mother plant, *B* — juvenile individuals developed from adventitious buds of different depth, *C* — immature individual, *D* — virginile individual.

1 — adventitious bud; 2 — root of mother plant; 3a — leaf of juvenile type; 3b — leaf of semi-adult type; 3c — leaf of adult type; 4 — rhizome annual growth of current year; 5 — cataphyll; 6 — annual growth of past year; 7 — developing green leaf. Soil level and missing parts of plants are indicated by dotted lines.

бей ортотропное, нарастающее моноподиально. У большинства особей корневище сохраняет целостность, и на его проксимальной части остается фрагмент корня материнского растения. Однако в этом возрасте может начаться постепенное отмирание основания корневища. В этом случае определение происхождения особи затруднено. Верхушечная почка укрыта основанием черешка последнего листа. В пазухах листьев заклады-

ваются почки, которые становятся спящими, их судьба требует дополнительных исследований. Виргинильные растения иногда оказываются связанными корнем размножения с имматурными (Gornov et al., 2013), но со временем партикулы отделяются друг от друга. Средний условный возраст виргинильной партикулы — четыре года. Максимальный возраст изученных особей в этом состоянии — семь лет.

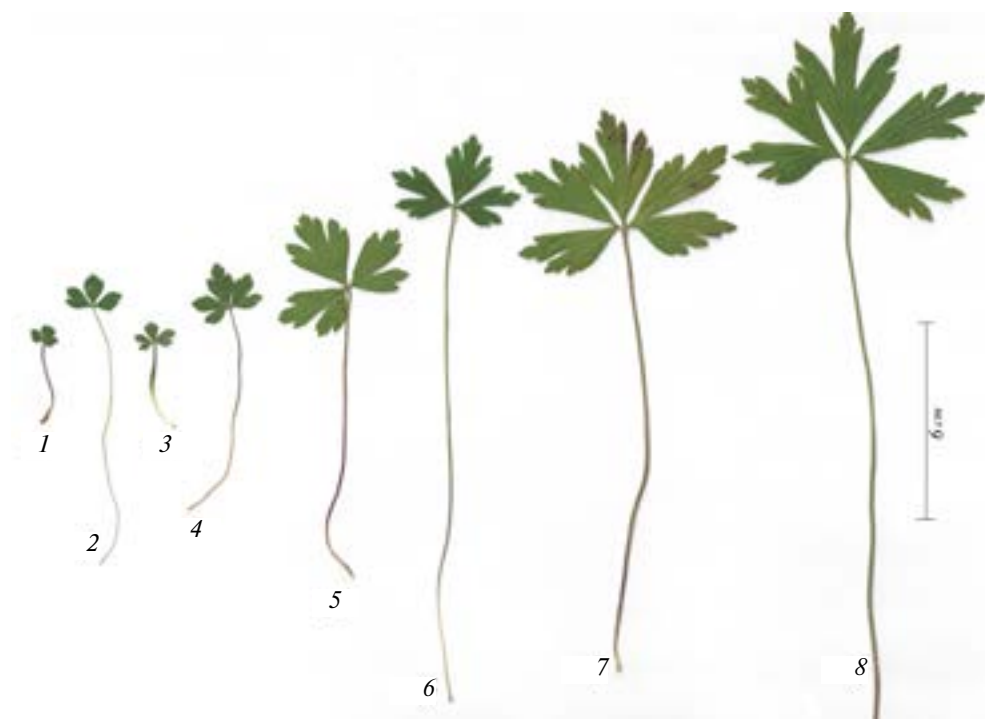


Рис. 3. Форма листьев *Anemonoides sylvestris*: 1–3 – листья ювенильного типа, 4–6 – листья полувзрослого типа, 7–8 – листья взрослого типа.

Fig. 3. Shape of *Anemonoides sylvestris* leaves: 1–3 – leaves of juvenile type, 4–6 – leaves of semi-adult type, 7–8 – leaves of adult type.

Молодые генеративные растения (g_1). Корнеотпрысковые особи *A. sylvestris* обычно зацветают на пятый год (см. табл. 2). Они представлены разветвленными двупобеговыми партикулами (см. рис. 1). Весной из верхушечной почки побега n -го порядка развивается генеративный полурозеточный побег, у которого трогаются в рост боковая почка, расположенная в пазухе верхнего розеточного листа (рис. 4А; табл. 2). Побег n -го порядка следует отнести к монокарпическим побегам полициклического типа, так как от момента начала его развития из адвентивной почки до цветения проходит несколько лет. Удлиненная часть полурозеточного побега несет мутовку из трех листьев. Эти листья в литературе называют покрывалом (Starostenkova, 1976; Barykina, Potapova, 1994). Они имеют тройчато рассеченные пластинки на коротких черешках. Два нижних сегмента листовой пластинки несут по две доли. Завершается побег одним актиноморфным цветком с простым околоцветником, многочисленными тычинками и плодolistиками, расположенными по спирали. Иногда из пазухи одного из листьев покрывала образуется еще один цветок. В розеточной части побега формируется

силлептический боковой побег возобновления ($n + 1$)-го порядка – вегетативный розеточный (рис. 4С). Обычно он несет два зеленых листа взрослого типа (по нашим наблюдениям – 1–3), которые сохраняются до осени, затем – отмирают (Starostenkova, 1976). Побеги возобновления, в основном, относятся к дициклическим. Верхушечная почка такого побега к осени содержит сформированный генеративный побег следующего года (Starostenkova, 1976). После рассеивания семян надземная часть побега n -го порядка отмирает, сохраняется только его базальная осевая часть, которая встраивается в многолетнюю структуру корневища. После отмирания побега n -го порядка моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. На второй год жизни побег возобновления зацветает, повторяя в своей структуре генеративный побег предыдущего порядка, его основание также встраивается в корневище. Корневище молодых генеративных особей ортотропное небольших размеров (см. табл. 2), с расположенными на нем придаточными корнями. На этих корнях впервые развиваются адвентивные почки, благодаря которым *A. sylvestris* размножается вегетативно. Обычно

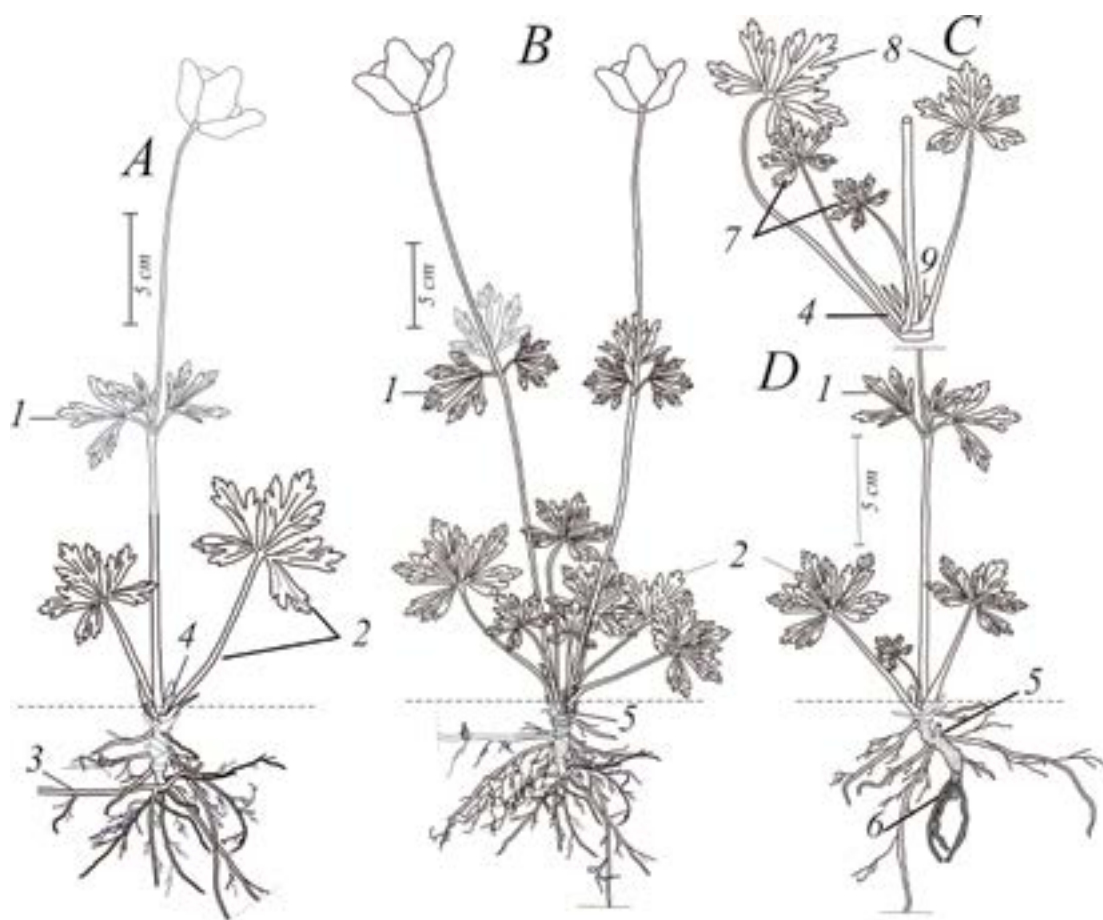


Рис. 4. Развитие растений *Anemonoides sylvestris* вегетативного происхождения в генеративном периоде: *A* — генеративная молодая особь, *B* — генеративная средневозрастная особь, *C* — схема развития побегов возобновления генеративной особи, *D* — старая генеративная особь.

1 — лист генеративного побега; 2 — лист взрослого типа; 3 — корень материнского растения; 4 — вегетативный укороченный боковой побег возобновления; 5 — отмерший стебель; 6 — отмершая часть корневища; 7 — лист розеточного побега возобновления; 8 — лист полурозеточного вегетативно-генеративного побега; 9 — почка возобновления. Пунктиром обозначен уровень почвы и отсутствующие части растений.

Fig. 4. Development of *Anemonoides sylvestris* individuals of vegetative origin in reproductive period: *A* — young reproductive individual, *B* — mature reproductive individual, *C* — scheme of regeneration shoot development in reproductive individual, *D* — old reproductive individual.

1 — leaf of reproductive shoot; 2 — leaf of adult type; 3 — root of mother plant; 4 — rosette shoot of reproduction; 5 — dead generative stem; 6 — dead part of rhizome; 7 — leaf of rosette shoot of reproduction; 8 — leaf of semirosette vegetative and generative shoot; 9 — renewal bud.

Soil level and missing parts of plants are indicated by dotted lines.

находили растения с одной почкой. Условный возраст молодых генеративных партикул от трех до восьми (в среднем — пять) лет.

Плод *A. sylvestris* — многоорешек. В нем формируется 200–300 орешков овальной формы. Они легкие и густо покрыты длинными тонкими извилистыми волосками. Благодаря этому орешки переносятся ветром. В литературе показано, что значительная часть диаспор *A. sylvestris* опадает с цветоложа скоплениями (комочками), ко-

торые обычно не поднимаются воздушным потоком и остаются рядом с материнским растением (Levina, 1957). Наши исследования показали, что отдельные орешки при штиле переносятся совсем недалеко от плодоносящей особи, но при увеличении скорости ветра могут преодолевать большие расстояния, в некоторых случаях — далее 50 м (рис. 5). Это указывает на то, что при средних скоростях ветра (0.3–0.7 м/с) орешки *A. sylvestris* могут перемещаться за пределы це-

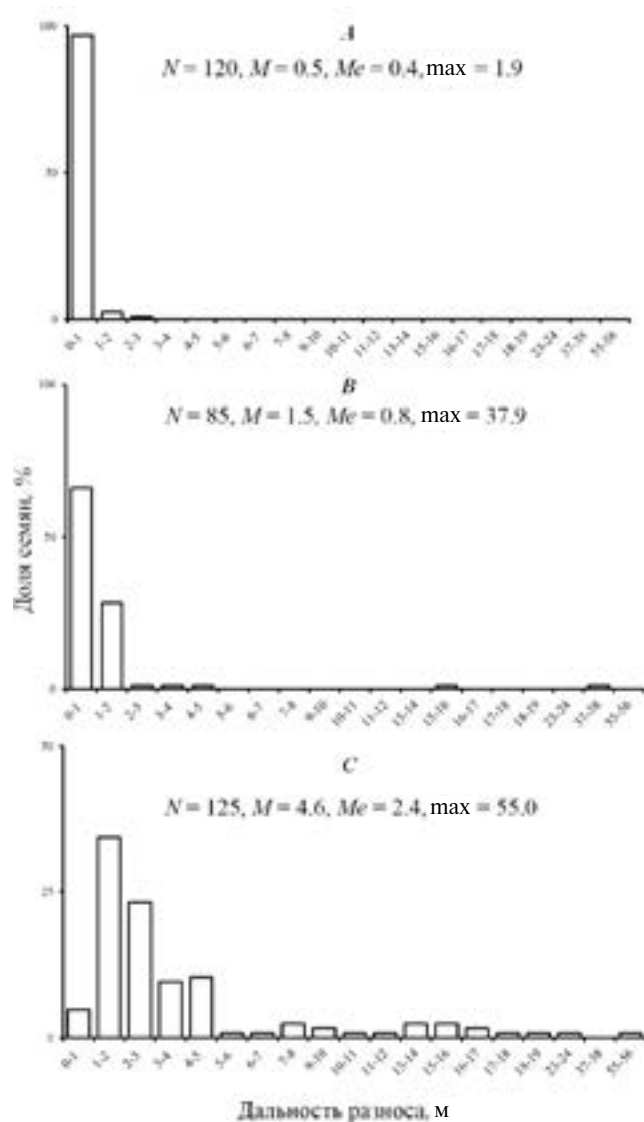


Рис. 5. Распределение семян *Anemonoides sylvestris* по дальности разноса ветром при разной скорости ветра: А — штиль, В — 0.3 м/с с порывами до 3 м/с, С — 0.7 м/с с порывами до 5 м/с.

По оси абсцисс — дальность разноса, м, по оси ординат — доля семян, %.

Fig. 5. The distribution of *Anemonoides sylvestris* seeds according to the distance of wind dispersal at different wind speed: А — calm, В — 0.3 m/s with gusts to 3 m/s, С — 0.7 m/s with gusts to 5 m/s.

X-axis — range of seed dispersal, m, Y-axis — percentage of the total number of seeds.

ноза и внедряться в другие. Однако для успешного прорастания семян и приживания молодых семенных особей в новых сообществах необходимо соблюдение следующих условий: разреженный травяной покров, достаточная его освещенность (более 60% от полной) и отсутствие

палов (Ruchinskaya, 2019).

Средневозрастные генеративные растения (g_2) представляют собой разветвленные многопобеговые партикулы (см. рис. 1), которые состоят из нескольких генеративных полурозеточных побегов (2–7) и боковых вегетативных розеточных побегов возобновления (рис. 4В). Структура генеративного побега и силлептического вегетативного бокового побега такая же, как у особей молодого генеративного состояния. В пазухах некоторых листьев розетки генеративного побега формируются почки, за счет которых происходит базитоническое ветвление побеговой системы растения. Побег обычно дициклический, реже — трициклический. Подземная часть растений представлена ортотропным разветвленным корневищем с придаточными корнями, часть из которых выполняет функцию корней размножения. Именно у g_2 растений на корнях чаще образуются почки, максимальное число обнаруженных почек — 9. Средневозрастные особи цветут ежегодно и характеризуются высокой интенсивностью ростовых процессов. О первом свидетельствует наличие следов генеративных побегов прошлых лет на корневище, о втором — максимальные значения таких признаков, как число генеративных побегов, число почек возобновления, длина годовичного прироста корневища, число придаточных корней и др. (табл. 2; Ruchinskaya, 2019). Условный возраст средневозрастных генеративных партикул — от четырех до одиннадцати (в среднем — семь) лет.

Старые генеративные растения (g_3) образуются в результате партикуляции центральной части корневища средневозрастных генеративных особей. Они представляют собой двупобеговые партикулы, каждая из которых несет генеративный побег и вегетативный побег возобновления (рис. 1, рис. 4D). В результате партикуляции образуется клон, состоящий из 2–7 особей. Направление роста корневища *A. sylvestris* в почве со временем меняется с ортотропного на анизотропное, что связано с отмиранием его старой ортотропной части и анизотропным положением базальной части отделившейся партикулы. Побег старых генеративных особей ди-, три- и полициклический, т. е. часть старых генеративных растений становятся временно нецветущими. Они отличаются от виргинильных растений наличием следов предыдущих цветений в осевой

многолетней части побеговой системы, которые можно обнаружить при раскапывании особей. Косвенно их можно определить по сближенному положению партикул между собой, поскольку они образовались в ходе распада средневозрастных генеративных особей. У старых генеративных растений уменьшаются размеры листьев розетки и длина годичных приростов корневища (см. табл. 2), а также отмирает его проксимальная часть. Кроме того, у особей исчезает способность образовывать корневые отпрыски. Условный возраст *A. sylvestris* в g_3 -состоянии — от трех до одиннадцати (в среднем — шесть) лет.

Субсенильные растения (ss) — это однопобеговые партикулы, которые утратили способность к образованию генеративных органов (см. рис. 1). Их розеточный побег несет листья имматурного

или взрослого типа (рис. 6А; табл. 1). Подземная часть растений состоит из анизотропного укороченного корневища с ветвящимися придаточными корнями. Проксимальная часть корневища отмирает, ткани разрушаются и не функционируют, поскольку у растения недостаточно веществ для их поддержания (уменьшается число листьев, их размеры, что снижает интенсивность фотосинтеза). У большинства особей сохраняются следы прошлых цветений в побеговой системе в виде остатков отмерших цветоносов (рис. 6). К *ss*-состоянию нарастание становится монопоидальным, так как растения больше не формируют генеративных органов. Условный возраст особей от четырех до девяти (в среднем — пять) лет.

Сенильные растения (s). Они представляют собой однопобеговые партикулы, которые несут

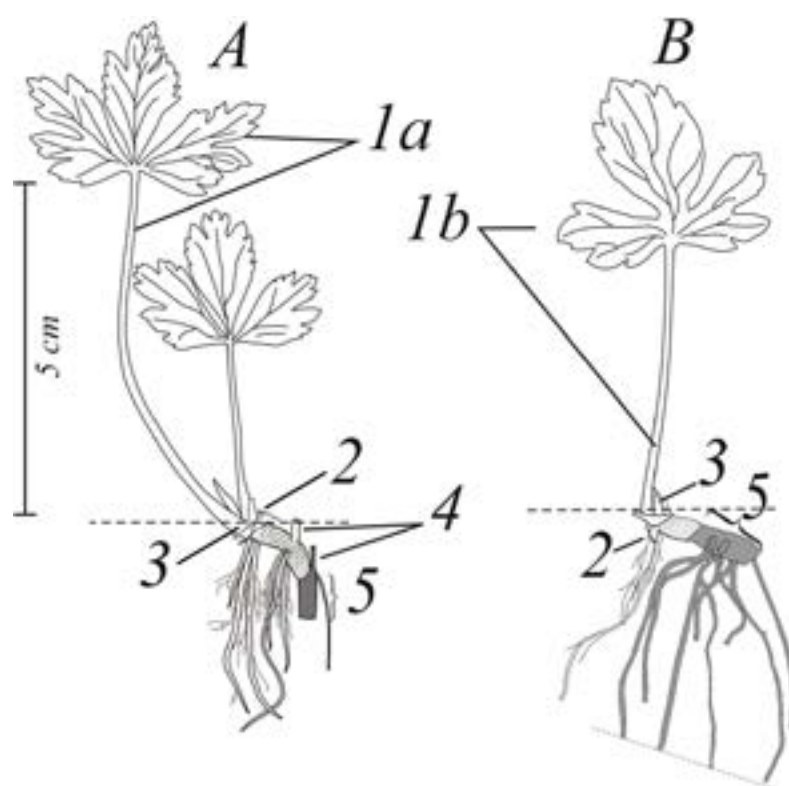


Рис. 6. Особи *Anemonoides sylvestris* вегетативного происхождения в постгенеративном периоде: А — субсенильная, В — сенильная.

1a — лист полувзрослого типа; 1b — лист ювенильного типа; 2 — годичный прирост этого года; 3 — почка возобновления; 4 — отмерший стебель; 5 — отмершая часть корневища.

Пунктиром обозначен уровень почвы.

Fig. 6. *Anemonoides sylvestris* plants of vegetative origin in post-reproductive period: A — sub-senile, B — senile.

1a — leaf of semi-adult type; 1b — leaf of juvenile type; 2 — rhizome annual growth of current year; 3 — renewal bud; 4 — dead generative stem; 5 — dead part of rhizome.

Soil level is indicated by dotted line.

1–2 листа ювенильного типа (рис. 6В; табл. 1). Подземная часть сенильных растений состоит из участка полуразрушенного плагиотропного корневища с несколькими живыми придаточными корнями. Молодые корни не всегда формируются на приросте текущего года. Если почка возобновления розеточного побега нежизнеспособна, то растение погибает. Условный возраст сенильных особей три года.

В онтогенезе особей *Anemonoides sylvestris* вегетативного происхождения выделено восемь возрастных состояний. Вегетативное размножение заключается в формировании глубоко омоложенных особей – корневых отпрысков. Сарментация начинается у молодых генеративных растений и достигает максимума к средневозрастному генеративному состоянию, исчезает в старом генеративном. Отделяются корневые отпрыски уже в ювенильном состоянии, поскольку способны существовать отдельно от материнской особи. В своем развитии растения проходят следующий ряд: от неразветвленной однопобеговой партикулы (*j*, *im*, *v*) к двупобеговой при переходе к цветению (*g*₁). Затем формируется многопобеговая партикула (*g*₂), которая по прошествии нескольких лет распадается с образованием клона, в который входят двупобеговые партикулы (*g*₃). Стареющие особи со временем вновь становятся однопобеговыми (*ss*, *s*).

Длительность полного онтогенеза *A. sylvestris* характеризуют как непродолжительную без указания конкретных сроков (Starostenkova, 1976). Глубоко омоложенные отпрыски увеличивают большой жизненный цикл. Данные о возрасте корнеотпрысковых растений позволяют предположить, что способность к сарментации удлиняет онтогенез *A. sylvestris* на 10 лет (зафиксированный возраст особей средневозрастных генеративных растений). При переходе в старое генеративное состояние выявить абсолютный возраст партикулы невозможно, поскольку проксимальная часть корневища к этому состоянию уже разрушена.

Состояние ценопопуляций *Anemonoides sylvestris*

На исследуемой территории *Anemonoides sylvestris* встречается в двух типах сообществ: полидоминантных остепненных лугах и полидоминантных остепненных лугах с одиночными генеративными деревьями. Ниже рассмотрим со-

стояние ценопопуляций *A. sylvestris* в этих сообществах.

Полидоминантные остепненные луга. На этих лугах из-за того, что пожары происходят не каждый год, создаются наиболее подходящие условия для развития устойчивой ценопопуляции *A. sylvestris*. Ее плотность составляет 75 партикул на 1 м². Онтогенетический спектр вегетативно-полночленный левосторонний (рис. 7, 1) с максимумом на *im* растениях (37% особей). Изученная ценопопуляция характеризуется высокими показателями индексов восстановления и замещения (табл. 3). Это указывает на высокую эффективность ее самоподдержания. По классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (Zhivotovsky, 2001) ценопопуляция относится к переходным. Отсутствие особей семенного происхождения, вероятно, связано с пожарами. Огонь может наносить значительный вред молодым семенным растениям, поскольку их почки возобновления находятся на поверхности почвы, у них отсутствует резерв спящих почек, и корневая система недостаточно развита для образования корней размножения. В этих условиях *A. sylvestris* поддерживается вегетативным способом – корни размножения с адвентивными почками, расположенные в почве, могут выступать резервом для сохранения ценопопуляции после губительного воздействия огня. Благодаря достаточной освещенности на полидоминантных остепненных лугах, корнеотпрысковые партикулы способны накапливать достаточно питательных веществ для перехода в генеративное состояние, в котором растения формируют развитую корневую систему. Это позволяет ценопопуляции успешно удерживать пространство. Размеры элементарной демографической единицы на полидоминантных остепненных лугах составляют 5.3 м², при численности – 150 партикул. При таких размерах ЭДЕ на полидоминантных остепненных лугах может поддерживаться устойчивый оборот поколений в ценопопуляции *A. sylvestris*.

Полидоминантные остепненные луга с одиночными генеративными деревьями. В этих сообществах плотность ценопопуляции *A. sylvestris* меньше почти в шесть раз и составляет 13 партикул на 1 м². Онтогенетический спектр вегетативно-полночленный левосторонний (рис. 7, 2), но максимум смещен на *v* растения (46% особей). Низкая плотность особей обусловлена затенением

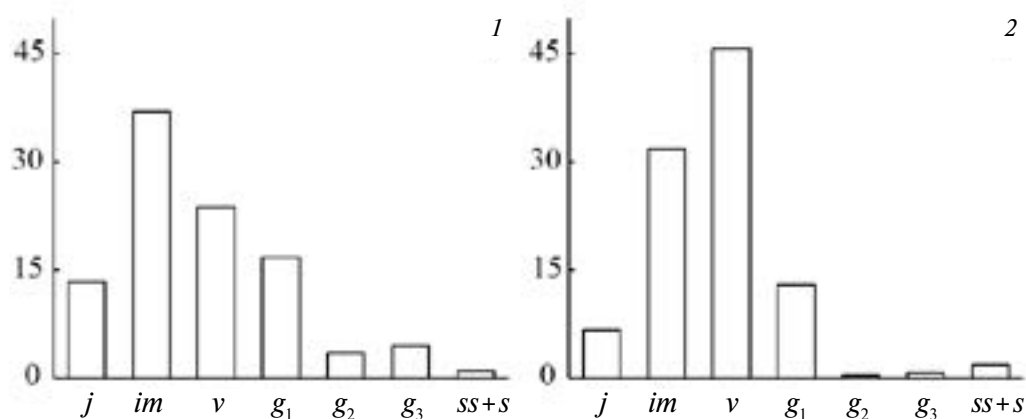


Рис. 7. Онтогенетический спектр ценопопуляций *Anemonoides sylvestris* в разных сообществах. По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – доля особей, %.

Сообщества: 1 – полидоминантные остепненные луга, 2 – полидоминантные остепненные луга с одиночными генеративными деревьями. Онтогенетические состояния особей: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Fig. 7. Ontogenetic spectra of *Anemonoides sylvestris* coenopopulations in different variants of plant communities. Ontogenetic stages are indicated on the X-axis, and the percentage of the total number of individuals on the Y-axis.

Communities: 1 – polydominant steppe meadows, 2 – steppe meadow sites under single generative trees. Ontogenetic stages: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *g*₁ – young reproductive, *g*₂ – mature reproductive, *g*₃ – old reproductive, *ss* – sub-senile, *s* – senile.

Таблица 3. Количественные показатели ценопопуляций *Anemonoides sylvestris* на остепненных лугах памятника природы “Меловицкие склоны”

Table 3. Quantitative indicators of *Anemonoides sylvestris* coenopopulations on steppe meadows of “Melovitskiye Slopes” Natural Monument

Сообщества Communities	<i>N</i>	<i>I</i> _в	<i>I</i> _з	Δ	ω
Полидоминантные остепненные луга Polydominant steppe meadows	75	2.997	2.877	0.153	0.383
Полидоминантные остепненные луга с одиночными генеративными деревьями Polydominant steppe meadows with single generative trees	13	6.00	5.302	0.124	0.373

Примечание. *N* – плотность, *I*_в – индекс восстановления, *I*_з – индекс замещения, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности популяции.

Note. *N* – density, *I*_в – recovery index, *I*_з – replacement index, Δ – age index, ω – index of population efficiency.

деревьями. Освещенность под их кронами составляет около 60% от полной. Известно, что на лугах, зарастающих древесной растительностью, *A. sylvestris* может существовать на первых этапах сукцессии, затем ее ценопопуляция постепенно исчезает (Kwiatkowska-Falinska, Falinsky, 2007). По сравнению с полидоминантными остепненными лугами онтогенетическая структура ценопопуляции отличается: здесь выше участие виргинильных особей, растений генера-

тивного периода меньше в десятки раз. По классификации “дельта-омега” эта ценопопуляция относится к переходным, как и предыдущая. Показатели популяционных значений характеризуют ее как высокоэффективную, поскольку более 80% особей относится к прегенеративному периоду. Это указывает на возможность перехода растений в генеративное состояние. Однако в таких фитоценоотических условиях увеличение численности возможно только при их изменении:

улучшении светового довольствия напочвенного покрова, возникновении зоогенных микросайтов (пороев, выбросов и др.), которые необходимы для семенного и вегетативного размножения. Площадь элементарной демографической единицы для полидоминантных остепненных лугов с одиночными генеративными деревьями возрастает до 12 м² при численности — 180 партикул.

На территории памятника природы “Меловицкие склоны” *A. sylvestris* возобновляется преимущественно вегетативным способом. Оптимальные условия для развития ее ценопопуляции создаются на полидоминантных остепненных лугах. Здесь формируется вегетативно-полночленный онтогенетический спектр левостороннего типа с максимумом на имматурных особях, при котором поддерживается устойчивый оборот поколений. В полидоминантных сообществах с деревьями показатели плотности значительно снижаются. Однако спектр остается полночленным, что говорит о хорошем потенциале ценопопуляции. Сравнение размеров ЭДЕ в этих сообществах позволяет прийти к выводу о том, что для поддержания ценопопуляции *A. sylvestris* вегетативным способом необходимо 150–180 особей. Такая численность достигается на меньшей площади при большей освещенности обитаемого пространства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение *Anemonoides sylvestris* на территории памятника природы “Меловицкие склоны” позволило выявить некоторые свойства поведения, согласно типам, которые предложены О.В. Смирновой (1987). У вида отмечены следующие признаки реактивных видов — большое число легких семян, которые разносятся ветром, способность к вегетативному размножению глубоко омоложенными партикулами. При этом *A. sylvestris* имеет также свойства, которые характерны толерантным видам: достаточно позднее начало вегетативного размножения, низкая интенсивность процессов роста, небольшие размеры. Благодаря сочетанию черт реактивных и толерантных видов у *A. sylvestris* появляется возможность длительное время удерживать территорию за счет многочисленных особей вегетативного происхождения. Это осуществляется благодаря резерву в виде почек на придаточных корнях взрослых растений, который обеспечивает приток новых партикул

в сообщество. Однако вид плохо переносит снижение освещенности и теряет свои позиции при затенении древесными растениями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа Е.В. Ручинской и А.В. Горнова выполнена в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН за счет средств государственного задания по теме “Биоразнообразие и экосистемные функции лесов” (Регистрационный номер НИОКТР 124013000750-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barykina] Барыкина Р.П. 1995. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе Ranunculaceae. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 100(5): 53–64.
- [Barykina, Potapova] Барыкина Р.П., Потапова Н.Ф. 1994. Биоморфологический анализ видов рода *Anemone* L. флоры бывшего СССР в ходе онтогенеза. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 99 (5): 124–137.
- [Bobrov] Бобров Ю.А. 2012. Определительный ключ для системы жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962). — В кн.: Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров. С. 79–91.
- [Caucasian...] Конспект флоры Кавказа. 2012. СПб., М. Т. 3(2). 623 с.
- [Conpectus...] Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. 2012а. Новосибирск. 640 с.
- [Conpectus...] Конспект флоры Восточной Европы. 2012b. Т. 1. М., СПб. 630 с.
- [Evstigneev et al.] Евстигнеев О.И., Ручинская Е.В., Горнов А.В. 2018. Изменение остепненных лугов в широколиственно-лесной зоне под воздействием палов и хозяйственной деятельности (Брянская обл.). — Бот. журн. 103 (12): 1552–1564. <https://doi.org/10.1134/S0006813618120049>
- [Glotov] Глотов С.В. 2013–2014. Растения Северного Урала. — Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2019. <http://www.plantarium.ru/page/flora/id/42.html>
- [Gornov et al.] Горнов А.В., Панасенко Н.Н., Комарова М.В., Тарасенко А.В. 2013. Некоторые особенности популяционной биологии *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) в Брянской области. — Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 1(1): 25–30.
- [Gornov et al.] Горнов А.В., Ручинская Е.В., Евстигнеев О.И., Панасенко Н.Н. 2020. Памятник природы “Меловицкие склоны”: структура и динамика растительного покрова. М. 126 с.
- [Gornova, Evstigneev] Горнова М.В., Евстигнеев О.И. 2016. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Melan-*

- drium dioicum* (Caryophyllaceae) в высокотравных ельниках зоны широколиственных лесов (Брянская область). — Бот. журн. 101 (8): 896–910.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616080020>
- [Ильина] Ильина В.Н. 2009. Некоторые результаты исследований ценопопуляций *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) в Самарском Заволжье. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 18 (4): 159–170.
- Jackowiak B., Celka Z., Chmiel J., Latowski K., Zukowski W. 2007. Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland). — Biodiv. Res. Conserv. 5–8: 95–127.
- [Красная...] Красная книга Калужской области. 2015а. Т. 1. Калуга. 536 с.
- [Красная...] Красная книга Курской области. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2002. Т. 2. Тула. 165 с.
- [Красная...] Красная книга Московской области. 2018. Издание третье. М.О. 810 с.
- [Красная...] Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 2015b. Минск. 448 с.
- Kwiatkowska-Falinska A.J., Falinski J.B. 2007. Conditions of the Occurrence of *Anemone sylvestris* in a Kettle Hole in North-Eastern Poland. — Acta Societatis Botanico-rum Poloniae. 76(2): 133–140.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2007.017>
- [Левина] Левина Р.Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М. 358 с.
- [Metodicheskie...] Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. 2010. М. 383 с.
- [Одум] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
- [Osmanova, Zhivotovsky] Османова Г.О., Животовский Л.А. 2020. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений. — Известия РАН. Серия Биологическая. 2: 144–152.
- [Panasenko et al.] Панасенко Н.Н., Евстигнеев О.И., Горнов А.В., Ручинская Е.В. 2015. К флоре памятника природы “Меловицкие склоны” (Брянская область). — Бюллетень Брянского отделения РБО. 2 (6): 17–25.
- [Postanovlenie...] Постановление правительства РФ от 10 ноября 2015 г. № 1213 “О внесении изменений в правила противопожарного режима в Российской Федерации”.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. М.-Л. 6: 7–204.
- [Red...] Красная книга Брянской области. 2016. 2-е издание. Брянск. 432 с.
- [Red...] Красная книга Смоленской области. 2012.
<http://www.redbook67.ru/> (дата обращения 15.05.2019)
- [Ruchinskaya] Ручинская Е.В. 2019. Структурное и видовое разнообразие растительности остепненных лугов в зоне широколиственных лесов (на примере памятника природы “Меловицкие склоны”, Брянская обл.): Дис. ... канд. биол. наук. М. 197 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1967. Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). — Биологические науки. 9: 76–84.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 208 с.
- [Smirnova, Todorova] Смирнова О.В., Торопова Н.В. 2004. Общие представления популяционной биологии и экологии растений. — В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 1. С. 154–164.
- [Starostenkova] Старостенкова М.М. 1976. Род ветреница. — В кн.: Биол. флора Московской области. М. С. 119–138.
- [Tsenopopulatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки. 2: 7–34.
- [Vostochnoeuropeiskie...] Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М. 364 с.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ... докт. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина Л.Г. 1993. Мониторинг фитопопуляций. — Успехи современной биологии. 113(4): 402–414.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1987. Динамика популяции луговых растений: Автореф. дис. д-ра биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- [Zozulin] Зозулин Г.М. 1959. Подземные части основных видов растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника. Курск. 5: 3–314.

AGE STAGES AND STATE OF COENOPOPULATIONS OF *ANEMONOIDES SYLVESTRIS* (RANUNCULACEAE) IN STEPPE MEADOWS (BRYANSK REGION)

E. V. Ruchinskaya^{1,*}, A. V. Gornov¹, N. S. Barabanshchikova²

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences
Profsoyuznaya Str., 84/32, Moscow, 117997, Russia

²Moscow Pedagogical State University, Institute of Biology and Chemistry
Kibalchicha Str., 6, Moscow, 129164, Russia

*e-mail: Ruchinskaya@cepl.rssi.ru

The particular ontogeny of *Anemonoides sylvestris* was studied in the territory of the Melovitskiye Slopes Natural Monument (south-east of the Bryansk Region). 8 ontogenetic stages (juvenile, immature, virginile, young reproductive, mature reproductive, old reproductive, subsenile, senile) were distinguished in the development of root sprouts. The state of *A. sylvestris* coenopopulations was estimated in polydominant steppe meadows and steppe meadows with single generative trees. The ontogenetic spectra of *A. sylvestris* belong to left-hand type. The turnover of generations in the *A. sylvestris* populations can take place only when this ontogenetic structure is maintained. For both types of communities, minimum area and minimum number of the individuals for successful turnover have been identified. 150–180 individuals are needed to maintain the coenopopulations of *A. sylvestris* vegetatively. This number may be achieved on a smaller area with greater illuminance of the habitat.

Keywords: *Anemonoides sylvestris*, ontogeny, coenopopulation, characteristic ontogenetic spectrum, elementary demographic unit, steppe meadow, Bryansk Region, distance of seed dispersal

ACKNOWLEDGEMENTS

The work of E.V. Ruchinskaya and A.V. Gornov was carried out within the framework of the State contract with CEPF RAS “Biodiversity and ecosystem functions of forests” (№ 124013000750-1).

REFERENCES

- Barykina R.P. 1995. Multivariety of methods of natural vegetative reproduction and expansion in the family Ranunculaceae. — Byulleten' MOIP. Otdelenie biologicheskoe. 100(5): 53–64 (In Russ.).
- Barykina R.P., Potapova N.F. 1994. Biomorphological analysis of *Anemone* L. species during ontogenesis. — Byulleten' MOIP. Otdelenie biologicheskoe. 99 (5): 124–137 (In Russ.).
- Bobrov Yu.A. Opredelitel'nyi klyuch dlya sistemy zhiznennykh form I.G. Serebryakova (1962) [The key to the system of life forms of I.G. Serebryakov]. — In: Aktual'nye problemy sovremennoi biomorfologii [Actual problems of modern biomorphology]. Kirov. P. 79–91 (In Russ.).
- Caucasian flora conspectus. 2012. Saint-Petersburg, Moscow. Vol. 3(2). 623 p.
- Conspectus florae Rossiae Asiaticae: plantae vasculares. 2012a. Novosibirsk. 640 p. (In Russ.).
- Conspectus florae Europae Orientalis. 2012b. Vol. 1. Moscow, St. Petersburg. 630 p. (In Russ.).
- Evstigneev O.I., Ruchinskaya E.V., Gornov A.V. 2018. Changes of steppe meadows in broad-leaved forest zone under impact of grass burning and economic activities (Bryansk region). — Bot. Zhurn. 103 (12): 1552–1564 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813618120049>
- Glotov S. 2013–2014. Rasteniya Severnogo Urala [Plants of North Ural]. — Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007–2019 (In Russ.).
<http://www.plantarium.ru/page/flora/id/42.html>
- Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Evstigneev O.I., Panasenkov N.N. 2020. Pamyatnik prirody “Melovitskiye sklonny”: struktura i dinamika rastitelnogo pokrova (The natural monument “Melovitskiye slopes”: Structure and dynamics of vegetation cover). Moscow. 126 p. (In Russ.).
- Gornov A.V., Panasenkov N.N., Komarova M.V., Tarasenko A.V. 2013. Some features of the population biology of *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) in the Bryansk region. — Bulletin of Bryansk dept. of RBS. 1(1): 25–30 (In Russ.).
- Gornova M.V., Evstigneev O.I. 2016. Ontogeny and state of coenopopulations of *Melandrium dioicum* (Caryophyllaceae) in tall herb spruce forests in broadleaved forest zone (Bryansk region). — Bot. Zhurn. 101(8): 896–910 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813616080020>

- Il'ina V.N. 2009. Some results of researches cenopopulations *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) in Samara Zavolzh'e. — Samarskaya Luka: problemy regional'noy ekologii. 18(4): 159–170 (In Russ.).
- Jackowiak B., Celka Z., Chmiel J., Latowski K., Zukowski W. 2007. Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland). — Biodiv. Res. Conserv. 5–8: 95–127.
- Krasnaya kniga Kaluzhskoy oblasti [Red data book of Kaluga region]. 2015a. Vol. 1. Kaluga. 536 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kurskoy oblasti. Redkie i ischezayushchie vidy rasteniy i gribov [Red data book of Kursk region. Rare and endangered species of plants and fungus]. 2002. Vol. 2. Tula. 165 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti [Red book of Moscow region]. 2018. Third edition. Moscow region. 810 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Belarus'. Rasteniya: redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy dikorastushchikh rasteniy [Red book of Republic of Belarus. Plants: rare and endangered species of wild plants]. 2015b. Minsk. 448 p. (In Russ.).
- Kwiatkowska-Falinska A.J., Falinski J.B. 2007. Conditions of the Occurrence of *Anemone sylvestris* in a Kettle Hole in North-Eastern Poland. — Acta Societatis Botanico-rum Poloniae. 76(2): 133–140.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2007.017>
- Levina R.E. 1957. Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan [Dissemination ways of fruits and seeds]. Moscow. 358 p. (In Russ.).
- Metodicheskie podhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v bassejne maloy reki. 2010 [Methodical approaches to the ecological assessment of forest cover in small river basin]. Moscow. 383 p. (In Russ.).
- Odum E. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Osmanova G.O., Zhivotovsky L.A. 2020. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. — Biology Bulletin. 47(2): 141–148.
- Panasenko N.N., Evstigneev O.I., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V. 2015. Flora of the Natural Monument "Melovitskie sklony" (Bryansk region). — Byulleten' Brianskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. 2: 17–25 (In Russ.).
- Postanovlenie pravitel'stva RF ot 10 noyabrya 2015 g. № 1213 "O vnesenii izmenenii v pravila protivopozharnogo rezhima v Rossiiskoi Federacii" [Decree of the Russian Federation Government of November 10, 2015 No. 1213 "On amendments to the fire regulations in the Russian Federation"] (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. — Trudy BIN RAN SSSR. Seria 3. Geobotanika. Moscow-Leningrad. 6: 77–204 (In Russ.).
- Red book of Smolensk region. 2012.
<http://www.redbook67.ru/> (accessed 15 May 2019) (In Russ.).
- Red data book of Bryansk region. Second edition. 2016. Bryansk. 432 p. (In Russ.).
- Ruchinskaya E.V. 2019. Strukturnoe i vidovoe raznoobrazie rastitel'nosti ostepennukh lugov v zone shirokolistvennykh lesov (na primere pamyatnika prirody "Melovitskie sklony", Bryanskaya oblast' [Structural and species diversity of steppe meadow vegetation in the deciduous forest zone (on the example "Melovitskie slopes" natural monument, Bryansk region): Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 197 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynykh [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1967. Zhiznennyi tsikl proleski sibirskoi (*Scilla sibirica* Andr.) [Life cycle of Siberian bluebell (*Scilla sibirica* Andr.)]. — Biologicheskie nauki. 9: 76–84 (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1987. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov [The structure of deciduous forests grass cover]. Moscow. 208 c. (In Russ.).
- Smirnova O.V., Palenova M.M., Komarov A.S. 2002. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. — Ontogenez. 33(1): 5–15 (In Russ.).
- Smirnova O.V., Toropova N.V. 2004. Obshchie predstavleniya populyatsionnoy biologii i ekologii rastenii [General views of population biology and plant ecology]. In: Vostochnoevropeiskie lesa [Eastern European forests]. Moscow. B. 1. P. 154–164 (In Russ.).
- Starostenkova M.M. 1976. Rod vetrenitsa [Genus anemone]. — In: Biol. flora Moskovskoy oblasti. Moscow. P. 119–138 (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rasteniy (oчерki populyztsionnoy biologii) [Coenopopulations of plants (essays of plant population biology)]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsia vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age spectrum of coenopopulations as a function of time and energy wave processes]. — Nauchnye doklady Vyshey shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Vostochnoevropeiskie shirokolistvennyye lesa [East-European broad-leaved forests]. 1994. Moscow. 364 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1994. The structure of seed plants populations and the problems of its monitoring: Diss. ... Doct. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B., Smirnova O.V., Komarov A.S., Khani-na L.G. 1993. Monitoring of fitopopulations. — Uspekhi sovremennoy biologii. 113(4): 402–414 (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. — Russian Journal of Ecology. 32(1): 1–5.

- Zhukova L.A. Dinamika populyatsii lugovykh rasteniy [Population dynamics of meadow plants]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Novosibirsk. 1987. 32 p. (In Russ.).
- Zozulin G.M. 1959. Podzemnye chasti osnovnykh vidov rasteniy i assotsiatsiy plakorov srednerusskoy lesostepi v svyazi s voprosami formirovaniya rastitel'nogo pokrova [The underground parts of the main plant species and associations of the plains of the Central Russian forest-steppe in connection with the formation of vegetation]. — Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika. Kursk. 5: 3–314 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *Pinguicula vulgaris* (LENTIBULARIACEAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2024 г. Л. А. Николаева (Пушкарева)^{1,*}, Г. Е. Титова¹

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

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

Поступила в редакцию 19.09.2024 г.
Получена после доработки 02.10.2024 г.
Принята к публикации 19.11.2024 г.

Изучены особенности биологии цветения и опыления *Pinguicula vulgaris* в различных местах ее произрастания на Северо-Западе России — в окр. пос. Пудость и Глядино на территории Ленинградской области (Гатчинский и Ломоносовский р-ны соответственно) и в окр. пгт. Ревда на территории Мурманской области (Ловозерский р-н). На основании данных по поведению органов цветка и важнейших репродуктивных характеристик (обычное отсутствие геркогамии и дихогамии, индекс Р/О, промежуточный между клейстогамами и облигатными автогамами, прорастание пыльцы в пыльниках еще в бутонах, с высоким процентом ее “естественной фертильности” и вращением пыльцевых трубок в собственное рыльце без явных морфологических признаков самонесовместимости) сделан вывод о преобладании во всех популяциях автогамного способа опыления, в виде бутонной автогамии. Наряду с этим во всех популяциях выявлена и способность особей к перекрестному опылению — ксеногамии, однако резко ограниченной редкостью случаев геркогамии. Это подтверждено сравнением уровня завязываемости семян при свободном опылении цветков и искусственном исключении в них перекрестного опыления с использованием изоляторов (его повышение в первом случае лишь на 15%). Поддержаны представления некоторых авторов о *P. vulgaris* как о преимущественно самоопыляемом виде, основанные, главным образом, на изучении его субарктических популяций: переход *P. vulgaris* к доминантному самоопылению отмечен не только в субарктическом поясе, но и в умеренных широтах в Ленинградской области, и очевидно связан с низкой активностью насекомых-опылителей в этих условиях.

Ключевые слова: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Ленинградская область, Мурманская область, биология цветения и опыления, автогамия, ксеногамия

DOI: 10.31857/S0006813624120042, EDN: NNWLXO

Pinguicula vulgaris L. (жирынка обыкновенная) — многолетнее травянистое растение с прикорневой розеткой листьев, короткими волокнистыми корнями и цветками на невысоком цветоносе. Как и остальные виды сем. Lentibulariaceae Rich., *Pinguicula vulgaris* относится к группе плотоядных организмов (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Zemskova, 1981 и др.). По системе S. Casper (1966), во многом подтвержденной молекулярно-филогенетическими данными (Cieslak et al., 2005; Degtjareva et al., 2006; Shimai et al., 2021), вид принадлежит к подроду *Pinguicula* Casper рода *Pinguicula* L. (секция *Pinguicula* Casper).

Произрастание *P. vulgaris* приурочено главным образом к северным районам Европы, За-

падной Сибири и Америки (с умеренным и субарктическим климатом), однако она встречается также и на юге Европы и Сибири — преимущественно в горных районах с холодным климатом (Casper, 1966; Arkticheskaya..., 1983; Legendre, 2000 и др.). Во многих регионах, в том числе на территории России, вид часто представлен локальными малочисленными популяциями, в связи с чем он имеет статус редкого и охраняемого (Chervona..., 2009; Krasnaya..., 2015, 2016; Red..., 2017; Latvijas..., 2022). В частности, в большинстве областей Северо-Западного региона России *P. vulgaris* встречается редко и рассеяно, а в Ленинградской, Псковской и Вологодской областях занесена в региональные Красные книги (Red...,

2000; Krasnaya..., 2004, 2014, 2018; Smidt, 2005). Исключение составляет Мурманская область (субарктический пояс), где она распространена довольно широко — как в тундровом, лесотундровом и горнотундровом поясах, так и в редкостойных лесах (Floga..., 1966).

Разработка стратегии сохранения *P. vulgaris* в различных регионах нуждается в детальном изучении различных аспектов ее репродуктивной биологии, способствующим более полному пониманию особенностей развития этих своеобразных организмов и выявлению факторов, ограничивающих их репродуктивный успех. Одним из недостаточно изученных и спорных вопросов в этой области являются способы опыления *P. vulgaris*, от успеха реализации которых зависит ежегодная продукция ее семян. Большинство исследователей полагают, что вид способен и к перекрестному опылению, и к самоопылению. Однако, по мнению одних авторов (Warming, 1886; Heslop-Harrison, 2004), *P. vulgaris* — преимущественно ксеногамный вид, что основано главным образом на наблюдениях за поведением органов цветка при его посещении насекомыми. Другие авторы считают, что ей свойственно доминантное самоопыление — вследствие обычного отсутствия пространственной изоляции пыльников и рыльца в цветках (геркогамии) и прорастания их пыльцы прямо в пыльниках (Heide, 1912; Casper, 1966; Molau, 1993). Для подтверждения этой точки зрения U. Molau (1993) были также привлечены такие критерии как индекс Р/О *P. vulgaris* (соотношение количества пыльцы в пыльниках и семязачатков в завязях) и уровень завязываемости ее семян в экспериментах с изоляцией цветков и при свободном опылении (для проверки наличия самосовместимости). Имеются также и сообщения о возможности реализации у *P. vulgaris* клейстогамии (Casper, 1966; Zemskova, 1981).

Противоречия в мнениях могут быть связаны как с разными методическими подходами к изучению процессов опыления, так и с проведением наблюдений в различных экологических условиях произрастания *P. vulgaris* — в Британии с мягким умеренно-континентальным климатом морского типа (Heslop-Harrison, 2004), Швеции, Гренландии и Исландии с более суровым субарктическим климатом (Heide, 1912; Molau, 1993). Это предположение нуждается в проверке с при-

влечением данных по биологии цветения и опыления *P. vulgaris* из других мест произрастания, причем в контрастных экологических условиях и с использованием эмбриологического подхода к анализу прогамной фазы и процесса оплодотворения. Такой подход позволяет оценить наличие морфологических признаков самонесовместимости при росте пыльцевых трубок в тканях столбика и степень участия их половых клеток в оплодотворении.

Цель работы состояла в выявлении способов опыления *P. vulgaris*, произрастающей в различных широтных и климатических условиях на территории Северо-Запада России — умеренных в Ленинградской обл. (окр. пос. Пудость и Глядино, Гатчинский и Ломоносовский р-ны, соответственно) и субарктических — в Мурманской обл. (окр. пгт. Ревда, Ловозерский р-н). Ранее, в ходе изучения репродукции *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской обл., было установлено, что в этой популяции для вида также характерно перекрестное опыление и самоопыление (в виде бутонной автогамии), однако их соотношение выявить не удалось (Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018). Данная работа направлена на уточнение этого вопроса, с привлечением анализа дополнительных показателей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследуемые популяции *Pinguicula vulgaris* на территории Северо-Запада России различаются не только по их расположению в различных широтах и климатических поясах, но и по другим характеристикам. Обе популяции в Ленинградской области расположены на Ижорской возвышенности, с удалением друг от друга примерно на 20 км и относительно близко к Финскому заливу (20–30 км). Однако в Пудости популяция приурочена к надпойменной террасе речной долины р. Ижора, тогда как в Глядино — к склону невысокого холма, с одной стороны граничащего со склоновым ключевым болотом, с другой — с невысоким елово-ольхово-березовым лесом. В Мурманской области популяция расположена в горном массиве Ловозерские тундры и приурочена к правому берегу горного ручья Ильмайок с зеленомошнотравяно-кустарничковыми сообществами. Несмотря на то, что популяции также различаются по занимаемой площади, микрорельефу местно-

сти, кислотности почв и другим характеристикам (см. Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023; Nikolaeva (Pushkareva), 2023), в целом, условия произрастания в них *P. vulgaris* являются типичными для всех жирянок. Это — открытые местообитания с хорошей освещенностью и высокой влажностью почв, слабозадернённые территории с невысоким травяным ярусом (Gilmour, Walters, 1954; Legendre, 2000; Heslop-Harrison, 2004, и др.). Некоторое исключение в этом отношении составляет глядинская популяция *P. vulgaris*, частично затененная лесом — в отличие от пудожской и ревдинской популяций, с полностью открытыми территориями.

Наблюдения по биологии цветения *P. vulgaris*, сбор и фиксацию материала производили в июне—августе 2019—2021 гг.

Прижизненные наблюдения осуществляли с использованием стереомикроскопа Stemy-2000 (Carl Zeiss, Germany).

Тонкие детали строения цветков и их органов изучали методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). С этой целью образцы фиксировали в 2.5%-ном глutarовом альдегиде на фосфатном буфере (pH 7.0). После фиксации образцы отмывали фосфатным буфером (pH 7.0), обезвоживали (в этаноле, ацетоне и изоамилацетате), высушивали в изоамиловом эфире уксусной кислоты на приборе “Critical point drying” и напыляли смесью палладия с золотом. Анализ образцов проводили на сканирующем электронном микроскопе JSM6390 LA (Jeol, Hitachi) ЦКП БИН РАН (отделение сканирующей электронной микроскопии).

Цитозембриологический анализ осуществляли на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой цитозембриологической методике (Pausheva, 1980). Материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этанол : формалин : ледяная уксусная кислота = 100 : 7 : 7). Срезы толщиной 10—12 мкм получали на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany), окрашивали гематоксилином по Эрлиху, с подкраской алциановым синим и последующим заключением в Mowiol 4—88 (Fluka, Germany). При анализе процессов оплодотворения, развития семязачатков и семян в массовом количестве применяли метод их экспресс-диагностики, с просветлением материала в смеси хлоралгидрат : глицерин : дист. вода = 8 : 1 : 2 (Barykina et al., 2004)

и последующим анализом с использованием дифференциально-интерференционного контраста (ДИК).

Подсчет количества пыльцевых зерен в пыльниках и семязачатков в завязях, их соотношения (индекс Р/О), степень их выполненности и фертильность пыльцы оценивали в цветках и бутонах, собранных в естественных условиях в 2021 г., в расчете на особь (обычно одна особь — один цветок). Степень выполненности пыльцы и семязачатков оценивали на давленных препаратах, пыльцевых зерен — ацетокарминовым методом и с помощью окрашивания основным фуксином по Фельгену и сафранином с подкраской алциановым синим (пыльники предварительно окрашивали и извлекали из них пыльцу); подсчет количества пыльцы производили на оба пыльника цветка. Степень выполненности семязачатков в завязях оценивали путем экспресс-диагностики методом ДИК. Фертильность пыльцы (также в обоих пыльниках) оценивали оригинальным методом, по ее способности к прорастанию в естественных условиях — непосредственно в пыльниках (“естественная фертильность”); при оценке количества прорастающей пыльцы в пыльниках учитывали только полностью выполненные пыльцевые зерна. Для выявления половых элементов в пыльцевых трубках использовали окраску ацетокармином и основным фуксином по Фельгену с подкраской алциановым синим. Пыльцевые трубки в завязи и каллозные пробки выявляли методом флуоресцентной микроскопии с обработкой изолированной плаценты с семязачатками 0.1%-ным раствором анилинового синего, дающих свечение при реакции с каллозой (Metodicheskie..., 1981). Для проверки готовности рыльца пестика к восприятию пыльцы применяли 1%-ный раствор перманганата калия; зоны восприятия при этом должны приобретать темно-коричневую окраску (Robinsohn, 1924).

Эксперименты по оценке уровня завязываемости семян в изолированных неэмаскулированных цветках проводили в 2021 г. на растениях, интродуцированных ранее на территорию БИН РАН из Глядино (успешность интродукции подтверждена ежегодным обильным цветением и плодоношением растений). В качестве контроля использовали цветки при свободном опылении. Цветки изолировали на стадии плот-

ного бутона с помощью вентилируемых капроновых колпачков, с их последующим удалением через 2–3 недели. В каждом варианте опыления использовали по 30 одноцветковых особей.

Постоянные и временные препараты анализировали на световых микроскопах AxioPlan 2 (Carl Zeiss, Germany), а также Axio Imager Z1 (Carl Zeiss, Germany) оборудования ЦКП БИН РАН “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов”. Фотографии получали с помощью камер AxioCam MRc3, AxioCam MRc5 и программного обеспечения Zen Blue Editor и AxioVision (Carl Zeiss, Germany). Пыльцевые трубки анализировали с помощью флуоресцентной микроскопии при использовании широкопольного фильтра F1 на микроскопе Axio Imager Z1.

Средние показатели вычисляли как среднее арифметическое со стандартной ошибкой ($M \pm m$). Статистическую обработку данных проводили в программе STATISTICA 12 с применением описательной статистики. В связи с тем, что распределения значений уровня завязываемости семян в экспериментах с искусственным опылением цветков отличались от нормального, оценку достоверности различий проводили с использованием непараметрического критерия Манна–Уитни (z).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Массовое цветение *Pinguicula vulgaris* в окр. пос. Пудость Ленинградской области обычно происходит во второй половине июня, в окр. пос. Глядино (вследствие частичной затененности данной популяции) несколько позднее – в третьей декаде июня – начале июля. В Ловозерских тундрах Мурманской области (окр. пос. Ревда) его сроки также более поздние (третья декада июня – начало июля), но, очевидно, обусловлены более поздним началом вегетации растений в этом регионе. Следует отметить, что на сроки цветения *P. vulgaris* влияют не только широты ее произрастания (умеренные в Ленинградской обл., субарктические в Мурманской обл.), но и неблагоприятные погодные условия в ходе вегетации, в частности, жаркие и засушливые периоды во время бутонизации. Следствием этого является смещение массового цветения на несколько более ранние сроки, причем особенно они ска-

зываются в пудожской и ревинской популяциях, расположенных на открытых территориях (см. Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023).

Цветение особей достаточно синхронное: хотя его общий период составляет 2–3 недели (в Глядино, из-за частичного затенения территории, несколько более растянутый – до 3.5 недель), массовое цветение (как и его завершение) достигается быстро – в течение недели. Характерно, что вследствие особенностей развития соцветия *P. vulgaris* и других жирянок – сидячего зонтика, включающего до 13 цветков, но часто редуцированного до одноцветкового зонтика (Degtjareva, Sokoloff, 2012), во всех популяциях преобладают одноцветковые особи; двухцветковые особи были редки (менее 10% в каждой популяции). Длительность цветения отдельного цветка обычно составляла 5–7 дней, но иногда и более – до 10–12 дней, что возможно связано с задержкой или отсутствием опыления. Цветение дополнительных цветков у двуцветковых особей, вследствие их более позднего развития, как правило, также более позднее, хотя примерно той же продолжительности, что и у первого цветка.

Анализ структуры цветков *P. vulgaris* из Пудости и Ревды показал, что они устроены также, как и в глядинской популяции. Они сине-фиолетовые, зигоморфные, обоеполые, с 5-лопастными чашечкой и венчиком. Чашечка и венчик двугубые, в нижней части срастаются в виде трубки – короткой в чашечке и длинной – в венчике; нижняя часть трубки формирует длинный и узкий шпорец, содержащий железки-нектарники. В зеве венчика – на нижней губе, присутствует светлое пятно, покрытое длинными многоклеточными булавовидными железками, выполняющими функцию привлечения насекомых (рис. 1, *1a, b, 2a, b*). Андроец из 2 тычинок; гинецей из двух почти полностью сросшихся плодolistиков. Каждая тычинка состоит из короткой толстой тычиночной нити и пыльника. Столбик пестика короткий, оканчивается двугубым рыльцем, губы которого различаются по строению. Нижняя губа нависает над пыльниками и имеет вид широкой пластинки с неровными краями, покрытой одноклеточными папиллами; верхняя губа представлена узким, изогнутым на верхушке шиловидным отростком, расположенным перпендикулярно нижней губе, но также покрытым папиллами. Завязь относительно

крупная, округлая, с многочисленными семязачатками на центральной плаценте, покрыта с поверхности железками, сходными с ловчими железками листьев (рис. 1, 3a, b) (подробнее — см. Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018).

Поведение органов цветка в ходе цветения также сходно с таковым *P. vulgaris* из Глядино, что проявляется:

— в тесном контакте пыльников с нижней губой рыльца на стадии плотного, но готового к раскрытию бутона (рис. 2, 1a–2b);

— вскрывании пыльников на вершине продольной бороздой, в зоне контакта с рыльцем, и начале прорастания пыльцы в большинстве из них на стадии “рыхлого” бутона, при одновременном развитии восприимчивости поверхности рыльца к рецепции пыльцы — как по краю завернутой нижней губы, в зоне контакта с пыльниками (в меньшей степени на верхней поверхности), так и в шпоровидном отростке, но лишь в зоне узкого кольца, возле входа в канал столбика (рис. 2, 3a–5b);

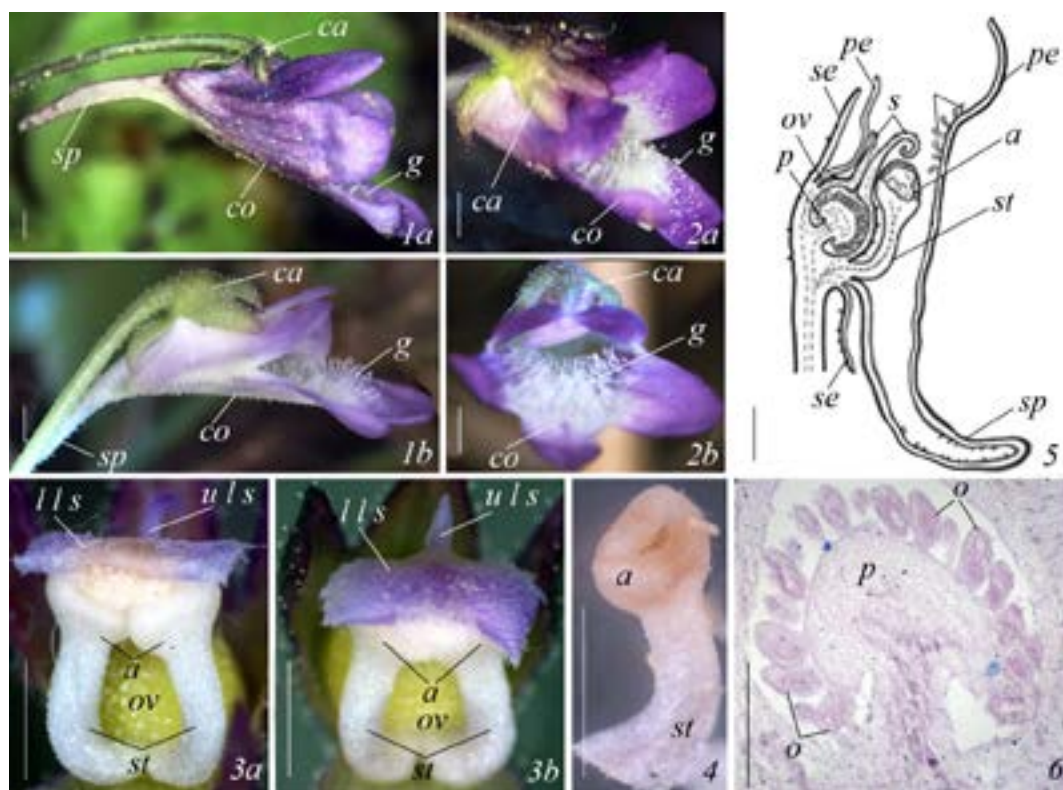


Рис. 1. Строение цветка *Pinguicula vulgaris*, произрастающей в Ленинградской и Мурманской областях (1a, 2a, 3a, 4, 6 — Ревда, 1b, 2b, 3b — Пудость).

1a–2b — внешний вид цветка (1a, b — вид сбоку, 2a, b — вид спереди), 3a, b — репродуктивные органы — пестик и две тычинки, находящиеся в тесном контакте (вид спереди), 4 — тычинка (в апикальной части пыльника видна борозда вскрывания), 5 — строение цветка на продольном срезе (схемат.), 6 — строение плаценты завязи с многочисленными семязачатками; a — пыльник, ca — чашечка, co — венчик, g — железки, ll s — нижняя губа рыльца, o — семязачаток, ov — завязь, p — плацента, pe — лепесток, s — рыльце, se — чашелистик, sp — шпорец, st — тычиночная нить, u l s — верхняя губа рыльца.

Масштабная линейка: 1–5 — 1 мм, 6 — 500 мкм.

Fig. 1. Flower structure in *Pinguicula vulgaris* growing in the Leningrad and Murmansk regions (1a, 2a, 3a, 4, 6 — Revda, 1b, 2b, 3b — Pudost').

1a–2b — external view of the flower (1a, b — side view, 2a, b — front view), 3a, b — reproductive organs — pistil and 2 stamens in close contact (front view), 4 — stamen (opening furrow is visible in the apical part of the anther), 5 — flower structure on the longitudinal section (scheme), 6 — placenta of ovary with numerous ovules; a — anther, ca — calyx, co — corolla, g — glands, ll s — lower lip of the stigma, o — ovules, ov — ovary, p — placenta, pe — petal, s — stigma, se — sepal, sp — spur, st — stamen filament, u l s — upper lip of the stigma.

Scale bar: 1–5 — 1 mm, 6 — 500 μ m.

— массовом вращении образующихся пыльцевых трубок в нижнюю губу рыльца и канал столбика на стадии раскрытого цветка (рис. 2, 6, 7 (подробнее — см. также Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018)).

Наряду с этим, как и в Глядино, в Пудости и Ревде отмечены особи *P. vulgaris* с пространственной изоляцией пыльников и рыльца в цвет-

ках (геркогамией). В таких цветках либо обе тычинки, либо одна из них отклоняются от нижней губы рыльца, край которой заворачивается между пыльниками. При этом как на верхней поверхности нижней губы, так и на поверхности шиловидного отростка рыльца все же присутствовали отдельные прорастающие пыльцевые зерна, явно привнесенные с пыльников других цветков (рис. 3, 1, 2).

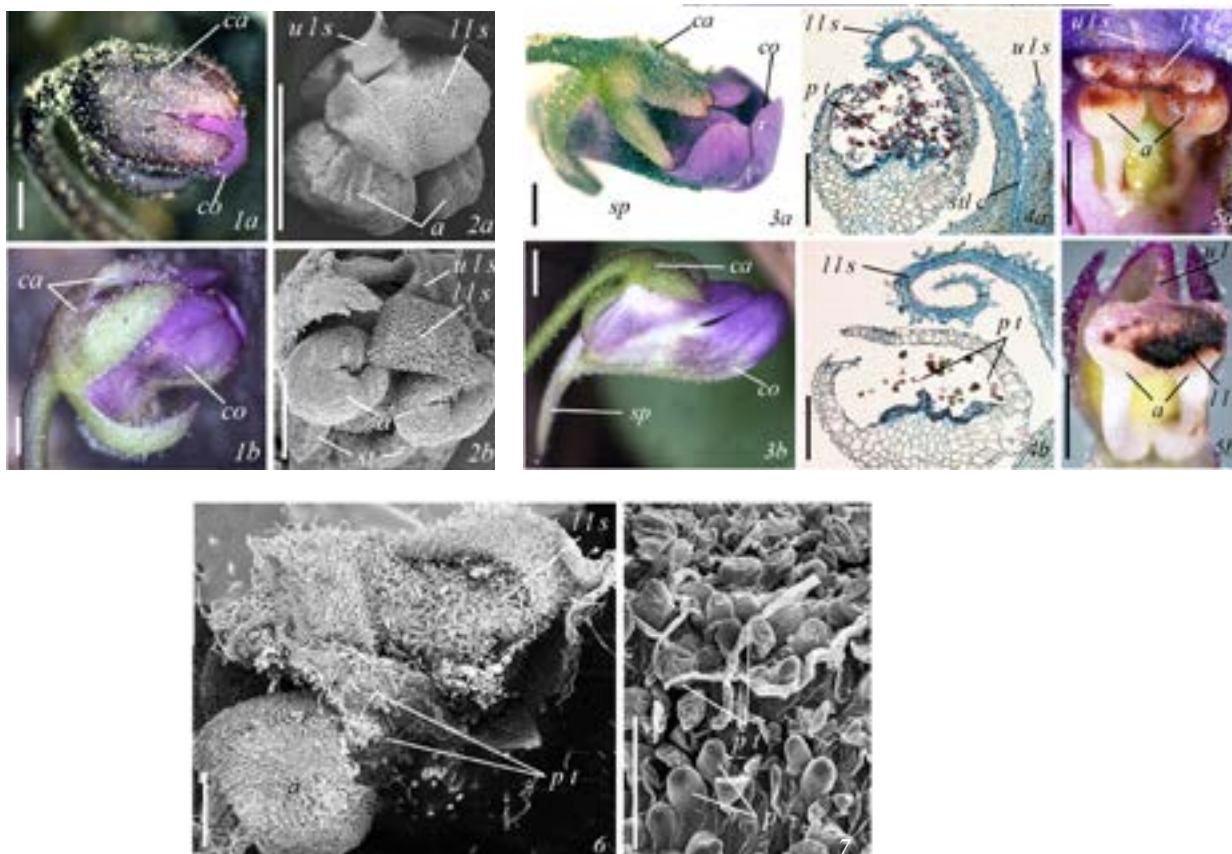


Рис. 2. Строение репродуктивных органов у *Pinguicula vulgaris* на стадиях плотного и рыхлого бутонов (1a–5a, 6, 7 – Ревда, 1b–5b – Пудость).

1a, b – плотный бутон, внешний вид, 2a, b – репродуктивные органы в плотном бутоне (СЭМ), 3a, b – рыхлый бутон, внешний вид, 4a, b – строение пыльника и нижней губы рыльца в рыхлом бутоне на продольном срезе (видна прорастающая пыльца в пыльниках), 5a, b – развитие восприимчивости поверхности рыльца к пыльце в рыхлом бутоне (реакция с 1%-ным раствором перманганата калия), 6, 7 – многочисленные пыльцевые трубки, врастающие в поверхность нижней губы рыльца (СЭМ, 7 – увел.); a – пыльник, ca – чашечка, co – венчик, lls – нижняя губа рыльца, p – папиллы, pt – пыльцевая трубка, sp – шпорец, st – тычиночная нить, stl c – канал столбика, u ls – верхняя губа рыльца. Масштабная линейка: 1a–3b, 5a, b – 1 мм, 4a, b, 6 – 100, 7 – 50 мкм.

Fig. 2. Structure of reproductive organs in *Pinguicula vulgaris* at the stages of dense flower bud and opening flower bud (1a–5a, 6, 7 – Revda, 1b–5b – Pudost').

1a, b – dense flower bud, appearance, 2a, b – reproductive organs in dense flower bud: (SEM), 3a, b – opening flower bud, appearance, 4a, b – structure of the anther and the lower lip of the stigma in opening flower bud on the longitudinal section (germinating pollen is visible in anthers), 5a, b – development of receptivity of the stigma surface to pollen in opening flower bud (reaction with 1% KMnO₄), 6, 7 – numerous pollen tubes growing into the surface of the lower lip of the stigma (SEM, 7 – magnified); a – anther, ca – calyx, co – corolla, lls – lower lip of the stigma, p – papillae, pt – pollen tube, sp – spur, st – stamen filament, stl c – style canal, u ls – upper lip of the stigma.

Scale bars: 1a–3b, 5a, b – 1 mm, 4a, b, 6 – 100, 7 – 50 µm.

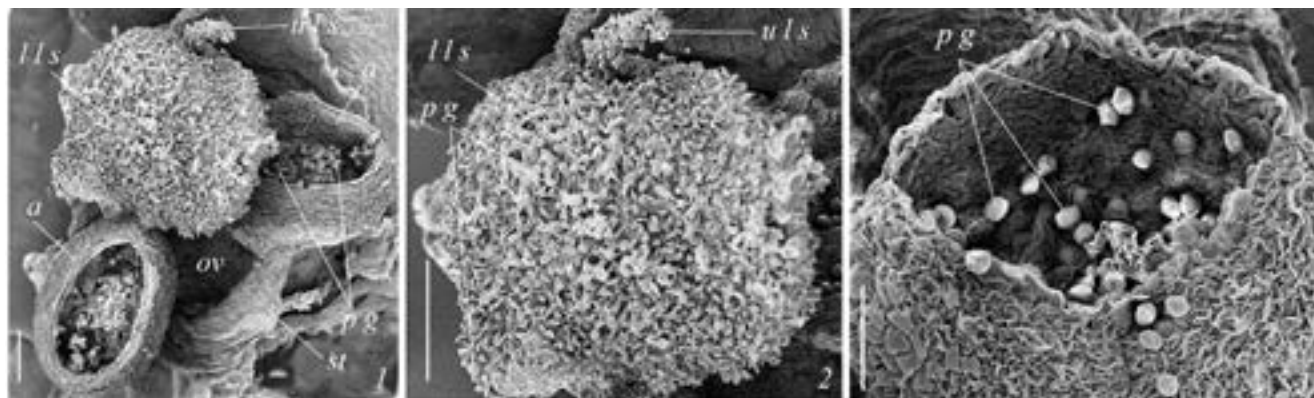


Рис. 3. Пространственная изоляция пыльников и нижней губы рыльца в цветках *Pinguicula vulgaris* (на примере *P. vulgaris* из Ревды).

1 – внешний вид пыльников и нижней губы рыльца, 2 – поверхность нижней губы с пыльцевыми зернами (увел.), 3 – вскрывшаяся апикальная часть пыльника того же цветка, видно отсутствие прорастания пыльцевых зерен в пыльнике (СЭМ); *a* – пыльник, *lls* – нижняя губа рыльца, *ov* – завязь, *pg* – пыльцевые зерна, *st* – тычиночная нить, *u l s* – верхняя губа рыльца.

Масштабная линейка: 100 мкм.

Fig. 3. Spatial isolation of anthers and the lower lip of the stigma in the *Pinguicula vulgaris* flowers (on the example of *P. vulgaris* from Revda).

1 – appearance of the anthers and the lower lip of the stigma, 2 – surface of the lower lip with pollen grains (magnified), 3 – opened apical part of the anther of the same flower, missing germination of pollen grains in the anther is observed (SEM); *a* – anther, *lls* – lower lip of the stigma, *ov* – ovary, *pg* – pollen grains, *st* – stamen filament, *u l s* – upper lip of the stigma.

Scale bar: 100 μ m.

Совокупность этих данных позволяет заключить, что, как и *P. vulgaris* из Глядино, *P. vulgaris* из Пудости и Ревды также свойственно сочетание двух способов опыления – самоопыления (буточной контактной автогамии) и перекрестного опыления (ксеногамии); гейтоногамия почти исключена вследствие преобладания в популяциях одноцветковых особей и более позднего цветения вторых цветков у двуцветковых особей. При этом такие признаки, как отсутствие у большинства их особей диогогамии и геркогамии, массовое прорастание пыльцы в пыльниках уже в бутонах, с вращением пыльцевых трубок в рыльце собственного цветка, указывают на высокую вероятность преобладания у них самоопыления.

Для уточнения соотношения способов опыления у особей *P. vulgaris* во всех исследуемых пунктах Ленинградской и Мурманской областей были изучены их следующие показатели: 1) индекс Р/О; 2) процент “естественной фертильности пыльцы” и наличие морфологических признаков самонесовместимости в ходе прогамной фазы и оплодотворения; 3) уровень завязываемости семян в цветках с их изоляцией без эмаскуля-

ции в сравнении с данным показателем при свободном опылении.

Подсчет количества пыльцы в пыльниках показал, что, несмотря на широкий интервал варьирования этого показателя, его средние значения в Пудости и Ревде были относительно близкими (более 600 шт.), тогда как в Глядино – более высокими (почти в 2 раза выше, чем в Пудости и Ревде). Количество семязачатков в завязях также варьировало, однако их средние значения во всех популяциях были относительно близкими – от 123 до 143 шт., в зависимости от популяции. Вследствие этих различий индекс Р/О в популяциях также различался, составляя 7.3 в Глядино, 6.0 в Пудости и 4.5 в Ревде (табл. 1). Тем не менее, в целом, эти показатели были невысокими и во всех популяциях более близкими даже к клейстогамам, чем к облигатным автогамам (2.7 и 27.7 соответственно; см. Cruden, 1976; Shamrov, 2000), особенно в Мурманской области.

Степень выполненности пыльцы в пыльниках высокая – до 96% в Глядино и Ревде, и 91% в Пудости, хотя встречались отдельные особи и с высоким процентом стерильной пыльцы – до 70% (см. табл. 1). Стерильная пыль-

Таблица 1. Индекс Р/О, доля выполненных и прорастающих пыльцевых зерен у особей *Pinguicula vulgaris* в Ленинградской и Мурманской областях

Table 1. P/O index, the proportion of complete and germinating pollen grains in *Pinguicula vulgaris* individuals in the Leningrad and Murmansk regions

Репродуктивные показатели Reproductive parameters	Пункт исследования Research site		
	Глядино Glyadino	Пудость Pudost'	Ревда Revda
Количество пыльцевых зерен в пыльниках, шт. (<i>n</i> = 30) The number of pollen grains in anthers, pcs (<i>n</i> = 30)	1115.5 ± 186.9 (78–4197)	618.9 ± 55.7 (130–1447)	646.7 ± 57.6 (115–1335)
Количество семязачатков, шт. (<i>n</i> = 30) Number of ovules, pcs (<i>n</i> = 30)	137.5 ± 9.3 (56–245)	123.0 ± 7.73 (13–212)	143.4 ± 8.9 (52–263)
Индекс Р/О (<i>n</i> = 30) P/O index (<i>n</i> = 30)	7.3 ± 0.8 (1.4–20.2)	6.0 ± 0.9 (0.9–25.8)	4.5 ± 0.3 (1.9–7.3)
Выполненные пыльцевые зерна, % (<i>n</i> = 30) Complete pollen grains, % (<i>n</i> = 30)	95.9 ± 2.3 (32.5–100.0)	90.7 ± 1.1 (76.9–99.3)	96.3 ± 0.7 (87.2–100.0)
Количество прорастающей пыльцы в бутонах, % (<i>n</i> = 15) Share of germinating pollen in buds, % (<i>n</i> = 15)	39.3 ± 7.9 (0–71.8)	43.0 ± 5.2 (0–76.9)	56.3 ± 6.5 (0–93.6)
Количество прорастающей пыльцы в раскрывающихся цветках, % (<i>n</i> = 15) Share of germinating pollen in opening flowers, % (<i>n</i> = 15)	43.3 ± 5.2 (0–83.9)	52.2 ± 5.2 (0–92.8)	62.7 ± 2.7 (0–82.7)

Примечание: *n* – выборка (одноцветковые особи), в скобках даны минимальные и максимальные значения показателей.
Notes: *n* – sample (single-flowered individuals); minimum and maximum values of parameters are given in parentheses.

ца отличалась остановкой развития на стадии сильно-вакуолизированной микроспоры и не содержала запасных веществ. Семязачатки были почти 100%-но выполненными, исключая редкие случаи их недоразвития в нижней части плаценты.

Оценка “естественной фертильности пыльцы” показала, что на стадии раскрытия цветка около половины пыльцы в пыльниках уже является проросшей, с наиболее высоким показателем (свыше 60%) в ревинской популяции. Прорастание пыльцы наблюдалось в большинстве цветков (рис. 4, 1, 2), хотя в пыльниках отдельных особей во всех популяциях (13% в Глядино, 33% в Пудости, 7% в Ревде) этого процесса все же не наблюдалось (см. табл. 1). При этом отсутствие проросшей пыльцы или ее очень малое количество (менее 15%), как правило (хотя и не всегда), регистрировалось в пыльниках, лишенных контакта с рыльцем (рис. 3, 1, 3). Оценить динамику показателя в ходе дальнейшего цветения цветков не удалось – в связи со спутанностью длинных пыльцевых трубок и затруднением их подсчета. Однако в целом можно полагать, что доля проросшей пыльцы в большинстве пыльников на поздних стадиях цветения во всех популяциях составляет не менее 60%, что подтверждает ее высокие потенции к участию в самоопылении.

Рост пыльцевых трубок – как в пределах пыльников, так и в тканях пестика в ходе прогамной фазы, в основном осуществляется без отклонений, что свидетельствует об отсутствии проявлений ими морфологических признаков самонесовместимости. Локализация половых элементов в пыльцевых трубках является типичной – и клетки спермиев (с достаточно большим количеством цитоплазмы), и ядро вегетативной клетки, в совокупности составляющие мужскую оплодотворяющую единицу, расположены на апексе трубки (рис. 4, 3–5). После выхода мужской оплодотворяющей единицы в пыльцевую трубку она отсекается от пыльцевого зерна первой каллозной пробкой специфической воронковидной формы, а по мере роста – последующими цилиндрическими пробками (рис. 4, 6, 7). Вздутия и ветвления пыльцевых трубок в пределах пыльников, как правило, отсутствуют, исключая отдельные

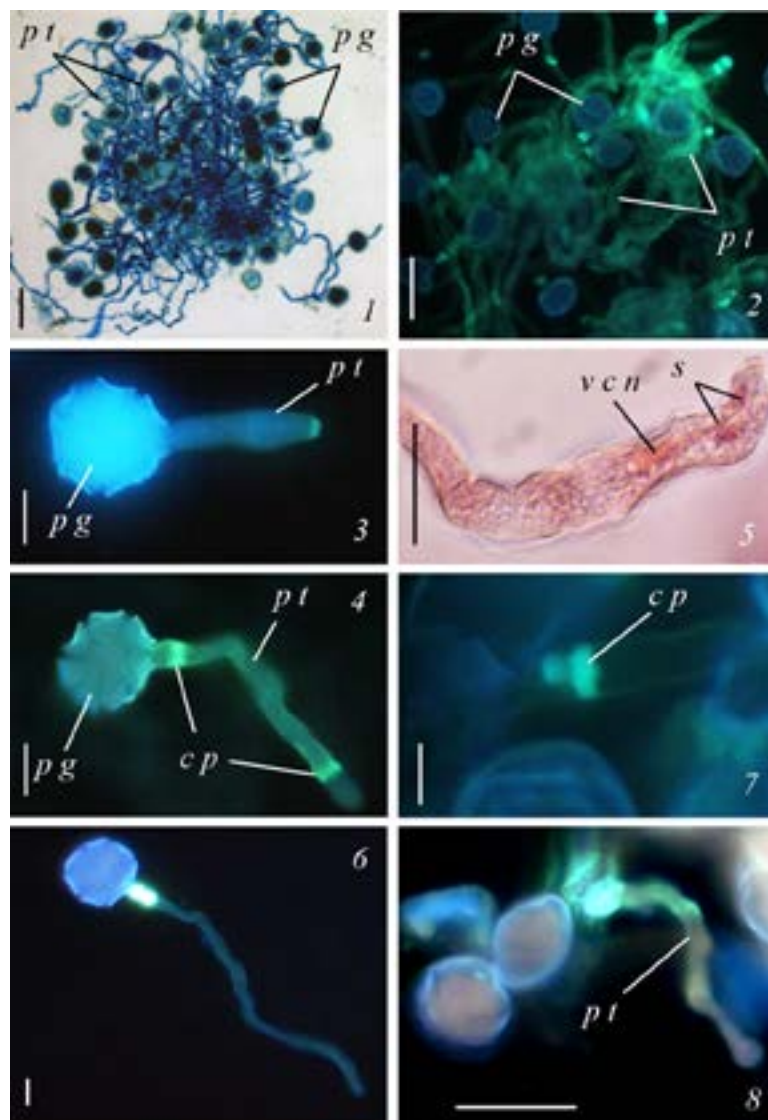


Рис. 4. Прорастание пыльцевых зерен в пыльниках *Pinguicula vulgaris* (1, 6, 8 – Ревда, 2–5, 7 – Глядино).

1, 2 – массовое прорастание пыльцы в пыльниках рыхлого бутона; 3–7 – растущая пыльцевая трубка с каллозными пробками и половыми элементами на апексе (7 – первая воронковидная каллозная пробка, увел.); 8 – пыльцевая трубка со вздутым кончиком; 1, 5 – окраска р-вом Шиффа и алциановым синим, 2–4, 6–8 – анилиновым синим, флуоресцентная микроскопия); *cp* – каллозная пробка, *pg* – пыльцевые зерна, *pt* – пыльцевая трубка, *s* – спермии, *vcn* – ядро вегетативной клетки.

Масштабная линейка: 1 – 50, 2, 8 – 100, 3, 4, 6 – 50, 5 – 20 мкм.

Fig 4. Germination of pollen grains in *Pinguicula vulgaris* anthers (1, 6, 8 – Revda, 2–5, 7 – Glyadino).

1, 2 – mass germination of pollen in the anthers of opening flower bud; 3–7 – growing pollen tube with callose plug and sexual elements at the apex (7 – the first funnel-shaped callose plug, magnified); 8 – pollen tube with a swollen tip; 1, 5 – coloring with Schiff reagent and alcyan blue, 2–4, 6–8 – coloring with aniline blue, fluorescence microscopy); *cp* – callose plug, *pg* – pollen grains, *pt* – pollen tube, *s* – sperms, *vcn* – nucleus of a vegetative cell.

Scale bars: 1 – 50, 2, 8 – 100, 3, 4, 6 – 50, 5 – 20 μm.

трубки со вздутыми кончиками (рис. 4, 8). Частоту их образования точно определить не удалось – также вследствие сильного сплетения пыльцевых трубок, но, по визуальной оценке, такие случаи были редки.

Существенных аномалий при росте пыльцевых трубок в тканях рыльца и столбика также не выявлено. После выхода из пыльников пыльцевые трубки проникают в нижнюю губу рыльца, где растут в направлении открытого канала

столбика по специальной проводниковой ткани. Эта ткань, лежащая под папиллами рыльца и стигматоидными клетками канала столбика, состоит из узких, сильно вытянутых клеток (6–7 слоев в толщину), содержащих, как и клетки остальной части столбика, обильные запасные вещества, но отличающихся от них высоким содержанием слизи в оболочках, судя по их интенсивному окрашиванию алциановым синим (рис. 5, 1–2). Рост пыльцевых трубок по клеткам проводниковой ткани сопровождается резорбцией их питательных веществ, вследствие чего и те,

и другие становятся мало отличимыми: четко выделяются (по более интенсивной окраске сафранином) только апикальные части молодых трубок с большим количеством цитоплазмы (рис. 5, 3, 4). Вхождение пыльцевых трубок непосредственно в канал столбика осуществляется лишь в нижней части последнего; при этом стигматоидные клетки раздвигаются, а сами трубки в виде мощного “столба”, проникают в полость завязи, где растут между семязачатками в направлении плаценты, клетки эпидермы которой покрыты тонким слоем слизи (специализированные обтура-

Рис. 5. Рост пыльцевых трубок по проводниковому тракту пестика у *Pinguicula vulgaris* (1a–6 – Глядино, 7, 8 – Пудость, 9, 10 – Ревда).

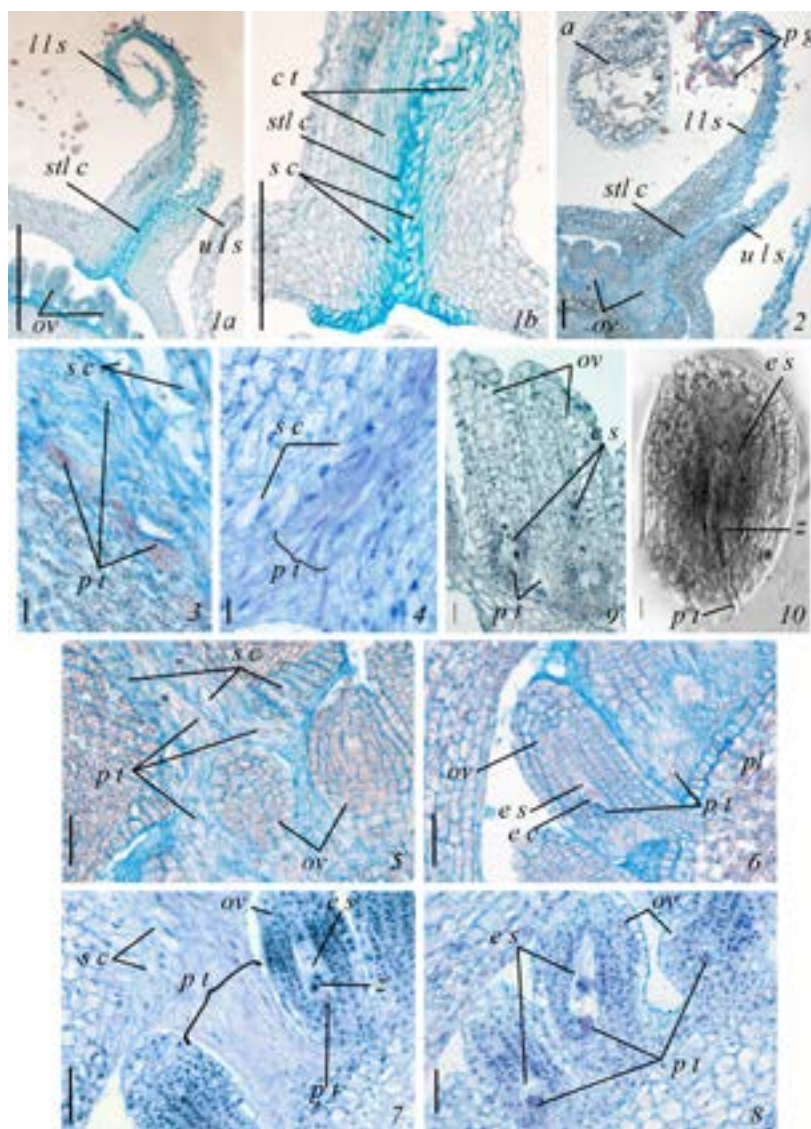
1a, b – строение рыльца и столбика до проникновения пыльцевых трубок (1a – общий вид, 1b – фрагмент столбика с проводниковой тканью увел.), 2 – рыльце и столбик после проникновения пыльцевых трубок, 3, 4 – проводниковая ткань с пыльцевыми трубками в средней (3) и нижней (4) частях столбика, 5, 6 – мощный “столб” из пыльцевых трубок на выходе канала столбика и вдоль поверхности семязачатков, 7–10 – вхождение кончиков пыльцевых трубок в зародышевый мешок почти каждого семязачатка; 1–9 – продольные срезы с окраской гематоксилином по Эрлиху, с подкраской алциановым синим, 10 – тотальный препарат семязачатка, ДИК; a – антер, c t – проводниковая ткань, e c – яйцеклетка, e s – зародышевый мешок, l l s – нижняя губа рыльца, o v – семязачаток, p g – пыльцевые зерна, p t – пыльцевая трубка, s c – стигматоидные клетки, stl c – канал столбика, u l s – верхняя губа рыльца, z – зигота.

Масштабная линейка: 1a – 500, 2, 9, 10 – 100, 1b, 3, 4 – 20, 5–8 – 50 мкм.

Fig. 5. The growth of pollen tubes along the pistil conduction tract in *Pinguicula vulgaris* (1a–6 – Glyadino, 7, 8 – Pudost', 9, 10 – Revda).

1a, b – the structure of the stigma and style before the penetration of pollen tubes (1a – general view, 1b – a fragment of a style with a conductive tissue, magnified), 2 – stigma and style after penetration of pollen tubes, 3, 4 – conductive tissue with pollen tubes in the middle (3) and lower (4) parts of the style, 5, 6 – a powerful “column” of pollen tubes at the outlet of the style canal and along the surface of the ovules, 7–10 – penetration of the pollen tube tips into the embryo sac of almost every ovule; 1–9 – longitudinal sections, coloring with hematoxylin after Ehrlich and alcian blue, 10 – total preparation of ovule, DIC; a – anther, c t – conductive tissue, e c – egg cell, e s – embryo sac, l l s – lower lip of the stigma, o v – ovule, p g – pollen grains, p t – pollen tube, s c – stigmatoid cells, stl c – style canal, u l s – upper lip of the stigma, z – zygote.

Scale bars: 1a – 500, 2, 9, 10 – 100, 1b, 3, 4 – 20, 5–8 – 50 µm.



торы отсутствуют) (рис. 5, 5, 6). Далее пыльцевые трубки входят в микропиле семязачатков, причем процесс имеет массовый, регулярный и достаточно синхронный характер, что видно как на срезах семязачатков, так и на их тотальных препаратах, при использовании метода ДИК (рис. 5, 7–10).

Процесс оплодотворения также регулярен. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, которая подвергается дегенерации (до вхождения пыльцевой трубки

этот процесс для синергид, по-видимому, не характерен). После извержения один из спермиев сливается с яйцеклеткой, второй — с центральной клеткой, полярные ядра которой при этом объединяются, однако ядро вегетативной клетки остается в синергиде (рис. 6, 1a, b). Тройное слияние опережает сингамию, на что указывает деление первичной клетки эндосперма при нахождении второго спермия в состоянии контакта или слияния с яйцеклеткой (рис. 6, 2). Следует отметить,

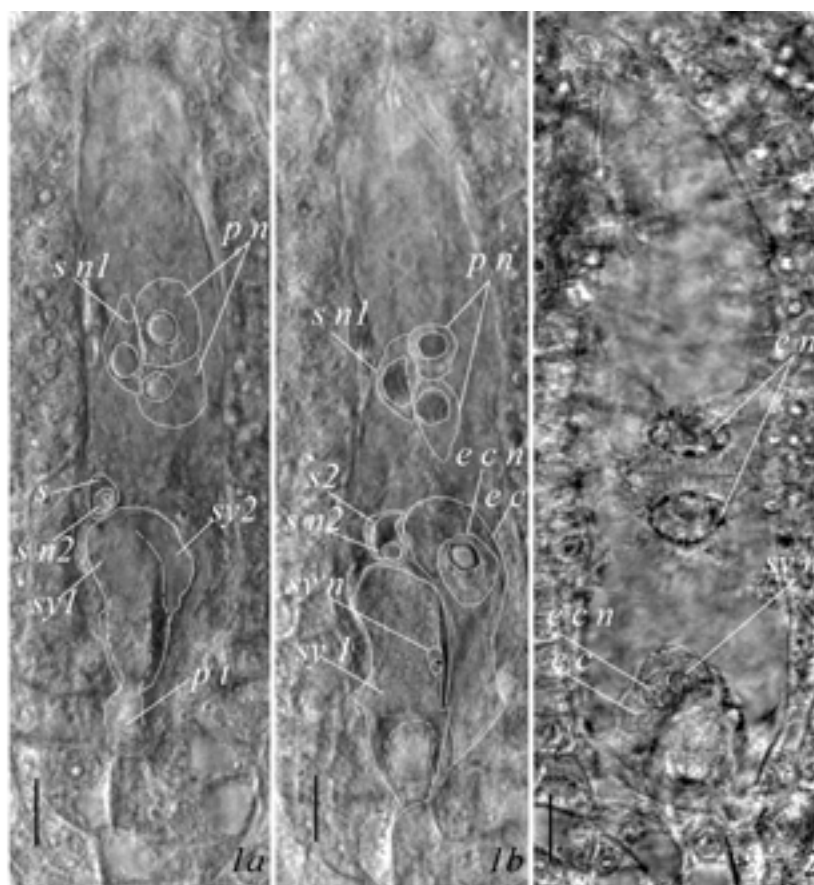


Рис. 6. Процесс оплодотворения в зародышевом мешке *Pinguicula vulgaris* (на примере глядинской популяции, ДИК).

1a, b — один из спермиев возле яйцеклетки, второй — уже объединен с центральной клеткой, с его ядром, находящимся в контакте с полярными ядрами, синергида с проникающей пыльцевой трубкой гипертрофирована (последовательная фокусировка); 2 — деление первичной клетки эндосперма (телофаза) при объединении ядер спермия и яйцеклетки; ec — яйцеклетка, ecn — ядро яйцеклетки, en — делящееся ядро первичной клетки эндосперма, s, s2 — спермии, sn1, sn2 — ядра спермиев, sy1, sy2 — синергиды, syn — ядро синергиды, pn — полярные ядра, pt — пыльцевая трубка.

Масштабная линейка: 0.1 мм.

Fig. 6. The process of fertilization in embryo sac of *Pinguicula vulgaris* (on the example of the Glyadino population, DIC).

1a, b — one of the sperms near the egg cell, the second one is already fused with the central cell, with its nucleus in contact with the polar nuclei, the synergide with penetrating pollen tube is hypertrophied (sequential focusing); 2 — division of the endosperm primary cell (telophase) during the junction of sperm and egg cell nuclei; ec — egg cell, ecn — nucleus of egg cell, en — dividing nucleus of the endosperm primary cell, s, s2 — sperms, sn1, sn2 — nuclei of sperms, sy1, sy2 — synergids, syn — synergide nucleus, pn — polar nucleus, pt — pollen tube.

Scale bar: 0.1 mm.

что спермии у *P. vulgaris* являются довольно крупными (близкими по размерам к полярным ядрам) и при вхождении в зародышевый мешок сохраняют веретеновидную форму.

Эксперименты с опылением цветков растений *P. vulgaris* в условиях интродукции показали, что при их изоляции без эмаскуляции семена завязались в большинстве из них (в 25 цветках из 30 изолированных), со средним процентом завязываемости $62.0 \pm 2.0\%$ (интервал варьирования, в зависимости от цветка, 41.8–76.5%). При свободном опылении семена завязались во всех цветках, но с уровнем примерно на 1/5 выше — $76.1 \pm 2.3\%$ (с интервалом варьирования от 44.6% до 94.6%, в зависимости от цветка). При этом различия в показателях, согласно критерию Манна–Уитни, были достоверны ($z = 4.6$, $p = 0.00$), а средний процент завязываемости семян при свободном опылении в условиях интродукции был близким к этому показателю в естественных условиях, в благоприятные годы для цветения (более 70% — Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023). Незначительное снижение уровня завязываемости семян в изолированных неэмаскулированных цветках по сравнению с цветками, находившимися в условиях свободного опыления (примерно лишь на 15%), также указывает на то, что самоопыление является преобладающим способом их опыления.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что в окр. пос. Пудость и Глядино Ленинградской области и пгт. Ревда в Мурманской области *P. vulgaris* сочетает два способа опыления — самоопыление (буточная автогамия) и перекрестное опыление (ксеногамия), однако преобладающим способом во всех популяциях является самоопыление. Об этом свидетельствуют: отсутствие у большинства их особей диогогамии и геркогамии; массовое прорастание пыльцы в их пыльниках, с вращением пыльцевых трубок в рыльце и столбик собственного цветка без морфологических признаков самонесовместимости; индекс Р/О, промежуточный между клейстогамами и облигатными автогамами; высокая завязываемость семян в цветках под изоляторами, т. е. при искусственном исключении перекрестного опыления (в среднем — 60%, а в отдельных цветках — более 70%). Косвенным подтверждением этого являет-

ся и специфичная локализация зоны восприятия пыльцы на рыльцевой поверхности — преимущественно по завернутому краю нижней губы, в области контакта с пыльниками.

Доля перекрестного опыления невелика: при свободном опылении средний уровень завязываемости семян в цветках повышался лишь на 15% по сравнению с таковым при их изоляции без эмаскуляции. Низкая эффективность данного способа опыления обусловлена редкостью случаев геркогамии в популяциях и наличия в пыльниках непроросшей пыльцы (очевидно, сопряженных признаков), что подтверждается и редкостью присутствия пыльцы на зонах рыльца, не контактирующих с пыльниками. Вероятность же участия в перекрестном опылении уже проросшей пыльцы, на наш взгляд, весьма низка — из-за сильной подверженности пыльцевых трубок высыханию.

Таким образом, нами внесены уточнения в ранее полученные данные по способам опыления у *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской области (Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018) и впервые получены сведения по этому вопросу для двух других ее популяций на Северо-Западе России. В частности, нами показано отсутствие барьеров самонесовместимости при самоопылении у *P. vulgaris* для предотвращения инбридинга. Ранее мы предполагали, что массовость вхождения собственных пыльцевых трубок в столбик и завязь цветка может лишь способствовать росту пыльцевых трубок чужеродной пыльцы, а их половые клетки могут не участвовать в оплодотворении. Однако это не подтвердилось ни анализом прогамной фазы и оплодотворения, ни экспериментами с оценкой процента завязывания семян при разных вариантах скрещивания, выполненных с гораздо большей статистикой. При повторной оценке уровня семян, завязавшихся в изолированных цветках, его значения оказались более высокими (42–76% в 30 цветках в 2021 г. против 25–50% в единичных цветках в 2018 г.). Также нами показан высокий уровень фертильности пыльцы *P. vulgaris* не только по степени ее выполненности (более 90% и в 2018 г., и в 2021 г.), но и по способности к прорастанию в естественной среде — непосредственно в пыльниках (более 60%), причем такая методика оценки этого показателя использована нами впервые. Некоторое снижение последнего показателя по срав-

нению со степенью выполненности пыльцы может указывать на то, что ее определенная, хотя и незначительная часть (в основном на удалении от рыльца) может сохраняться не проросшей, и тем самым, участвовать в перекрестном опылении. В качестве отдельного аспекта следует отметить, что анализ прогамной фазы у особей *P. vulgaris* из Ленинградской и Мурманской областей (также впервые подробно прослеженной у данного вида) не выявил наличия у них каких-либо признаков истиной клейстогамии и, в частности, роста пыльцевых трубок сквозь стенки пыльников. Как отмечено ранее для *P. vulgaris* из Глядино, ее цветки являются хазмогамными (раскрывающимися при цветении), а пыльца выдавливается из пыльников на губу рыльца общей массой. Собственно же процесс оплодотворения у *P. vulgaris*, и в частности, его тип (постмитотический — по Nikiticheva, 1987; премитотический — по Kamelina, 2009), еще нуждается в дополнительном изучении.

Вывод о преобладании самоопыления у *P. vulgaris*, произрастающей на ряде территорий Северо-Запада России, полностью согласуется с выводами авторов, исследовавших в этом отношении шведские, гренландские и исландские субарктические популяции этого вида. Как и в Ленинградской и Мурманской областях, особям этих популяций также обычно свойственно отсутствие геркогамии и прораствание почти 100%-но выполненной пыльцы на рыльце собственного цветка (Heide, 1912; Casper, 1966; Molau, 1993). Molau (1993), наиболее подробно исследовавший этот аспект репродукции *P. vulgaris* в Северной Швеции (Абиско), также сообщал, что на доминантное самоопыление вида в этих условиях указывают значения его индекса Р/О (хотя и характерные для факультативных автогамов — 450), высокий коэффициент семенной продуктивности (77%), эксперименты с искусственным опылением цветков. Как и в нашем случае, изоляция неэмаскулированных цветков *P. vulgaris* в условиях Абиско (самоопыление) приводила к незначительному снижению уровня завязываемости семян по сравнению с контрольными свободно-опыляемыми растениями, с эффективностью самоопыления около 65%, что в значительной степени совпадает с нашими показателями (60%). При этом различий в среднем весе семян, завязавшихся в каждом варианте эксперимента, почти не наблюдалось (18.8 и 18.1 mg

соответственно), т.е. выраженные признаки инбридинговой депрессии отсутствовали. Основываясь на данных о несколько более высоком уровне завязываемости семян у контрольных (свободно-опыляемых) растений, Molau заключил, что разнообразные, хотя и редкие насекомые способствуют перекрестному опылению *P. vulgaris* в незначительном количестве, однако большая часть потока пыльцы, опосредованного насекомыми, вероятно, является автогамной. С точки зрения Molau, самоопыление у *P. vulgaris* осуществляется “легко”, но, как и в изученных нами популяциях, ограничено частичной геркогамией.

Иные сведения приводятся для *P. vulgaris*, произрастающей на Британских о-вах. Согласно Y. Heslop-Harrison (2004) цветки *P. vulgaris* имеют выраженный энтомофильный облик и хорошо приспособлены к опылению пчелами: последних привлекают их яркая окраска, “проводниковые” железки в области контрастного пятна (“питательные волоски”, по Fleischmann, 2016) и аромат меда нектарников. Наблюдения автора (в Ботаническом саду Университета Бирмингема) показали, что для них также характерен контакт пыльников и рыльца влажного типа (по Heslop-Harrison, Shivanna, 1977), однако они являются слабо протандричными (пыльники созревают чуть раньше рыльца). При посещении цветка пчела сначала касается папиллярной поверхности нижней губы рыльца, принося на нее пыльцу с посещенного ранее цветка. При проникновении в зев цветка, происходит очищение спинки и головки пчелы от свежей пыльцы, а по мере отступления назад — изгибание лопасти рыльца с подъемом вверх, что предотвращает самоопыление. В том случае, если перекрестное опыление не реализуется, лопасть рыльца отгибается назад, вновь соприкасаясь с пыльниками, что, наоборот, способствует возможности самоопыления. Исходя из этих наблюдений, Heslop-Harrison (2004) полагал, что *P. vulgaris* является преимущественно ксеногамным видом, но вследствие самосовместимости сочетающим перекрестное опыление с самоопылением, хотя специальной оценки их соотношения не проводилось.

Характерно, что у особей изученных нами популяций *P. vulgaris* (и, вероятно, также шведских популяций) подъем нижней губы рыльца над пыльниками при посещении цветка насекомыми невозможен (исключая редкие цветки с изоляци-

ей пыльников от рыльца). Вследствие массового вставания пылевых трубок в ее поверхность уже на стадии рыхлого бутона, отделение последней от пыльников становится крайне затруднительным, что нередко сохраняется вплоть до созревания плодов. К сожалению, Heslop-Harrison (2004) ничего не сообщал ни о способности пыльцы к прорастанию в пыльниках у *P. vulgaris* из Британии, ни о случаях пространственной изоляции пыльников и губы рыльца в ее цветках, несмотря на уже имевшиеся к этому времени публикации по этому вопросу (Heide, 1912; Casper, 1966; Molau, 1993).

Следует отметить, что, основываясь на полученных данных по *P. vulgaris* из Северной Швеции и Гренландии, а также данных ряда авто-ров по ее другим субарктическим популяциям (Heide, 1912), Molau (1993) полагал, что данный вид проявляет характеристики сильно инбредных видов со слабой жизненной стратегией. Вместе с тем в связи с широким ареалом и большой амплитудой экологических условий местообитаний *P. vulgaris* он допускал возможность существования в ее репродуктивной стратегии большой межпопуляционной изменчивости. Сходную точку зрения высказывали и другие авторы (Warming, 1886; Heslop-Harrison, 2004). Однако имеющиеся к настоящему времени данные, за исключением сведений о *P. vulgaris* из Британии, пока не подтверждают это предположение. Как в Субарктике, так и в умеренных широтах, и в частности в обеих популяциях Ленинградской области, т.е. независимо от экологических условий произрастания, для вида характерно доминантное самоопыление. На наш взгляд, это объяснимо с точки зрения особых требований *P. vulgaris* к условиям среды и, соответственно, причин ее перехода к доминантному самоопылению.

По мнению Molau (1993), преобладание автогамии у *P. vulgaris* обусловлено особыми ритмами ее развития в Северной Швеции: поздним началом цветения растений (с середины июля) и его растянутостью — до 5 недель, с цветением отдельных особей почти до окончания сезона вегетации, когда на репродукцию сильно влияют неблагоприятные температурные условия. Однако, ритмы развития *P. vulgaris* в условиях Ленинградской и Мурманской областей, несмотря на их расположение в разных широтах, являются иными. Сроки цветения в обеих областях бо-

лее ранние (в Пудости — вторая половина июня, в Глядино и Ревде — третья декада июня — начало июля) и менее растянуты (2–3.5 недели), причем цветения особей в последующие месяцы, как правило, не наблюдается. Некоторое исключение составляют двуцветковые особи, с более поздним раскрытием вторых цветков, но также с быстрым завершением цветения. Также на репродукцию растений в этих областях более влияют неблагоприятные условия в начале, а не в конце сезона вегетации, причем не низкие температуры, а жаркие засушливые периоды, приводящие к смещению сроков цветения на более раннее время и снижению семенной продуктивности (Nikolaeva (Pushkareva) et al., 2023). Для других популяций *P. vulgaris* с преобладанием автогамного способа опыления и одноцветковых особей также характерны ранние и менее длительные сроки цветения: с мая по июнь в Дании и с июня по июль в Северной Гренландии (Heide, 1912). Это свойственно и ксеногамной *P. vulgaris* из Британии, с цветением особей от 3 до 4 недель (Heslop-Harrison, 2004).

Сопоставление этих данных позволяет полагать, что переход к самоопылению в перечисленных популяциях *P. vulgaris* более связан не с особыми ритмами развития ее растений, а с особенностями климата в типичных местах ее произрастания, существенно ограничивающими активность насекомых-опылителей. Известно, что предпочтительными местами поселения жирянок являются районы с влажным и прохладным климатом (Lloyd, 1942; Casper, 1966; Taylor, 1974; Degtjareva et al., 2004, и др.), что повышает риски не опыления их цветков насекомыми. Так, по сообщению Molau (1993), случаи посещения цветков *P. vulgaris* насекомыми в Абиско, хотя он и является самым сухим районом в округе, весьма редки. Низкая активность насекомых, по нашим наблюдениям, обычно отмечается и в изучаемых нами популяциях, особенно в Мурманской области с субарктическим климатом, где для горной долины, в которой произрастает *P. vulgaris*, особенно характерны прохладные температуры, туманы и дожди. Вероятно, в связи с этим особи этой популяции имеют и наименьший индекс Р/О (4.5), и наибольший процент “естественной фертильности пыльцы” (около 60% уже в бутонах). Ленинградская же область, несмотря на расположение в умеренных широтах, также отличается влажным и обычно прохладным климатом,

при этом частичное затенение глядинской популяции лесом тоже не способствует активности в ней насекомых. В этих условиях переход жирянок к преимущественному самоопылению, как известно, являющимся резервным (страхующим) способом опыления растений при неблагоприятных погодных условиях и в отсутствии насекомых, оправдан и, по-видимому, свойственен большинству популяций *P. vulgaris*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование по биологии цветения и опыления *Pinguicula vulgaris*, произрастающей в окр. пос. Пудость и Глядино Ленинградской области (Гатчинский и Ломоносовский р-ны) и в окр. пгт. Ревда Мурманской области (Ловозерский р-н), показало, что в этих условиях ее особи сочетают два способа опыления: перекрестное опыление — в виде ксеногамии, и самоопыление — в виде бутонной автогамии (гейтоногамия почти исключена, вследствие преобладания в популяциях одноцветковых особей и более позднего цветения вторых цветков у двуцветковых особей; признаков истинной клейстогамии не зарегистрировано). В то же время, независимо от контрастных экологических условий ее произрастания, преобладающим способом опыления во всех исследуемых популяциях является автогамия, что показано нами как с помощью анализа важнейших репродуктивных характеристик их особей, так и экспериментальных методов.

Тем самым нами внесены уточнения в ранее полученные данные по способам опыления у *P. vulgaris* из Глядино Ленинградской области и впервые получены сведения по этому вопросу для двух других ее популяций на Северо-Западе России. В совокупности, эти сведения подтверждают точку зрения некоторых авторов о том, что *P. vulgaris* является преимущественно самоопыляемым видом (Molau, 1993). Исключение, возможно, составляют отдельные популяции *P. vulgaris* на Британских островах с преобладанием перекрестного опыления (Heslop-Harrison, 2004), хотя, на наш взгляд, соотношение способов ее опыления в этих условиях изучено недостаточно. Насколько велика межпопуляционная изменчивость в репродуктивной стратегии *P. vulgaris* — с широкими ареалом и амплитудой экологических условий ее произрастания, пока-

жут дальнейшие исследования. По нашему мнению, они должны быть направлены не только на более широкое изучение различных популяций *P. vulgaris*, и в частности, из более южных районов Северо-Запада России с умеренно-континентальным климатом, но и на выявление физиологических механизмов, обеспечивающих реализацию самоопыления и перекрестного опыления у *P. vulgaris* — факторов регуляции наличия/отсутствия у ее особей диохгамии и гермогамии, процессов прорастания пыльцы в пыльниках, становления самосовместимости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90134 Аспиранты) и частично в рамках темы Государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН: “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопроцессов *in vivo* и *in vitro*” (регистрационный номер 124012100862-0). Техническая часть исследования проведена на ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Авторы также искренне признательны д.б.н. И.И. Шамрову и к.б.н. Г.Ю. Виноградовой — за помощь при обсуждении некоторых аспектов работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Arkticheskaya...] Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 8. Ч. 2. Семейства Plantaginaceae — Orobanchaceae. Справочный материал. 1983. Л. 52 с.
- [Barykina et al.] Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. М. 312 с.
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- [Chervona...] Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Киев. 912 с.
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae):

- chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — *American Journal of Botany*. 92(10): 1723–1736.
<https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>
- Cruden R.W. 1976. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution*. 31: 32–46.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125(4): 431–452.
<https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biology*. 8(06): 778–790.
<https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Organisms Diversity and Evolution*. 12(2): 99–111.
<https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Fleischmann A. 2016. *Pinguicula* flowers with pollen imitations close at night — some observations on butterfly flower biology. — *Carnivorous Plant Newslette*. 45: 84–92.
<https://doi.org/10.55360/cpn453.af262>
- [Flora...] Флора Мурманской области. 1966. Вып. 5. Л. 550 с.
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. — *Annals of Botany*. 41: 1233–1258.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — *J. Ecology*. 92(6): 1071–1118.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- [Kamelina] Камелина О. П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы. 2004. Вологда. 360 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Псковской области. 2014. Псков. 544 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Беларусь: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 2015. 4-е изд. Минск. 448 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). 2016. 3-е изд. Казань. 760 с.
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — *Acta Botanica Gallica*. 147(1): 77–95.
<https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- Latvijas daba. Sugu enciklopēdija. 2022.
www.latvijasdaba.lv/info.asp?2
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- [Metodicheskie...] Методические указания по цитологической и цитоэмбриологической технике (для исследования культурных растений). 1981. Л. 118 с.
- Molau U. 1993. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (Lentibulariaceae). — *Nordic Journal of Botany*. 13(2): 149–157.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00025.x>
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1987. Семейство Lentibulariaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae — Asteraceae. Л. С. 283–288.
- [Nikolaeva (Pushkareva) et. al.] Николаева (Пушкарёва) Л.А., Королева Т.М., Титова Г.Е. 2023. Условия произрастания и семенная продуктивность *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 108 (7): 670–689.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623070037>
- [Nikolaeva (Pushkareva)] Николаева (Пушкарёва) Л.А. 2023. Репродуктивная биология некоторых видов рода *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Северо-Запада России: Дис. ...канд. биол. наук. СПб. 189 с.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- [Pushkareva (Nikolaeva) et al.] Пушкарёва (Николаева) Л.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. 2018. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 103(12): 1501–1513.
<https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>
- [Red...] Красная книга Краснодарского края (растения и грибы). 2017. 3-е изд. Краснодар. 850 с.
- [Red...] Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2 : Растения и грибы. 2000. СПб. 672 с.
- Robinson I. 1924. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blütenuntersuchungsmethode. — *Sitzungsber. Akad. Wiss.* 133(6): 181–211.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2000. Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков при разных системах скрещивания. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 119–120.
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic anal-

- yses. — PloS one. 16(6): e0252581.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- [Smidt] Шмидт В.М. 2005. Флора Архангельской области. СПб. 346 с.
- Taylor P. Lentibulariaceae. 1974. In: Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta. 8 (1). P. 275–300.
- Warming E. 1886. Om nogle arktiske Væxters Biologi. — Bih. K. Sienska Vet.-Akad. Handl. 12: 1–40.
- [Zemskova] Земскова Е.А. 1981. Семейство Пузырчатковые (Lentibulariaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. М. С. 460–462.

POLLINATION METHODS OF *Pinguicula vulgaris* (LENTIBULARIACEAE) IN POPULATIONS OF NORTH-WEST REGION OF RUSSIA

L. A. Nikolaeva (Pushkareva)^{1, *}, G. E. Titova¹

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

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

The peculiarities of the biology of flowering and pollination of *Pinguicula vulgaris* were studied in various places of its occurrence in the North-West of Russia — near the villages of Pudost' and Glyadino in the Leningrad Region (Gatchina and Lomonosov districts, respectively) and near the village of Revda in the Murmansk Region (Lovozero district). Based on data on the behavior of flower organs and reproductive characteristics (usual absence of hercogamy and dichogamy, the P/O index intermediate between the kleistogams and obligate autogams, pollen germination in anthers as early as at the stage of buds, with a high percentage of its “natural fertility” and ingrowing of pollen tubes into the stigma of the same flower without obvious morphological signs of self-incompatibility), the conclusion has been made about the prevalence of autogamous pollination in all populations (in the form of bud autogamy). In addition, in all populations we also revealed ability of the plants to cross-pollination (xenogamy), however sharply limited by the rarity of hercogamy cases. The last fact was confirmed by comparing the seed setting level at free pollination of flowers with that at artificial exclusion of cross-pollination using insulators (in the first case, it increased by 15% only). The opinion of some authors about *P. vulgaris* being a predominantly self-pollinating species, based mainly on the study of subarctic populations, is supported: the transition of *P. vulgaris* to dominant self-pollination is peculiar not only for the Subarctic zone, but also for temperate latitudes in the Leningrad Region, and is most probably caused by low activity of insect pollinators in these conditions.

Keywords: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, Leningrad Region, Murmansk Region, biology of flowering and pollination, autogamy, xenogamy

ACKNOWLEDGMENTS

Support of the work was provided by the Russian Foundation for Basic Research (project No. 20-34-90134) and partially — by the Project of the state assignment “Polyvariency of morphogenetical programs of plants reproductive structures development, regulation of morphological processes in vivo and in vitro” (No. 124012100862-0). The research was made using the equipment of the Core Facility Center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg, Russia).

The authors are sincerely grateful to Doctor I.I. Shamrov and Doctor G.Yu. Vinogradova for their help when discussing some aspects of the work.

REFERENCES

- Arkticheskaya flora SSSR. Kriticheskiy obzor sosudist-yh rasteniy, vstrechayushchihsya v arkticheskikh rajonah SSSR. Is. 8. P. 2. Semejstva Plantaginaceae — Orobanchaceae, Spravochnyy material [Arctic flora of the USSR. Critical review of vascular plants found in the Arctic regions of the USSR. Is. 8. P. 2. Family Plantaginaceae — Orobanchaceae, Reference material]. 1983. Leningrad. 52 p. (In Russ.).

- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhalilova H.H., Il'ina G.M., Chubatova N.V. 2004. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike [Handbook of Botanical Microtechnics]. Moscow. 312 p. (In Russ.).
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula*. Stuttgart. 209 p.
- Chervona kniga Ukrainy. Roslinnii svit. 2009 [Red Book of Ukraine. The plant world]. Kiev. 912 p. (In Ukr.).
- Cieslak T., Polepalli J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A., Legendre L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — *American Journal of Botany*. 92(10): 1723–1736. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1723>
- Cruden R.W. 1976. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution*. 31: 32–46.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F., Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125(4): 431–452. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0431>
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F.H., Schmidt A.R., Steiger J., Sokoloff D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biology*. 8(06): 778–790. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924560>
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Organisms Diversity and Evolution*. 12(2): 99–111. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- Fleischmann A. 2016. *Pinguicula* flowers with pollen imitations close at night – some observations on butterwort flower biology. — *Carnivorous Plant Newslette*. 45: 84–92. <https://doi.org/10.55360/cpn453.af262>
- Flora Murmanskoi oblasti. 1966 [Flora of the Murmansk region]. Iss. 5. Leningrad. 550 p. (In Russ.).
- Gilmour J., Walters S.M. 1954. Wild flowers: botanizing in Britain. London. 242 p.
- Heide F. 1912. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). — In: Meddelelser om Gronland 36. P. 441–481.
- Heslop-Harrison Y., Shivanna K.R. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. — *Annals of Botany*. 41: 1233–1258.
- Heslop-Harrison Y. 2004. *Pinguicula* L. — *Journal of Ecology*. 92(6): 1071–1118. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00942.x>
- Kamelina O.P. 2009. Sistematicheskaya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Dvudol'nye [Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons]. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Vologodskoi oblasti. T. 2. Rasteniya i griby [Red Book of the Vologda Region. Vol. 2. Plants and Fungi]. 2004. Vologda. 360 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Ob'ekty rastitel'nogo mira [Red Book of the Leningrad region: Objects of the plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Pskovskoi oblasti. 2014 [Red Book of the Pskov Region]. Pskov. 544 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Belarus: redkie i naxodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rastenii rasteniya. 2015 [Red Book of the Republic of Belarus: rare and endangered species of wild plants]. 4th ed. Minsk. 448 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan (zhivotnye, rasteniya, griby). 2016. [Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi)]. 3th ed. Kazan. 760 p. (In Russ.).
- Legendre L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. — *Acta Botanica Gallica*. 147(1): 77–95. <https://doi.org/10.1080/12538078.2000.10515837>
- Latvijas daba. Sugu enciklopēdija. 2022. www.latvijasdaba.lv/info.asp?2
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. Waltham. 352 p.
- Metodicheskie ukazaniya po citologicheskoi i citoembriologicheskoi tekhnike (dlya issledovaniya kulturnykh rastenii). 1981 [Guidelines for cytological and cytoembryological techniques (for the study of cultivated plants)]. Leningrad. 118 p. (In Russ.).
- Molau U. 1993. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (Lentibulariaceae). — *Nordic Journal of Botany*. 13(2): 149–157. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00025.x>
- Nikiticheva Z.I. 1987. Semeistvo Lentibulariaceae [Family Lentibulariaceae]. — In: Sravnitel'naya embriologiya tsvetkovykh rastenii. Davidiaceae – Asteraceae. Leningrad. P. 283–288 (In Russ.).
- Nikolaeva (Pushkareva) L.A., Koroleva T.M., Titova G.E. 2023. Conditions of growth and seed productivity of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — *Bot. Zhurn.* 108 (7): 670–689 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623070037>
- Nikolaeva (Pushkareva) L.A. 2023. Peproduktivnaya biologiya nekotorykh vidov roda *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) Severo-Zapada Rossii [Reproductive biology of some species of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae) of North-West Region of Russia]: Diss. ... Doct. St. Peterburg. 189 p. (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po citologii rastenii [The workshop on plant cytology]. M. 288 c. (In Russ.).
- Pushkareva (Nikolaeva) L.A., Vinogradova G.Yu., Titova G.E. 2018. Reproductive biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — *Bot. Zhurn.* 103(12): 1501–1513 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618120013>

- Red book of Krasnodar territory (Plants and Fungi). 2017. 3th ed. Krasnodar. 850 p. (In Russ.).
- Red data book of nature of the Leningrad region. Vol. 2 Plants and Fungi. 2000. St. Petersburg. 672 p. (In Russ. and Engl.).
- Robinsohn I. 1924. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blumenuntersuchungenmethode. — Sitzungsber. Akad. Wiss. 133(6): 181–211.
- Shamrov I.I. 2000. Sootnoshenie pylcevykh zyoren i semyazchatkov pri raznykh sistemakh skreshchivaniya [The ratio of pollen grains and ovules in different crossing systems]. — In: Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i koncepcii. Vol. 3. St. Petersburg. P. 119–120. (In Russ. and Engl.)
- Shimai H., Setoguchi H., Roberts D.L., Sun M. 2021. Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. — PloS one. 16(6): e0252581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0261600>
- Smidt V.M. 2005. Flora Arxangelskoi oblasti [Flora of the Arkhangelsk region]. St. Petersburg. 346 p. (In Russ.)
- Taylor P. Lentibulariaceae. 1974. In: Flora Malesiana-Series 1, Spermatophyta. 8(1). P. 275–300.
- Warming E. 1886. Om nogle arktiske Væxters Biologi. — Bih. K. Sienska Vet.-Akad. Handl. 12: 1–40.
- Zemskova E.A. 1981. Semejstvo Puzырchatkovye (Lentibulariaceae) [Family Lentibulariaceae]. — In: Zhizn' rasteniy. Vol. 5. P. 2. Tsvetkovye rasteniya. Moscow. P. 460–462 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

**ОСОБЕННОСТИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ
RIBES И *GROSSULARIA* (GROSSULARIACEAE)
В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ (Г. САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)**

© 2024 г. Н. К. Степанова^{1, *}, Л. Ф. Яндовка^{1, **},
И. И. Шамров^{1, 2, ***}, Г. С. Вебер^{3, ****}

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

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

³ФГБУ РНЦРХТ им. ак. А. М. Гранова МЗ РФ
ул. Ленинградская, 70, Санкт-Петербург, пос. Песочный, 197758, Россия

*e-mail: pitastep@yandex.ru

**e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

***e-mail: shamrov52@mail.ru

****e-mail: med.st.veber@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2882-4733>

Поступила в редакцию 22.09.2024 г.

Получена после доработки 29.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Изучены процессы микроспоро- и микрогаметогенеза, имеющие большое значение для оценки фертильности пыльцы, у 8 видов *Ribes* и 2 видов *Grossularia* (Grossulariaceae), произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого (БИН им. В.Л. Комарова РАН). Результаты показали, что мейоз у них проходит с отклонениями. Характер нарушений мейоза у всех видов сходный: на начальных стадиях I и II делений мейоза наблюдаются выбросы хромосом за пределы веретена деления, задержка хромосом на экваторе, отставание или их забегание вперед, хромосомные мосты, цитомиксис (единично). В конце делений мейоза выявляются микроядра (1–2 у местных видов, до 6 у интродуцентов). На стадии образования тетрад могут формироваться микроядра, диады, триады и линейные тетрады. Частота нарушений в начале мейоза у местных видов *Ribes* ниже по сравнению с интродуцентами и составляет 12–25%; у *Grossularia* частота нарушений в конце первого деления мейоза выше по сравнению с *Ribes* и составляет 20–31%, при этом к стадии телофазы II частота нарушений у крыжовников снижается, более всего – у *G. divaricata*. У интродуцированных видов частота нарушений мейоза различается. Менее всего клеток с нарушениями на всех, особенно заключительных, стадиях мейоза у *R. mandshuricum* и *R. spicatum*. Установлено, что частота нарушений при образовании тетрад микроспор в основном коррелирует с фертильностью пыльцы. Особенно это коррелирует у *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile* и *R. spicatum*. Максимальная фертильность пыльцевых зерен (79.6–89.5%) имеется у местных для г. Санкт-Петербурга видов *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*. Интродуцированные растения характеризуются меньшими значениями количества морфологически сформированной пыльцы, при этом средний процент фертильной пыльцы, достаточный для процессов опыления и оплодотворения, у *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*.

Ключевые слова: *Grossularia*, *Ribes*, мейоз во время микроспорогенеза, фертильность пыльцы

DOI: 10.31857/S0006813624120052, **EDN:** NNVBYA

Смородина и крыжовник – ягодные культуры, широко используемые человеком. Их современные сорта созданы на основе гибридизации 1–3 видов. Залогом высокой урожайности при получении новых форм растений является формирование фертильной пыльцы. Этому предшествуют процессы микроспоро- и микрогаметогенеза. Наиболее важным является микроспорогенез, и особенно мейоз – одна из критических стадий в развитии пыльника.

В литературе имеются сведения по общей структуре пыльника у представителей сем. Grossulariaceae. Для них характерен 4-гнездный, 2-тековый пыльник. Стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, двух средних слоев и тапетума. Эндотеций образован крупными клетками. Перед созреванием пыльника в них образуются фиброзные утолщения. Два средних слоя эфемерны. Их дегенерация совпадает с лизисом тапетума. Экспериментально эти данные подтверждены для *Ribes alpinum* L. и *Grossularia reclinata* (L.) Mill. (Mandrik, 1969). Тапетум у крыжовниковых секреторного типа, представлен многоядерными клетками, расположенными в один слой. У некоторых видов смородины тапетум становится нерегулярно двухслойным из-за дополнительных периклиальных делений. После распада тетрад микроспор начинается лизис тапетума. Спорогенная ткань располагается в несколько рядов. Начальные стадии формирования пыльников у *Grossularia* завершаются в центральной России в ноябре. В начале марта спорогенная ткань в пыльнике представлена микроспороцитами, которые постепенно увеличиваются в размерах и вступают в профазу мейоза I. Это событие совпадает с делением ядер клеток тапетума. Разрушается тапетум во время стадии вакуолизации микроспор. В первой половине апреля уже наблюдается стадия тетрад (Porova, 1966, 1970; Mandrik et al., 1969; Mirgorodskaya, 2018).

Мейоз у представителей сем. Grossulariaceae протекает по стандартной схеме. В метафазе I четко видны 8 пар гомологичных хромосом. После анафазы и телофазы образуется 2-ядерная клетка. В метафазе мейоза II веретена деления располагаются под углом друг относительно друга, что приводит к возникновению тетраэдральной формы тетрад (Mandrik et al., 1969; Jacobson, 1974; Sladkov, 1989).

В пределах одного пыльника у некоторых видов стадии мейоза синхронизированы (*Ribes nigrum* L.) (Mirgorodskaya, 2018), у других они асинхронны даже в одном пыльнике (*R. alpinum* L., *Grossularia divaricata* L.). В пределах одного соцветия в нижних цветках наблюдаются более поздние стадии мейоза по сравнению с верхними цветками (Mirgorodskaya, 2018).

Темпы развития микроспор изучены на примере *Ribes pallidum* Otto et Dietr. У этого вида археспорий закладывается зимой, тетрады обра-

зуются в марте, а зрелая пыльца формируется в конце апреля (Schnarf, 1929). У смородины альпийской и крыжовника отклоненного в условиях Закарпатья все фазы микроспорогенеза протекают за 110 дней, значительные нарушения не наблюдаются (Schnarf, 1929). Котеева и др. (Koteeva et al., 2015) отмечают, что виды смородины вступают в микроспорогенез в разные сроки.

Нарушения в процессе мейоза приводят к стерильности пыльцы, ее разнокачественности и снижению репродуктивного успеха растений (Dubrovsky et al., 2013). Бученков (Buchenkov, 2009), Дубровский (Dubrovskiy, 2010), Дубровский с соавторами (Dubrovsky et al., 2011) указывают, что во II делении мейоза нарушения мейоза во время микроспорогенеза случаются значительно реже. Итогом микроспорогенеза являются сформированные тетрады. Однако вместо тетрад могут возникать полиады из-за наличия микроядер. Также внешне нормальная тетрада может оказаться стерильной из-за неполноценности генома, вызванной неравномерным распределением хромосом (Jacobson, 1974).

Мейотический этап микроспорогенеза проходит у разных видов *Grossularia* в разное время в зависимости от периода цветения, в среднем за 4–5 недель до цветения (Koteeva et al., 2015). Под действием различных стрессовых факторов (избыток или недостаток влаги, крайне высокая или слишком низкая температура окружающей среды, недостаточное или слишком сильное освещение) во время мейоза происходят структурные и физиологические нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее развитие зародыша и эндосперма (Skazkin, 1971; Spitsyn, 1994). У *Cerasus vulgaris* под воздействием водного стресса (особенно в случае водного дефицита) увеличивается частота нарушений в процессе мейоза и снижается фертильность пыльцы. Нарушения особенно выражены у гибридов (Yandovka, 2004; Yandovka, Shamrov, 2011).

Следует подчеркнуть, что мейоз у представителей *Grossularia* изучен фрагментарно и у небольшого числа видов. Получение более урожайных форм требует вовлечение в селекционный процесс новых геноисточников, что послужило основанием для нашего исследования – изучения мейоза во время микроспорогенеза и проведения скрининга видов *Ribes* и *Grossularia*, проходящих

мейоз с минимальными нарушениями в условиях г. Санкт-Петербурга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования использовались растения сем. Grossulariaceae. Среди них 8 видов *Ribes* L. (*R. hispidulum* (Jancz.) Pojark., *R. mandshuricum* (Maxim.) Kom., *R. alpinum* L., *R. saxatile* Pall., *R. spicatum* E. Robson, *R. maximosiczianum* Batalin, *R. aureum* Pursh., *R. nigrum* L.) и 2 вида *Grossularia* L. (*G. acicularis* (Smith) Spach., *G. divaricata* (*Ribes uva-crispa* L.)), произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого (БИН им. В.Л. Комарова РАН). Местными для флоры г. С.-Петербурга являются *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*, *G. acicularis*.

Сбор генеративных почек для изучения мейоза проводили темпорально, ежедневно в марте-апреле. Материалы фиксировали раствором Карнуа (3 части этилового спирта: 1 часть ледяной уксусной кислоты) (Romanova et al., 1988). Из генеративных почек выделяли зачатки бутонов с пыльниками, проводили через серию растворов (дистиллированная вода, 1N HCl, 50% HCl, дистиллированная вода, 45% уксусная кислота), затем окрашивали ацетогематоксилином (Torilskaya et al., 1975). После окрашивания готовили давленные временные микропрепараты. Окрашенные пыльники погружали в хлоралгидрат для просветления на 1–2 мин, отмывали дистиллированной водой, помещали на предметное стекло и давили покровным стеклом. Полученные микропрепараты сканировали на PANNORAMIC 250 Flash II, обрабатывали в программе 3DHistech SlideViewer и производили подсчет клеток вручную в системе облачного хранения OneCell.

Определение фертильности пыльцы проводили окрашиванием ацетокармином (Romanova et al., 1988). Для этого в начале цветения производили сбор полужакрытых бутонов, затем выделяли пыльники, сушили пыльцу, окрашивали ацетокармином и производили подсчет окрашенных (фертильных) и неокрашенных (стерильных) пыльцевых зерен.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хромосомные числа изученных видов *Ribes* и *Grossularia* – $2n = 16$.

Мейоз материнских клеток микроспор у смородиновых имеет стандартную схему, состоит из двух последовательных делений. В профазе I (PI) происходит кроссинговер и многоступенчатая подготовка к делению. У видов *Ribes* каждая из стадий профазы при микроскопировании хорошо видна. В диакинезе хромосомы спирализуются, при этом становится четко видно 8 пар хромосом (Meurman, 2010). В метафазе I (MI) биваленты выстраиваются в метафазную пластинку, образуя плотное скопление хромосом. В анафазе I (AI) нити веретена деления одновременно разъединяют биваленты и направляют их к полюсам. Хромосомы к полюсам движутся плотными группами. В телофазе I (TI) образуются два ядра без последующего цитокинеза (у *Ribes* симультанный тип образования тетрад) (Golubovskaya, 1994). В TI образуется либо диаклетка, либо двужадерная клетка, вступающая в мейоз II (Shamrov, 2019). У исследуемых нами представителей *Ribes* имеет место второй вариант. В телофазе I (TI) образуются два ядра без последующего цитокинеза, образуется двужадерная клетка, вступающая в мейоз II.

Второе деление мейоза идет по типу митоза и протекает быстрее. Профаза II короткая по времени, у многих видов она протекает очень быстро и ее трудно зарегистрировать. После нее следует метафаза II (MII), в которой хромосомы, представленные двумя хроматидами, образуют две метафазные пластинки, расположенные взаимно перпендикулярно (согласно нашим исследованиям – редко) или параллельно в разных плоскостях (Meurman, 2010). Новообразованное веретено деления инициирует расхождение хроматид к полюсам в анафазе II (AII). Вокруг групп хромосом формируются четыре ядра (TII). Происходит цитокинез. Тетрада гаплоидных микроспор располагается тетраэдрально под общей каллозной оболочкой, что согласуется с представлениями Т.Б. Батыгиной (Golubovskaya, 1994).

Установлено, что деление материнских клеток микроспор в пределах одного цветка у крыжовниковых может происходить асинхронно, что согласуется с представлениями, имеющимися в литературе по сем. Rosaceae (Yandovka, Shamrov, 2011).

Обычно мейоз у видов *Ribes* проходит за 4–5 недель до начала цветения (Koteeva et al., 2015). Проведенные нами исследования показывают,

что время прохождения мейоза у представителей *Ribes* и *Grossularia* в условиях Санкт-Петербурга зависит от температуры окружающей среды. При достаточно высокой среднесуточной температуре крыжовниковые быстро зацветают (в среднем через две недели после мейоза).

Выявлено, что у *Ribes* и *Grossularia* на разных стадиях мейоза могут происходить отклонения от нормы — нарушения нормального хода мейоза. Частота различных нарушений на одинаковой стадии (касается всех стадий мейоза) у разных видов существенно различается (табл. 1, 2). В связи с этим изученные виды были разделены на 3 группы: виды с низким процентом нарушений (0–30%), средним процентом нарушений (30–50%) и высоким процентом (50–100%). К первой группе отнесли *R. alpinum*, *R. nigrum* и *G. divaricata*; ко второй — *R. aureum*, *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*; третьей — *R. maximowiczianum*, *R. saxatile* и *G. acicularis*.

Из табл. 1 видно, что в первом делении мейоза частота нарушений увеличивается к AI (у *R. nigrum* и *R. saxatile* частота нарушений не изменяется). Более всего нарушений при расхождении хромосом — у *R. saxatile* (71.4%) и *G. acicularis* (45%). К концу первого деления

(TI) многие хромосомы подтягиваются к своим группам, поэтому количество клеток с нарушениями по сравнению с AI снижается (у *Ribes* — на 13.7%, *R. hispidulum* — 86.1%, *R. alpinum*, видов *Grossularia* — на 32.4–49.8%).

Во втором делении мейоза, как и в первом, у всех видов в процессе расхождения хромосом к полюсам увеличивается процент клеток с нарушениями по сравнению с MII. Более всего частота нарушений при переходе от MII к AII увеличивается у *R. mandshuricum* (на 51.3%), *R. maximowiczianum* (на 53.5%), *R. saxatile* (54.4%), *R. alpinum* (61.6%), *R. hispidulum* (на 63.2%), *G. divaricata* (64.7%).

При переходе к телофазе II выброшенные за пределы веретена деления или отставшие хромосомы в основном подтягиваются к полюсам, поэтому процент клеток с нарушениями в TII значительно ниже по сравнению с AII.

При образовании тетрад микроспор происходит образование ядер, что может сопровождаться неправильным распределением ядерного материала. На стадии образования тетрад частота нарушений в основном увеличивается (см. табл. 2). К указанным нарушениям добавляются мелкие

Таблица 1. Частота нарушений мейоза I во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia*

Table 1. Frequency of meiosis I disorders during microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* species

Виды Species	Просмотрено клеток на разных стадиях мейоза Examined cells at different stages of meiosis											
	PI			MI			AI			TI		
	всего, шт.	с нарушениями with disorders		всего, шт.	с нарушениями with disorders		всего, шт.	с нарушениями with disorders		всего, шт.	с нарушениями with disorders	
	total, pcs	шт. pcs	% ± m	total, pcs	шт. pcs	% ± m	total, pcs	шт. pcs	% ± m	total, pcs	шт. pcs	% ± m
<i>R. alpinum</i>	100	0	0	104	4	3.8 ± 1.8	134	26	19.4 ± 3.4	146	4	2.7 ± 1.3
<i>R. aureum</i>	150	0	0	138	18	13.0 ± 3.4	168	26	15.4 ± 2.7	162	16	9.8 ± 2.3
<i>R. hispidulum</i>	150	2	1.3 ± 0.9	159	57	35.8 ± 3.8	152	53	38.8 ± 3.9	149	50	33.5 ± 3.8
<i>R. mandshuricum</i>	150	0	0	144	24	16.6 ± 3.1	99	24	24.2 ± 4.3	579	63	10.8 ± 1.2
<i>R. maximowiczii</i>	100	0	0	144	28	19.4 ± 3.2	144	48	33.3 ± 3.9	153	27	17.6 ± 3.0
<i>R. nigrum</i>	150	0	0	148	14	9.4 ± 2.3	156	14	8.9 ± 2.2	120	11	9.1 ± 2.6
<i>R. saxatile</i>	150	0	0	99	75	75.7 ± 4.3	112	80	71.4 ± 4.2	234	174	74.3 ± 2.8
<i>R. spicatum</i>	100	0	0	88	8	9.0 ± 3.0	80	20	25.0 ± 4.8	207	39	18.8 ± 2.7
<i>G. aciculare</i>	100	0	0	120	24	2.0 ± 1.2	132	60	45.4 ± 4.3	156	48	30.7 ± 3.6
<i>G. divaricata</i>	150	0	0	150	22	14.6 ± 2.8	172	69	40.0 ± 3.7	208	42	20.1 ± 2.7

Таблица 2. Частота нарушений мейоза II во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia*
Table 2. Frequency of meiosis II disorders during microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* species

Виды Species	Просмотрено клеток на разных стадиях мейоза Examined cells at different stages of meiosis											
	МII			АII			ТII			стадия образования тетрад stage of tetrad formation		
	всего, шт. total, pcs	с нарушениями with disorders		всего, шт. total, pcs	с нарушениями with disorders		всего, шт. total, pcs	с нарушениями with disorders		всего, шт. total, pcs	with disorders	
		шт. pcs	% ± m		pcs	% ± m		шт. pcs	% ± m		шт. pcs	% ± m
<i>R. alpinum</i>	189	21	11.1 ± 2.2	114	33	28.9 ± 4.2	270	18	6.6 ± 1.5	162	30	18.5 ± 3.0
<i>R. aureum</i>	80	20	25.0 ± 4.8	185	55	29.7 ± 3.3	145	35	24.1 ± 3.5	205	66	32.1 ± 3.2
<i>R. hispidulum</i>	114	18	15.7 ± 3.4	108	46	42.6 ± 4.7	182	79	43.4 ± 3.6	212	98	46.2 ± 3.4
<i>R. mandshuricum</i>	215	40	18.6 ± 2.6	141	54	38.2 ± 4.0	166	54	32.5 ± 3.6	134	49	36.5 ± 4.1
<i>R. maximowiczii</i>	120	30	25.0 ± 3.9	162	87	53.7 ± 3.9	143	86	60.0 ± 4.0	205	169	82.4 ± 2.6
<i>R. nigrum</i>	146	16	10.9 ± 2.5	130	20	15.3 ± 3.1	87	11	12.6 ± 3.5	133	16	12.0 ± 2.8
<i>R. saxatile</i>	110	35	31.8 ± 4.4	172	120	69.7 ± 3.5	137	93	67.8 ± 3.9	226	184	81.4 ± 2.5
<i>R. spicatum</i>	170	45	26.4 ± 3.3	215	86	40.0 ± 3.3	108	48	44.4 ± 4.7	184	86	46.7 ± 3.6
<i>G. aciculare</i>	130	34	26.1 ± 3.8	194	84	43.2 ± 3.5	179	48	26.8 ± 3.3	196	132	67.3 ± 3.3
<i>G. divaricata</i>	145	20	13.7 ± 2.8	152	59	38.8 ± 3.9	108	15	13.8 ± 3.3	189	51	26.9 ± 4.7

выбросы свободного хроматина в цитоплазме, которые на начальных стадиях остались в цитоплазме в виде свободных унивалентов и бивалентов, а на стадии тетрад они превратились в микроядра.

Таким образом, критическими стадиями, когда происходит увеличение нарушений в распределении хроматина в клетках, для представителей сем. Grossulariaceae являются анафазы I, II и стадия образования тетрад.

Следует отметить, что у видов *Ribes* и *Grossularia*, произрастающих в г. С.-Петербурге длительное время и являющихся видами местной флоры, частота нарушений мейоза ниже по сравнению с видами-интродуцентами. У местных видов *Ribes* в первом делении мейоза частота нарушений на начальных стадиях невысокая, а к стадии ТI она еще более снижается (см. табл. 1). В конце второго деления мейоза частота нарушений у местных видов выше (на 12–32%) по сравнению с первым делением, но гораздо ниже по сравнению с таковой у растений-интродуцентов (см. табл. 1, 2).

У растений *Grossularia* частота нарушений в конце первого деления мейоза выше по сравнению с *Ribes* и составляет 20–31%. Но к концу второго деления (в ТII) частота нарушений у крыжовников снижается, при этом более всего — у *G. divaricata*.

Интродуцированные виды *Ribes* показывают разную частоту нарушений мейоза во время микроспорогенеза. Менее всего клеток с нарушениями на всех, особенно заключительных, стадиях мейоза у *R. mandshuricum* и *R. spicatum*.

Характер нарушений мейоза у всех видов сем. Grossulariaceae сходный, независимо от того, являются растения местными или интродуцированными видами. В МI и МII наблюдали выбросы хромосом за пределы веретена деления (рис. 1e). В АI и АII встречается задержка хромосом на экваторе, отставание или забегание хромосом вперед, выбросы хромосом, хромосомные мосты (рис. 1a, c), асимметричное расположение групп хромосом в метафазе (рис. 1d). В ТI и ТII наиболее часты микроядра в числе 1–2 у видов третьей по частоте нарушений группы (*R. maximowiczianum*, *R. saxatile* и *G. acicularis*). Следует отметить, что число микроядер в одной клетке может достигать до 6 (рис. 1f, i, l, o).

Ботанический журнал том 109 № 12 2024

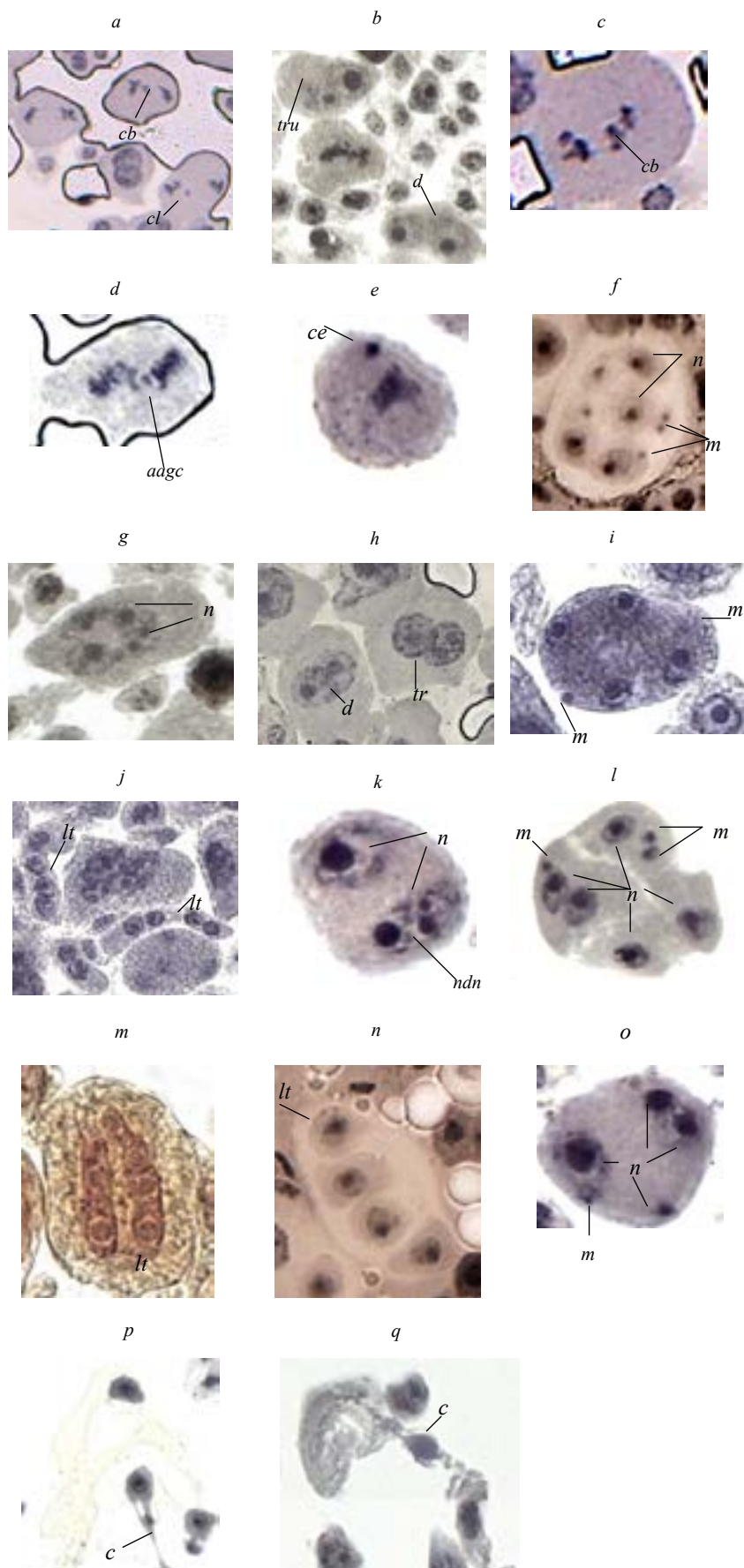


Рис. 1. Нарушения мейоза во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia*: *a* – AI; *b* – стадия образования тетрад микроспор; *c* – AI; *d* – MII; *e* – MI; *f–o* – стадия образования тетрад микроспор (*f* – гексада; *g* – гептада, неравная величина ядер; *h* – триада и диада; *i* – выбросы микроядер; *j* – линейные тетрады; *k* – нерасхождение ядер (три ядра вместе); *l* – пентада; *m* – две линейные тетрады под общей каллозной оболочкой; *n* – линейная тетрада; *o* – неравная величина ядер, микроядро в полости ядра); *p* – цитомиксис, переход бивалента из одной клетки в другую в ПИ; *q* – цитомиксис, переход целого ядра из одной клетки в другую в ПИ;

cb – хромосомные мосты; *cl* – отставание хромосом; *tru* – триада, неравная величина ядер; *d* – диада; *tr* – триада; *aagc* – асимметричное расположение групп хромосом; *ce* – выброс хромосом; *m* – микроядро; *n* – ядро; *lt* – линейные тетрады; *ndn* – нерасхождение ядер; *cc* – цитомиктический канал.

Fig. 1. Meiotic disorders during microsporogenesis in *Ribes* and *Grossularia* species: *a* – AI; *b* – stage of microspore tetrad formation; *c* – AI; *d* – MII; *e* – MI; *f–o* – stage of microspore tetrad formation (*f* – hexad; *g* – heptad, unequal size of nuclei; *h* – triad and dyad; *i* – micronuclei emissions; *j* – linear tetrads; *k* – non-disjunction of nuclei (three nuclei together); *l* – pentad; *m* – two linear tetrads under a common callose membrane; *n* – linear tetrad; *o* – unequal size of nuclei, micronucleus in the cavity of the nucleus); *p* – cytomixis, transition of a bivalent from one cell to another in PI; *q* – cytomixis, transition of a whole nucleus from one cell to another in PI;

cb – chromosome bridges; *cl* – chromosome lag; *tru* – triad, unequal size of nuclei; *d* – dyad; *tr* – triad; *aagc* – asymmetric arrangement of groups of chromosomes; *ce* – chromosome ejection; *m* – micronucleus; *n* – nucleus; *lt* – linear tetrads; *ndn* – non-disjunction of nuclei; *cc* – cytomictic channel.

На стадии образования тетрад у всех видов были зафиксированы диады (рис. 1*h*) вместо тетрад, за исключением *R. alpinum* и *R. nigrum*. У 5 видов (*R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. saxatile*, *R. maximowiczianum*, *G. acicularis*) наблюдали триады (рис. 1*b*). Следует особо обратить внимание на такое нарушение, как не тетраэдральное, а линейное расположение ядер в тетрадах (рис. 1*j, m, n*), которое редко упоминается в литературе, когда дается характеристика мейоза. Линейные тетрады единично были отмечены у *R. nigrum*, *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. saxatile*, *R. maximowiczianum*, *G. acicularis*, *G. divaricata*. У представителей рода *Grossularia* их было несколько больше. В достаточно большом числе встречаются пентады, гексады, гептады вместо тетрад (рис. 1*f, g, k, l*), неравная величина ядер в клетке (рис. 1*b, g, k, o*) и нерасхождение ядер в телофазе II (рис. 1*k*).

Некоторые исследователи, изучавшие мейоз, отмечали явление цитомиксиса (перемещение части цитоплазмы с ядром или фрагментами хромосом из одной клетки в соседнюю клетку или несколько соседних). Большинство авторов отмечали цитомиксис на начальных стадиях мейоза у представителей разных семейств (Golubovskaya, Shkutina, 1967; Shkutina, 1969; Romanov, Orlova, 1971; Kozlovskaya, Chvostova, 1972; Turovtseva, Luchnikova, 1999, 2001; Kravets, 2013 и др.). Л. Ф. Яндовка (Yandovka, 2004) у видов сем. Rosaceae обнаружила цитомиксис не только в первом, но и втором делениях мейоза. У исследуемых нами видов цитомиксис был отмечен только у *R. hispidulum* на стадии ПІ (рис. 1*p, q*), у остальных представителей цитомиксис не выявлен.

Частота нарушений при образовании тетрад микроспор в основном коррелирует с фертильностью пыльцы, оцениваемой окрашиванием ацетокармином (окрашенная ацетокармином пыльца считается морфологически сформированной) (табл. 3). Эти корреляции достаточно выражены у *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile*, *R. spicatum*. У видов *R. aureum*, *R. mandshuricum*, *G. divaricata* при переходе от стадии образования тетрад к стадии образования пыльцы процент нарушений в распределении хроматина снижается. По-видимому, это объясняется большей стабильностью генома этих видов. У них выброшенный за пределы веретена

о́за у представителей разных семейств (Golubovskaya, Shkutina, 1967; Shkutina, 1969; Romanov, Orlova, 1971; Kozlovskaya, Chvostova, 1972; Turovtseva, Luchnikova, 1999, 2001; Kravets, 2013 и др.). Л. Ф. Яндовка (Yandovka, 2004) у видов сем. Rosaceae обнаружила цитомиксис не только в первом, но и втором делениях мейоза. У исследуемых нами видов цитомиксис был отмечен только у *R. hispidulum* на стадии ПІ (рис. 1*p, q*), у остальных представителей цитомиксис не выявлен.

Частота нарушений при образовании тетрад микроспор в основном коррелирует с фертильностью пыльцы, оцениваемой окрашиванием ацетокармином (окрашенная ацетокармином пыльца считается морфологически сформированной) (табл. 3). Эти корреляции достаточно выражены у *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile*, *R. spicatum*. У видов *R. aureum*, *R. mandshuricum*, *G. divaricata* при переходе от стадии образования тетрад к стадии образования пыльцы процент нарушений в распределении хроматина снижается. По-видимому, это объясняется большей стабильностью генома этих видов. У них выброшенный за пределы веретена

Таблица 3. Частота нарушений при образовании тетрад микроспор и фертильность пыльцы у видов *Ribes* и *Grossularia*

Table 3. Frequency of disorders in the formation of microspore tetrads and pollen fertility in *Ribes* and *Grossularia* species

Виды Species	Пыльцевые зерна Pollen grains			% тетрад с нарушениями % tetrad with disorders
	всего просмотрено, шт. total examined, pcs.	не окрашенных ацетокармином (стерильных) not stained with acetocarmine (sterile)		
		шт. pcs.	% ± <i>m</i>	
<i>R. alpinum</i>	512	66	15.4 ± 1.5	18.5
<i>R. aureum</i>	628	73	11.7 ± 1.2	32.1
<i>R. hispidulum</i>	322	176	54.7 ± 2.7	46.2
<i>R. mandshuricum</i>	483	54	11.2 ± 1.4	36.5
<i>R. maximowiczii</i>	215	186	86.6 ± 2.3	82.4
<i>R. nigrum</i>	525	58	11.0 ± 1.3	12.0
<i>R. saxatile</i>	567	491	86.6 ± 1.4	81.4
<i>R. spicatum</i>	505	218	43.2 ± 2.8	46.7
<i>G. aciculare</i>	482	277	57.5 ± 2.2	67.3
<i>G. divaricata</i>	627	66	10.5 ± 1.2	26.9

деления хроматин или подтягивается к стадии пыльцы, или такие микроспоры элиминируют.

ВЫВОДЫ

1. Мейоз во время микроспорогенеза у видов *Ribes* и *Grossularia* проходит с отклонениями. Характер нарушений мейоза у всех видов сходный, независимо от того, относятся растения к местной флоре или они являются интродуцированными видами. На начальных стадиях I и II делений мейоза наиболее часто наблюдаются выбросы хромосом за пределы веретена деления, задержка хромосом на экваторе, отставание или забегание хромосом вперед, хромосомные мосты. Единично встречаются клетки, в которых происходит цитомиксис. В конце I и II делений наиболее часто выявляются микроядра в числе 1–2 (у местных видов), у видов-интродуцентов число микроядер в одной клетке — до 6. На стадии образования тетрад могут формироваться микроядра, диады, триады и линейные тетрады.

2. Частота нарушений мейоза у местных видов *Ribes* и *Grossularia* ниже по сравнению с видами-интродуцентами и составляет 12–25%. У местных видов *Ribes* в первом делении мейоза частота нарушений на начальных стадиях невысокая и к ТI она еще более снижается. В конце второго деления мейоза частота нарушений у видов местной флоры выше (на 12–32%) по сравнению с первым делением, но гораздо ниже по сравнению с таковой у растений-интродуцентов. У *Grossularia* частота нарушений в конце первого деления мейоза выше по сравнению с *Ribes* и составляет 20–31%. Но к ТII частота нарушений у крыжовников снижается, причем более всего — у *G. divaricata*. Интродуцированные виды *Ribes* показывают разную частоту нарушений микроспорогенеза. Менее всего клеток с нарушениями на всех, особенно заключительных, стадиях мейоза у *R. mandshuricum* и *R. spicatum*.

3. Критическими стадиями, при переходе на которые увеличивается частота нарушений, у всех исследуемых видов *Ribes* и *Grossularia* являются AI, AII и стадия образования тетрад микроспор.

4. Фертильность пыльцы, выраженная в процентах, коррелирует с частотой нарушений в микроспорогенезе. Максимальная фертильность пыльцевых зерен (79.6–89.5%) имеется у мест-

ных для г. С.-Петербурга видов *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*. Интродуцированные растения характеризуются меньшими значениями количества морфологически сформированной пыльцы, при этом средний процент фертильной пыльцы достаточный для процессов опыления и оплодотворения у *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*. Остальные взятые в эксперимент интродуцированные виды менее адаптированы к условиям г. Санкт-Петербурга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность директору Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова Д.В. Гельтману, старшему научному сотруднику, куратору дендрологической коллекции БИН РАН Г.А. Фирсову за предоставленную возможность работать с материалами коллекции рода *Ribes*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Buchenkov] Бученков И.Э. 2009. Особенности плодообразования, процессов макро- и микроспорогенеза у диплоидов и автотетраплоидов *Ribes nigrum*. — Весці БДПУ. Серыя 3. Фізіка. Матэматыка. Інфарматыка. Біялогія. Геаграфія. 1(59): 25–31.
- [Dubrovsky] Дубровский М.Л. 2010. Изучение микроспорогенеза у растений смородины красной разного уровня плоидности. — Современное садоводство. 1(1): 93–95.
- [Dubrovsky M.L. et al.] Дубровский М.Л., Лыжин А.С., Ван-Ункан Н.Ю. 2013. Морфологическая разнотипность пыльцы как следствие нарушений микроспорогенеза. — Плодоводство и ягодоводство России. 37(1): 98–103.
- [Dubrovsky et al.] Дубровский М.Л., Папихин Р.В., Брюхина С.А. 2011. Цитологические особенности формирования мужского гаметофита у отдаленных гибридов *Pyrus*×*Malus* и *Ribes*×*Grossularia*. — Вестник ТГУ. 16(2): 633–636.
- [Golubovskaya et al.] Голубовская И.Н., Шкутина Ф.М., Хвостова В.В. 1967. Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. — Генетика. 25(1): 6–8.
- [Golubovskaya] Голубовская И.И. 1994. Мейоз. В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Двудольные. СПб.: Мир и семья. С. 70–75.
- [Kozlovskaya, Khvostova] Козловская В.Ф., Хвостова В.В. 1972. Цитогенетический анализ мутантов

- 56-хромосомных *Triticale*. Сообщение 1. Анализ изменчивости 56-хромосомных *Triticale* в контроле и после облучения. — Генетика. 8(4, 5): 18–23.
- [Koteeva et al.] Котеева Р.Л., Миргородская О.И., Булышева М.М., Мирославов Е.А. 2015. Формирование пыльцы *Ribes nigrum* Grossulariaceae) при низких температурах. — Бот. журнал. 100(10): 1001–1014. DOI: 10.1134/S0006813615100014.
- [Kravets] Кравец Е.А. 2013. Цитомиксис и его роль в регуляции фертильности растений. — Онтогенез. 44(3): 147–165. DOI: 10.1134/S1062360413030028.
- [Mandrik, Andrusyak] Мандрик В.Ю., Андрусак М.А. 1969. Цитоэмбриологическое исследование микроспорогенеза крыжовника *Grossularia reclinata* Mill. и смородины *Ribes alpinum* L. — Бот. журнал. 54(9): 1388–1396.
- Meurman O. 2010. Cytological studies in the genus *Ribes* L. — Hereditas. 11(2-3): 289–356. DOI:10.1111/j.1601-5223.1928.tb02491.x.
- [Mirgorodskaya] Миргородская О.Е. 2018. Развитие мужского гаметофита некоторых древесных покрытосеменных растений в условиях умеренного климата : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 03.02.01 “Ботаника”. СПб.: Ботан. ин-т им. Комарова РАН. 168 с.
- [Porova] Попова А.Ф. 1966. Закладання та розвиток генеративних органів у смородини чорної. — Укр. бот. журнал. 22(6): 83–89.
- [Porova] Попова А.Ф. 1970. Сравнительное цитоэмбриологическое изучение представителей родов *Ribes* и *Grossularia* в связи с гибридизацией: автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук: 03.104 “Цитология”. Киев: Ин-т ботаники. 24 с.
- [Romanov, Orlova] Романов И.Д., Орлова И.Н. 1971. Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах *Triticale*. — Генетика. 7(3). № 13: 1168–1175.
- [Romanova et al.] Романова Н.П., Шелаботин Г.П., Леонченко В.Г., Ханина Н.П. 1988. Методические рекомендации по применению цитологических методов в плодоводстве. М., 1988. 52 с.
- [Skazkin] Сказкин Ф.Д. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Науч. совет по проблемам физиологии и биохимии растений. Л.: Наука. 120 с.
- [Sladkov] Сладков А.Н. 1989. О типах тетрад микроспор покрытосеменных растений. — Бюллетень МОИП. Отд. биол. 94(6): 48–52.
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. — Berlin: Verlag von Gebruder Borntraeger: 690 p.
- [Spitsyn] Спицын И.П. 1994. Генетика, цитология, эмбриология вишни. Экология. Тамбов: ТПО “Дело”. 107 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2019. Современные проблемы ботаники. СПб.: РГПУ им. А.И. Герцена. 215 с.
- [Shkutina] Шкутина О.М. 1969. Цитогенетическое исследование пшенично-ржаных амфидиплоидов: Дис. ...канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- [Jacobson] Якобсон Л.Я. 1974. Исследование мейоза у некоторых видов и гибридов *Ribes* L. — Цитология и генетика. 8(1): 61–65.
- [Topilskaya et al.] Топильская Л.А., Лучникова С.В., Чувашина Н.П. 1975. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацето-гематоксилиновых давленных препаратах. — Бюллетень ЦГЛ им. И.В. Мичурина. 22: 58–61.
- [Turovtseva, Luchnikova] Туровцева Н.М., Лучникова С.В. 1999. Использование гетероплоидных гамет в селекции косточковых культур. — XIX Мичуринские чтения. Мат-лы межд. научн. конф. Мичуринск: ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина. С. 50–52.
- [Turovtseva, Luchnikova] Туровцева Н.М., Лучникова С.В. 2001. Нередукция гамет и ее использование в селекции косточковых культур. — VIII Межд. семинар-совещ. фитофизиологов: Тез. докл. Тамбов: ТГУ. С. 129–131.
- [Yandovka] Яндовка Л.Ф. 2004. Цитологический анализ процесса микроспорогенеза у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) в связи с водным режимом. — Бот. журнал. 89(6): 924–935.
- [Yandovka, Shamrov] Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. 2011. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Cerasus* и *Amygdalus* (Rosaceae). — Бот. журнал. 96(1): 62–75.

PECULIARITIES OF MICROSPOROGENESIS IN *RIBES* AND *GROSSULARIA* (GROSSULARIACEAE) SPECIES UNDER INTRODUCTION CONDITIONS (ST. PETERSBURG)

N. K. Stepanova^{1,*}, L. F. Yandovka^{1,**}, I. I. Shamrov^{1,2,***}, G. S. Veber^{3,****}

¹Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

²Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

³Federal State Budgetary Institution, Russian Research Center of Radiology and Surgical Technologies
named after academician A.M. Granov of the Ministry of Health of the Russian Federation
Leningradskaya Str., 70, Pesochny settlement, St. Petersburg, 197758, Russia

*e-mail: pitastep@yandex.ru

**e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

***e-mail: shamrov52@mail.ru

****e-mail: med.st.veber@gmail.com

Currants and gooseberries are berry crops widely used by humans. The key to high yields when obtaining new plant forms is the formation of fertile pollen. This is preceded by the processes of microsporogenesis and microgametogenesis. The most important is microsporogenesis, and especially meiosis – one of the critical stages in the development of the anther. References contain information on the general structure of the anther in representatives of the Grossulariaceae family, however, meiosis in representatives of Grossulariaceae has been studied fragmentarily, that served as the basis for our study – studying meiosis during microsporogenesis and screening *Ribes* L. and *Grossularia* L., species that undergo meiosis with minimal disorders in the conditions of St. Petersburg. The objects of the study were plants of the Grossulariaceae family. Among them, there were 8 species of *Ribes* and 2 species of *Grossularia* growing in the territory of the Peter the Great Botanical Garden (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences). *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*, and *G. acicularis* are local to the flora of St. Petersburg. The study of meiosis was carried out according to the method of Topilskaya, Luchnikova, Chuvashina (1975) by preparing crushed temporary micropreparations. The results showed that meiosis in *Ribes* and *Grossularia* species occurs with deviations. The nature of meiosis disorders in all species of the Grossulariaceae family is similar: at the initial stages of the first and second meiotic divisions, chromosomes are thrown out beyond the spindle of division, delayed at the equator, lagging behind or running forward, chromosome bridges, cytomixis (single). At the end of meiotic divisions, micronuclei are detected (1–2 in local species, up to 6 in introduced species). At the stage of tetrad formation, micronuclei, dyads, triads and linear tetrads can be formed. The frequency of disorders at the beginning of meiosis in local species is lower compared to introduced ones and amounts to 12–25%; in *Grossularia* the frequency of disorders at the end of the first meiotic division is higher compared to *Ribes* and amounts to 20–31%, by TII the frequency of disorders in gooseberries decreases, most of all – in *G. divaricata*. The frequency of meiotic disorders varies in introduced species. The least numbers of cells with disorders at all, especially final stages of meiosis are in *R. mandshuricum* and *R. spicatum*. It was established that the frequency of disorders during the formation of microspore tetrads mainly correlates with pollen fertility, which was assessed by staining with acetocarmine according to the method of Romanova et al. (1988) (pollen stained with acetocarmine is considered morphologically formed). These correlations are quite pronounced in *R. maximowiczianum*, *R. alpinum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum*, *R. saxatile*, *R. spicatum*. The maximum fertility of pollen grains (79.6–89.5%) is found in the local species: *R. alpinum*, *R. aureum*, *R. nigrum*, *G. divaricata*. Introduced plants are characterized by lower values of the amount of morphologically formed pollen, while the average percentage of fertile pollen, sufficient for pollination and fertilization processes, is found in *R. hispidulum*, *R. mandshuricum*, *R. spicatum*.

Keywords: *Grossularia*, *Ribes*, meiosis during microsporogenesis, pollen fertility

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their deep gratitude to D.V. Geltman, Director of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, and G.A. Firsov, senior researcher and curator of the arboretum collection of the BIN RAS, for the opportunity to work with the materials of the *Ribes* collection.

REFERENCES

- Buchenkov I.E. 2009. Features of fruit formation, processes of macro- and microsporogenesis in diploids and autotetraploids *Ribes nigrum*. — Bulletin of BDPU. Gray 3. Physics. Mathematics. Information technology. Biology. Geography. 1(59): 25–31 (In Russ.).
- Dubrovsky M.L. 2010. Study of microsporogenesis in red currant plants of different ploidy levels. — Modern gardening. 1(1): 93–95 (In Russ.).
- Dubrovsky M.L., Lyzhin A.S., Van-Unkan N.Yu. 2013. Morphological heterogeneity of pollen as a consequence of microsporogenesis disorders. — Fruit and berry growing in Russia. 37(1): 98–103 (In Russ.).
- Dubrovsky M.L., Papikhin R.V., Bryukhina S.A. 2011. Cytological features of the formation of the male gametophyte in distant hybrids *Pyrus* × *Malus* and *Ribes* × *Grossularia*. — Bulletin of TSU. — 16(2): 633–636 (In Russ.).
- Golubovskaya I.N., Shkutina F.M., Khvostova V.V. 1967. Instability of chromosome number detected in meiosis in wheat-rye and incomplete wheat-wheatgrass amphidiploids. — Genetica. 25(1): 6–8 (In Russ.).
- Golubovskaya I.I. 1994. The meiosis. In books: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. T. 1. World and Family: 70–75 (In Russ.).
- Kozlovskaya V.F., Khvostova V.V. 1972. Cytogenetic analysis of mutants of 56-chromosomal *Triticale*. Report 1. Analysis of variability of 56-chromosomal *Triticale* in control and after irradiation. — Genetica. 8(4, 5): 18–23 (In Russ.).
- Koteeva N.K., Mirgorodskaya O.E., Bulysheva M.M., Miroslavov E.A. 2015. Formation of pollen in *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) in connection with a period of low temperatures. — Bot. Zhurn. 100(10): 1001–1007 (In Russ.).
DOI: 10.1134/S0006813615100014.
- Kravets E.A. 2013. Cytomixis and its role in the regulation of plant fertility. — Ontogenesis. 44(3): 147–165 (In Russ.).
DOI: 10.1134/S1062360413030028.
- Mandrik V.Yu., Andrusyak M.A. 1969. Cytoembryological study of microsporogenesis of gooseberry *Grossularia reclinata* Mill. and currant *Ribes alpinum* L. — Bot. Zhurn. 54(9): 1388–1396 (In Russ.).
- Meurman O. 2010. Cytological studies in the genus *Ribes* L. — Hereditas. 11(2-3): 289–356.
DOI:10.1111/j.1601-5223.1928.tb02491.x.
- Mirgorodskaya O.E. 2018. Development of the male gametophyte of some woody angiosperms in temperate climate conditions: dissertation for the degree of candidate of biological sciences: 03.02.01 “Botany” — Botanical Institute named after Komarov, Russian Academy of Sciences: 168 p. (In Russ.).
- Popova A.F. 1966. Zakladannya ta rozvytok heneratyvnykh orhaniv u smorodyny chornoyi [Establishment and development of generative organs in blackcurrant]. — Ukr. bot. zhurnal.
- Popova A.F. 1970. Comparative cytoembryological study of representatives of the genera *Ribes* and *Grossularia* in connection with hybridization: author's abstract. diss. for the academic degree of candidate of biological sciences: 03.104 “Cytology”. — Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. Institute of Botany: 24 p. (In Ukr.).
- Romanov I.D., Orlova I.N. 1971. Cytomixis and its consequences in *Triticale* microsporocytes. — Genetica. 7(3). № 13: 1168–1175 (In Russ.).
- Romanova N.P., Shelabotin G.P., Leonchenko V.G., Khanina N.P. 1988. Methodological recommendations for the use of cytological methods in fruit growing. M. 52 p. (In Russ.).
- Skazkin F.D. 1971. The critical period for plants in relation to the lack of water in the soil. Scientific Council on Problems of Plant Physiology and Biochemistry. L: Science. 120 p. (In Russ.).
- Sladkov A.N. 1989. On the types of microspore tetrads of angiosperms. — Bulletin of MOIP. Separatebiol. 94(6): 48–52 (In Russ.).
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. — Berlin: Verlag von Gebruder Borntraeger: 690 p.
- Spitsyn I.P. 1994. Genetics, cytology, embryology of cherry. Tambov. 107 p.
- Shamrov I.I. 2019. Modern problems of botany — Herzen State Pedagogical University: 44 (In Russ.).
- Shkutina O.M. 1969. Cytogenetic study of wheat-rye amphidiploids: Diss. ... Cand. of Biological Sciences: 21 p. (In Russ.).
- Jacobson L. Ya. 1974. Study of meiosis in some species and hybrids of *Ribes* L. — Cytology and Genetics. 8(1): 61–65 (In Russ.).
- Topilskaya L.A., Luchnikova S.V., Chuvashina N.P. 1975. Study of somatic and meiotic chromosomes of currant on acetohematoxylin crushed preparations — Bulletin of scientific information of the Central Clinical Laboratory named after I.V. Michurin. 22. 58–61 (In Russ.).
- Turovtseva N.M., Luchnikova S.V. 1999. The use of heteroploid gametes in the selection of stone fruit crops — XIX Michurin Readings. Materials int. scientific Conf.: 50–52 (In Russ.).

- Turovtseva N.M., Luchnikova S.V. 2001. Non-reduction of gametes and its use in breeding of stone fruit crops. — VIII Int. seminar-conference of phytophysiologists: Abstract of the report. S. 129–131 (In Russ.).
- Yandovka L.F. 2004. Cytological analysis of the process of microsporogenesis in *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) in connection with the water regime. — Bot. Zhurn. 89(6): 924–935 (In Russ.).
- Yandovka L.F., Shamrov I.I. 2011. Development of anther and pollen grain in *Cerasus* and *Amygdalus* (Rosaceae). — Bot. Zhurn. 96(1): 62–75. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ДРЕВЕСИНЫ *XENOXYLON* (CONIFERALES)
В СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ
БЕЛГОРОДСКОЙ И КУРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ, РОССИЯ

© 2024 г. М. А. Афонин^{1,*}, А. П. Любарова¹, Н. В. Носова¹

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

*e-mail: mafonin@binran.ru

Поступила в редакцию 22.08.2024 г.
Получена после доработки 02.11.2024 г.
Принята к публикации 19.11.2024 г.

По анатомическим признакам ископаемых древесин из среднеюрских отложений железорудных карьеров в Белгородской и Курской областях описан представитель мезозойского рода *Xenoxylon* (Coniferales) — *X. phyllocladoides*. Этот вид впервые указывается для материковой части Европейской территории России. До настоящего времени в России ископаемая древесина *X. phyllocladoides* была описана из юрских и нижнемеловых отложений Земли Франца-Иосифа, Северо-Восточной Сибири, Северо-Западной Камчатки и Южного Приморья.

Ключевые слова: анатомия древесины, голосеменные, юрский период, мезозойская эра, Восточно-Европейская платформа

DOI: 10.31857/S0006813624120065, **EDN:** NNUPVP

В настоящем сообщении по анатомическим признакам ископаемых древесин из среднеюрских (батских) отложений Белгородской и Курской областей описывается вид мезозойского рода *Xenoxylon* Gothan — *X. phyllocladoides* Gothan.

Род *Xenoxylon* предложен В. Готаном (Gothan, 1905) для ископаемых древесин хвойных, которые впервые были описаны С. Крамером (Cramer, 1868) как *Pinites latiporosus* Cramer и *P. pauciporosus* Cramer из верхнеюрских отложений Шпицбергена. Древесина *Xenoxylon* указывается из мезозойских отложений по всему Северному полушарию (Philippe et al., 2013; Afonin et al., 2022). Несмотря на большое количество находок, систематическое положение *Xenoxylon* среди хвойных до сих пор остается неясным. А.В. Ярмоленко (Yarmolenko, 1933), И.В. Бэйли (Bailey, 1953), И.А. Шилкина и Р. Худайбердыев (Shilkina, Khudayberdyev, 1971) и многие другие исследователи на основании большого сходства в анатомическом строении древесины предполагали, что хвойные с древесиной типа *Xenoxylon* близки к современному семейству Sciadopityaceae. В.Д. Нащокин (Nashchokin, 1968) считал, что

древесина *Xenoxylon* имеет черты сходства с древесиной современных представителей не только семейства Sciadopityaceae, но и Podocarpaceae. Л. Мариновский с соавторами (Marynowski et al., 2008), проведя органо-геохимический анализ образцов ископаемой древесины *Xenoxylon* из юрских отложений Польши, установили, что этот род, возможно, близок к семействам Cupressaceae и Podocarpaceae. Несколько позднее М. Филипп с соавторами (Philippe et al., 2013) высказали предположение, что представители *Xenoxylon* могли входить в состав вымершего семейства хвойных Miroviaceae.

Вид *X. phyllocladoides* впервые был установлен В. Готаном (Gothan, 1906) из среднеюрских (батских) отложений в районе Гначин г. Ченстохова на юге Польши. Кроме того, древесина *X. phyllocladoides* была описана из юрских отложений Гренландии (Oh et al., 2015), юрских и нижнемеловых отложений Земли Франца-Иосифа (Afonin et al., 2022; Afonin, Gromyko, 2023), Шпицбергена (Gothan, 1907; Gothan, 1910; Reolid et al., 2010) и Северо-Восточной Сибири (Shilkina, Khudayberdyev, 1971; Afonin, 2019), а также

из нижнемеловых отложений Северо-Западной Камчатки (Afonin, Philippe, 2014) и Южного Приморья (Afonin, 2019). Вероятно, находок древесины *X. phyllocladoides* в мире гораздо больше, так как долгое время этот вид ошибочно рассматривался как *X. barberi* (Seward) Krausel (Philippe et al., 2013).

Ископаемые древесины из Белгородской и Курской областей исследованы впервые. В целом древесные остатки из мезозойских отложений материковой части европейской территории России остаются практически не изученными. До настоящего времени были описаны только ископаемые древесины из нижнемеловых отложений Кировской области (Shilkina, 1986, 1989).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованные образцы ископаемой древесины были собраны А.П. Любаровой и Н.В. Носовой в 2022 г. в Стойленском железорудном карьере (~51°15'16" с. ш., 37°44'01" в. д.), расположенном примерно в пяти километрах к юго-западу от г. Старый Оскол в Белгородской области, и А.П. Любаровой в 2023 г. в Михайловском железорудном карьере (~52°18'59" с. ш., 35°24'40" в. д.), расположенном около г. Железнодорожск в Курской области. Изученные древесные остатки углефицированные, представляют собой небольшие фрагменты стволов или, возможно, веток. Размеры образцов от 3×3 до 11×5 см.

В Стойленском карьере возраст слоев с остатками исследованных фрагментов древесины установлен как средний-поздний бат на основе изучения ископаемых диноцист и спорово-пыльцевых комплексов (Nosova et al., 2024). В Михайловском карьере флороносные отложения относятся к аркинской свите, возраст которой оценивается как средний-поздний бат на основе палинологических данных (Nosova et al., 2024).

При изучении ископаемых древесин использовалась методика изготовления прозрачных шлифов, изложенная в работе А.Ф. Гаммерман с соавторами (Gammerman et al., 1946). Всего было изготовлено 13 шлифов в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: поперечной, радиальной и тангентальной. Микроскопическое изучение и микрофотографирование анатомических структур проводилось с помощью светового микроскопа (СМ) Carl Zeiss Axio Scope.A1 и сканирующего

электронного микроскопа (СЭМ) Jeol JSM-6390 LA в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН), г. Санкт-Петербург.

Описание анатомического строения древесины выполнено с использованием терминологии, изложенной в работе А.А. Яценко-Хмелевского (Yatsenko-Khmelevsky, 1954), IAWA Committee (2004), а также М. Филиппа и М.К. Бамфорд (Philippe, Bamford, 2008).

Изученные образцы ископаемой древесины хранятся в лаборатории палеоботаники БИН РАН (коллекция № 1434 — Стойленский карьер, коллекция № 2577 — Михайловский карьер).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Coniferales

Род *Xenoxylon* Gothan, 1905

Xenoxylon phyllocladoides Gothan, 1906

Описание анатомического строения. Описание дано по образцу № 2577/6-1, имеющему наилучшую сохранность анатомических признаков древесины.

Кольца прироста отчетливые, приблизительно 2–3.5 мм шириной, иногда смяты; переход от ранней древесины к поздней резкий (рис. 1а; рис. 2а). Поздняя древесина составляет незначительную часть кольца прироста и образована 2–5 слоями толстостенных уплощенных в радиальном направлении трахеид. Смоляные ходы и тяжёлая паренхима отсутствуют.

Лучи однорядные, изредка с короткими двурядными участками (рис. 1д; рис. 2д). Высота лучей 1–8(12) клеток. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей гладкие, непористые (рис. 1б, с; рис. 2б, с). На тангентальных стенках трахеид встречаются однорядные, округлые, свободно расположенные поры, 4–8 мкм в диаметре (рис. 1д).

На радиальных стенках трахеид ранней древесины однорядные, округлые и овальные, свободно и сближены расположенные поры, 12–20 мкм в диаметре; изредка встречаются уплощенные поры в сближенном и сомкнутом расположении, по типу ксеноксиальной поровости (рис. 1б, с; рис. 2б, с). На полях перекреста одна, изредка две овальные и косоэллиптические, простые или слегка окаймленные поры оконцевого

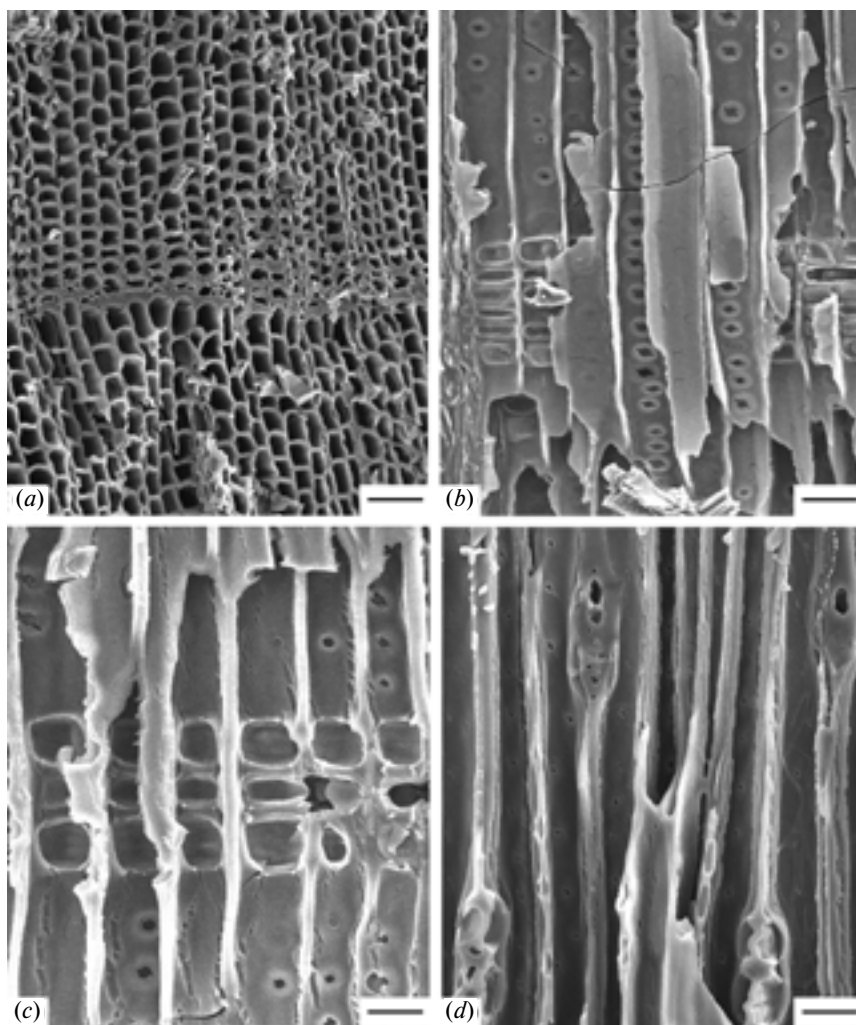


Рис. 1. *a–d* — *Xenoxylon phyllocladoides* Gothan, образец № 2577/6-1, Курская область, Михайловский карьер, аркинская свита, средняя юра, средний — поздний бат; СЭМ.

a — поперечный срез, кольца прироста, переход от ранней древесины к поздней (масштабная линейка = 120 мкм); *b, c* — радиальные срезы, поры на стенках трахеид, поры на полях перекреста (масштабные линейки = 40, 30 мкм); *d* — тангентальный срез, лучи, поры на стенках трахеид (масштабная линейка = 40 мкм).

Fig. 1. *a–d* — *Xenoxylon phyllocladoides* Gothan, specimen No. 2577/6-1, Kursk Region, Mikhailovsky mine, Arkino Formation, Middle Jurassic, Middle – Late Bathonian; SEM.

a — transverse section, growth rings, transition from the early wood to the late wood (scale bar = 120 μm); *b, c* — radial sections, pits on the walls of tracheids, cross-field pits (scale bars = 40, 30 μm); *d* — tangential section, rays, pits on the walls of tracheids (scale bar = 40 μm).

типа (рис. 1*b, c*; рис. 2*c*); размер пор 14–22 × 18–32 мкм. В трахеидах иногда встречаются тиллы.

Сравнение и обоснование определения. Изученная ископаемая древесина характеризуется наличием отчетливых колец прироста, гладких стенок клеток лучей, оконцевых пор на полях перекреста, а также отсутствием смоляных ходов и лучевых трахеид. Наличие такого набора анатомических

признаков древесины свидетельствует о принадлежности этой древесины к роду *Xenoxylon*. Среди известных представителей *Xenoxylon* наибольшее сходство наблюдается с *X. phyllocladoides* из группы “*phyllocladoides*” (Gothan, 1906; Philippe et al., 2013). Это сходство отмечается в наличии в основном округлых и овальных, свободно и сближено расположенных, изредка уплощенных

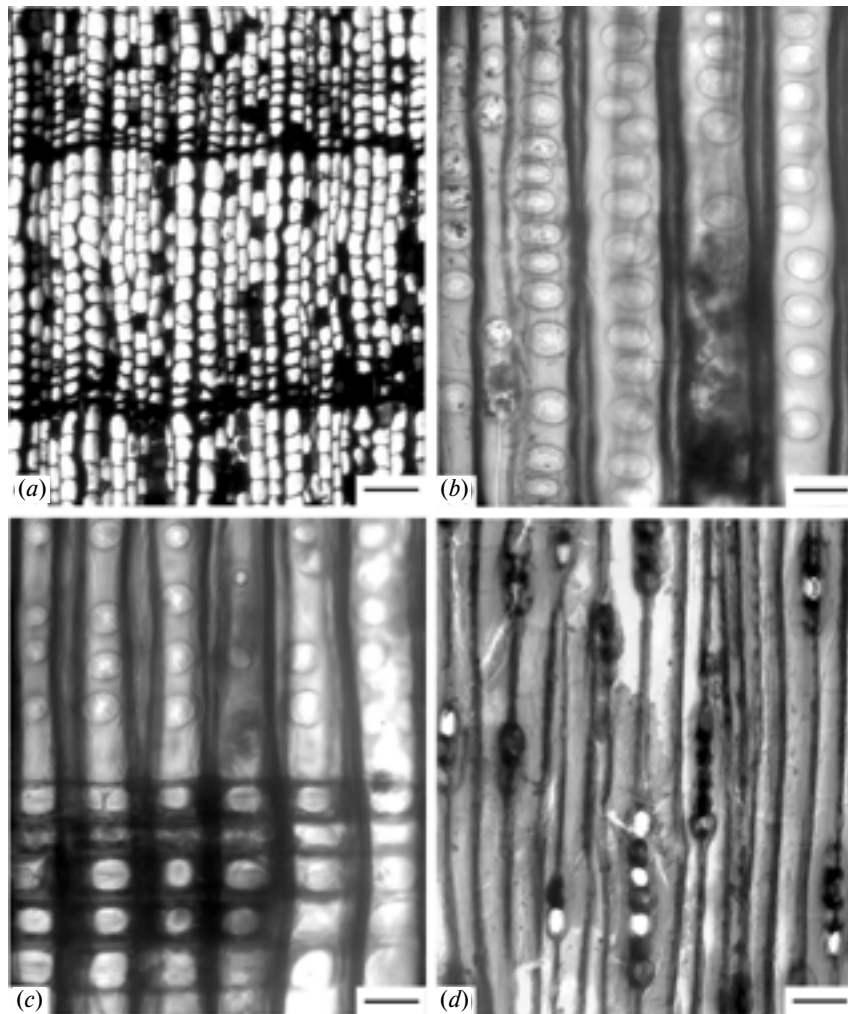


Рис. 2. *a–d* – *Xenoxylon phyllocladoides* Gothan, образец № 2577/6-1, Курская область, Михайловский карьер, аркинская свита, средняя юра, средний – поздний бат; СМ.

a – поперечный срез, кольца прироста, переход от ранней древесины к поздней (масштабная линейка = 120 мкм); *b* – радиальный срез, поры на стенках трахеид (масштабная линейка = 30 мкм); *c* – радиальный срез, поры на стенках трахеид, поры на полях перекреста (масштабная линейка = 30 мкм); *d* – тангентальный срез, лучи (масштабная линейка = 40 мкм).

Fig. 2. *a–d* – *Xenoxylon phyllocladoides* Gothan, specimen No. 2577/6-1, Kursk Region, Mikhailovsky mine, Arkino Formation, Middle Jurassic, Middle – Late Bathonian; LM.

a – transverse section, growth rings, transition from the early wood to the late wood (scale bar = 120 μ m); *b* – radial section, pits on the walls of tracheids (scale bar = 30 μ m); *c* – radial section, pits on the walls of tracheids, cross-field pits (scale bar = 30 μ m); *d* – tangential section, rays (scale bar = 40 μ m).

сближенных пор на радиальных стенках трахеид, простых или слегка окаймленных пор оконцевого типа на полях перекреста (Gothan, 1906; Philippe et al., 2013). От других видов *Xenoxylon* из группы “*phyllocladoides*” (*X. hopeiense* Chang, *X. huttonianum* (Witham) Philippe et Hayes и *X. jakutiense* Shilkina) изученная ископаемая древесина отличается отсутствием тяжелой паренхимы

или краппул, либо по форме и размеру оконцевых пор на полях перекреста.

Материал и местонахождение. Образец № 1434/11-2, Белгородская область, Стойленский карьер, средняя юра, средний – поздний бат; образцы №№ 2577/6-1, 2577/6-2 и 2577/6-3, Курская область, Михайловский карьер, аркинская свита, средняя юра, средний – поздний бат.

Распространение. Евразия, поздний триас – ранний мел.

Примечание. Из макроостатков растений, помимо фрагментов древесины *Xenoxylon*, в среднеюрских отложениях Стойленского и Михайловского карьеров описаны многочисленные остатки листьев хвойных. В некоторых образцах из среднеюрских отложений Стойленского карьера доминируют фрагменты листьев *Mirovia* Reumanówna. На основе изучения морфологии и особенностей эпидермиса листьев здесь описаны два вида: *Mirovia oskolica* Nosova и *M. eximia* Gordenko (Nosova, Lyubarova, 2023). Кроме *Mirovia* в Стойленском карьере найдены фрагменты листьев *Podocarpophyllum kazakhstanicum* Nosova et Kiritchkova, *Pityophyllum* sp. и *Elatocladus* sp. (Nosova, Lyubarova, 2023). Вид *Mirovia eximia* впервые был описан из среднеюрской аркинской свиты Михайловского карьера (Gordenko, 2007). Как и в Стойленском карьере, находки данного вида в этом карьере весьма многочисленны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность члену-корреспонденту РАН, д. б. н. А.О. Алексееву и д. г. - м. н. Т.В. Алексеевой (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино) за организацию полевых работ. Исследование выполнено за счет средств по гранту Российского научного фонда (проект № 23-24-00103).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afonin M.A. 2019. *Xenoxylon* (Coniferales) fossil woods from the Jurassic and Cretaceous deposits of Siberia and the Russian Far East. — *Paleontol. J.* 53: 89–104.
- [Afonin, Gromyko] Афонин М.А., Громыко Д.В. 2023. Ископаемые древесины *Xenoxylon* (Coniferales) из нижнемеловых отложений архипелага Земля Франца-Иосифа. — *Бот. журн.* 108: 78–86.
- Afonin M., Philippe M. 2014. Fossil woods from the Lower Cretaceous (Albian) of Kamchatka Peninsula, Russian Far East. — *Cretaceous Research.* 50: 110–119.
- Afonin M., Philippe M., Gromyko D. 2022. New data on the geographic and stratigraphic range of the Mesozoic fossil wood genera *Protocedroxylon* and *Xenoxylon* in the Arctic region. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 302: 104667.
- Bailey I.W. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. — *Amer. J. Bot.* 40: 4–8.
- Cramer C. 1868. Fossile Hölzer der Arktischen Zone. — In: *Flora fossilis arctica — Die fossile Flora der Polarländer*, Zürich. P. 167–180.
- [Gammerman et al.] Гаммерман А.Ф., Никитин А.А., Николаева Л.Т. 1946. Определитель древесин по микроскопическим признакам. М., Л. 143 с.
- Gordenko N.V. 2007. Well preserved leaf anatomical elements from the Bathonian of the Kursk Region. — *Paleontol. J.* 41: 319–326.
- Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. — *Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt.* 44: 1–108.
- Gothan W. 1906. Fossile Hölzer aus dem Bathonien von Russisch-Polen. — *Verh. Russ-Kais. Mineral. Ges.* 44: 435–458.
- Gothan W. 1907. Die fossilen Hölzer von König Karls Land. — *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 42: 1–44.
- Gothan W. 1910. Die fossilen Hölzreste von Spitzbergen. — *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar.* 45: 1–56.
- IAWA Committee. 2004. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification. — *IAWA J.* 25: 1–70.
- Marynowski L., Philippe M., Zaton M., Hauteville Y. 2008. Systematic relationships of Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: integrative biomolecular and palaeobotanical approach. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 247: 177–189.
- [Nashchokin] Нащокин В.Д. 1968. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М. 175 с.
- Nosova N., Fedyaevskiy A., Lyubarova A. 2024. New findings of gymnosperms in the Middle Jurassic of the East European platform. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 324: 105095.
- Nosova N., Lyubarova A. 2023. First data on coniferous leaves from the Middle Jurassic of the Belgorod Region, Russia. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 317: 104949.
- Oh C., Philippe M., Kim K. 2015. *Xenoxylon* synecology and palaeoclimatic implications for the Mesozoic of Eurasia. — *Acta Palaeontol. Pol.* 60: 245–256.
- Philippe M., Bamford M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 148: 184–207.
- Philippe M., Thévenard F., Nosova N., Kim K., Naugolnykh S. 2013. Systematics of a palaeoecologically significant boreal Mesozoic fossil wood genus, *Xenoxylon* Gothan. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 193: 128–140.
- Reolid M., Philippe M., Nagy J., Abad I. 2010. Exceptional preservation of phosphatic wood remains of the Brentskardhaugen Bed (Middle Jurassic) from Svalbard (Boreal Realm). — *Facies.* 56: 549–566.
- [Shilkina] Шилкина И.А. 1986. Ископаемые древесины Северной Евразии. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л. С. 150–157.
- [Shilkina] Шилкина И.А. 1989. Древесины хвойных из нижнего мела Кировской области (новые виды). —

- В кн.: Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л. С. 88–100.
- [Shilkina, Khudayberdyev] Шилкина И.А., Худайбердыев Р. 1971. Новые находки и обзор родов *Protocedroxylon* и *Xenoxylon*. — В кн.: Палеоботаника Узбекистана. Т. II. Ташкент. С. 117–134.
- [Yarmolenko] Ярмоленко А.В. 1933. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. — Сов. ботаника. 6: 46–63.
- [Yatsenko-Khmelevsky] Яценко-Хмелевский А.А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М., Л. 337 с.

FIRST FINDINGS OF *XENOXYLON* (CONIFERALES) FOSSIL WOOD IN THE MIDDLE JURASSIC DEPOSITS OF THE BELGOROD AND KURSK REGIONS, RUSSIA

M. A. Afonin^{1,*}, A. P. Lyubarova¹, N. V. Nosova¹

¹Komarov Botanical Institute RAS

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

*e-mail: mafonin@binran.ru

Fossil wood species *Xenoxylon phyllocladoides* of the Mesozoic genus *Xenoxylon* (Coniferales) is reported from the Middle Jurassic deposits of iron mines in the Belgorod and Kursk regions, Russia. This species is recorded for the first time in the European continental part of Russia. To date, fossil wood of *X. phyllocladoides* was recorded on the territory of Russia from the Jurassic and Lower Cretaceous deposits of Franz Josef Land, North-Eastern Siberia, North-Western Kamchatka and Southern Primorye.

Keywords: wood anatomy, gymnosperms, Jurassic, Mesozoic, East European Craton

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to A.O. Alekseev and T.V. Alekseeva (Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino) for organization of field works. The study was supported by the Russian Science Foundation (project No. 23-24-00105).

REFERENCES

- Afonin M.A. 2019. *Xenoxylon* (Coniferales) fossil woods from the Jurassic and Cretaceous deposits of Siberia and the Russian Far East. — Paleontol. J. 53: 89–104.
- Afonin M.A., Gromyko D.V. 2023. *Xenoxylon* (Coniferales) fossil woods from the Lower Cretaceous deposits of the Franz Josef Land Archipelago. — Bot. J. 108: 78–86.
- Afonin M., Philippe M. 2014. Fossil woods from the Lower Cretaceous (Albian) of Kamchatka Peninsula, Russian Far East. — Cretaceous Research. 50: 110–119.
- Afonin M., Philippe M., Gromyko D. 2022. New data on the geographic and stratigraphic range of the Mesozoic fossil wood genera *Protocedroxylon* and *Xenoxylon* in the Arctic region. — Rev. Palaeobot. Palynol. 302: 104667.
- Bailey I.W. 1953. Evolution of the tracheary tissue of land plants. — Amer. J. Bot. 40: 4–8.
- Cramer C. 1868. Fossile Hölzer der Arktischen Zone. — In: Flora fossilis arctica — Die fossile Flora der Polarländer, Zürich. P. 167–180.
- Gammerman A.F., Nikitin A.A., Nikolaeva L.T. 1946. Guide to wood identification based on characteristic microscopical features. Moscow, Leningrad. 143 p. (In Russ.).
- Gordenko N.V. 2007. Well preserved leaf anatomical elements from the Bathonian of the Kursk Region. — Paleontol. J. 41: 319–326.
- Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. — Abhandlungen der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt. 44: 1–108.
- Gothan W. 1906. Fossile Hölzer aus dem Bathonien von Russisch-Polen. Verh. — Russ.-Kais. Mineral. Ges. 44: 435–458.
- Gothan W. 1907. Die fossilen Hölzer von König Karls Land. — Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handligar. 42: 1–44.
- Gothan W. 1910. Die fossilen Hölzreste von Spitzbergen. — Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handligar. 45: 1–56.
- IAWA Committee. 2004. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification. — IAWA J. 25: 1–70.
- Marynowski L., Philippe M., Zaton M., Hauteville Y. 2008. Systematic relationships of Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: integrative biomolecular and palaeobotanical approach. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 247: 177–189.

- Nashchokin V.D. 1968. Fossil woods from the Cretaceous, Tertiary and Quaternary deposits of Middle Siberia. Moscow. 175 p. (In Russ.).
- Nosova N., Fedyaevskiy A., Lyubarova A. 2024. New findings of gymnosperms in the Middle Jurassic of the East European platform. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 324: 105095.
- Nosova N., Lyubarova A. 2023. First data on coniferous leaves from the Middle Jurassic of the Belgorod Region, Russia. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 317: 104949.
- Oh C., Philippe M., Kim K. 2015. *Xenoxylon* synecology and palaeoclimatic implications for the Mesozoic of Eurasia. — *Acta Palaeontol. Pol.* 60: 245–256.
- Philippe M., Bamford M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 148: 184–207.
- Philippe M., Thévenard F., Nosova N., Kim K., Naugolnykh S. 2013. Systematics of a palaeoecologically significant boreal Mesozoic fossil wood genus, *Xenoxylon* Gothan. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 193: 128–140.
- Reolid M., Philippe M., Nagy J., Abad I. 2010. Exceptional preservation of phosphatic wood remains of the Brentskardhaugen Bed (Middle Jurassic) from Svalbard (Boreal Realm). — *Facies*. 56: 549–566.
- Shilkina I.A. 1986. Fossil woods of Northern Eurasia. — In: *Problemy Paleobotaniki*. Leningrad. P. 150–155 (In Russ.).
- Shilkina I.A. 1989. Woods of conifers from the Lower Cretaceous of Kirovsk Region (new species). — In: *Questions of paleofloristic and stratigraphy*. Leningrad. P. 88–100 (In Russ.).
- Shilkina I.A., Khudayberdyev R. 1971. New records and review of the genera *Protocedroxylon* and *Xenoxylon*. — In: *Paleobotanika Uzbekistana*. Vol. II. Tashkent. P. 117–133 (In Russ.).
- Yarmolenko A.V. 1933. Experience of using anatomy of secondary wood of trunk for the explanation of phylogeny of conifers. — *Sovet. Bot.* 6: 46–63 (In Russ.).
- Yatsenko-Khmelevsky A.A. 1954. Fundamentals and methods of anatomical investigation of wood. Moscow, Leningrad. 337 p. (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

***PELTIGERA OCCIDENTALIS* (ASCOMYCOTA, PELTIGERACEAE) –
ПЕРВАЯ НАХОДКА ДЛЯ ХАНТЫ-МАНСКОГО
АВТОНОМНОГО ОКРУГА (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)**

© 2024 г. А. И. Мингалимова^{1, 2, *}, Е. Ю. Кузьмина^{2, **, *}, И. Н. Урбанавичене^{2, ***}

¹Югорский государственный университет
ул. Чехова, 16, Ханты-Мансийск, 628012, Россия

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

*e-mail: ksanne-86@mail.ru

**e-mail: ekuzmina@yandex.ru, kuzminaeyu@binran.ru

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

Поступила в редакцию 07.10.2024 г.

Получена после доработки 18.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Приводятся сведения о первой находке *Peltigera occidentalis* для лишайнофлоры Ханты-Мансийского автономного округа – Югра, и второе указание для Западной Сибири. Дано краткое описание вида с информацией об анатомии, морфологии, составе выявленных вторичных метаболитов, местопроизрастании и распространении. Обсуждаются морфологические и химические отличия от близких видов.

Ключевые слова: новая находка, лишайники, флористические исследования, ХМАО-Югра, Россия

DOI: 10.31857/S0006813624120074, **EDN:** NNJOIU

Статья является продолжением наших публикаций по изучению лишайнофлоры равнинной части Западной Сибири (Kotkova et al., 2021; Mingalimova, Urbanavichene, 2022). В 2023 г. в результате полевых исследований в северотаежной подзоне, в центре Западно-Сибирской низменности (ХМАО-Югра), в пределах болотной системы верховьев р. Тромъеган, Е.Ю. Кузьминой был собран образец *Peltigera occidentalis* (Å.E. Dahl) Kristinsson. Вторичные метаболиты образца были изучены методом НРТЛС (Agup et al., 1993) в системе “А” (Ванштейн и др., 1990) и системе “EHF” (Tønsberg, Holtan-Hartwig, 1983).

В отечественной литературе для Западной Сибири этот вид не был указан (Urbanavichus, 2010). Несколько образцов, собранные студентами из Брно в Тазовском р-не ЯНАО в 2013 г., были определены Т. Ahti, внесены в базу GBIF, и хранятся в гербарии BRNU (<https://brnu.jacq.org/BRNU648514>).

В “Определителе лишайников СССР” (Оpre-delitel’..., 1975) при обработке рода *Peltigera* Willd.

этот вид не был учтен. Поэтому приводим его описание согласно российским и зарубежным источникам (Kristinsson, 1968; Zavarzin, 2001; Vitikainen, 2007; Stenroos et al., 2016; Magain et al., 2023) с учетом особенностей нашего образца.

Peltigera occidentalis (Å.E. Dahl) Kristinsson, 1968, Bryologist 71 (1): 38. ≡ *Leciophysma occidentale* Å.E. Dahl, 1950, Meddel. Grønland 150 (2): 44. = *Peltigera scabrosa* Th.Fr. var. *occidentalis* Å.E. Dahl, 1950, Meddel. Grønland 150(2): 68 (рис. 1).

Таллом в среднем до 20 см в диам. (у нашего образца – до 13 см в диам.), лопасти 1.5–2.5 см шир., 0.3–0.5 мм толщ., в сухом состоянии серовато-зеленоватый, иногда с коричневатыми участками. Края таллома плоские до восходящих, верхняя поверхность гладкая, матовая с нерегулярными трещинами. Нижняя поверхность с широкими, выпуклыми жилками, образующими густую сеть, бледно-желтовато-коричневатую у краев лопастей, темнеющую до коричнево-черноватой к центру таллома. На нижней стороне таллома имеются многочисленные, овальные



Рис. 1. *Peltigera occidentalis* — внешний вид таллома.

Fig. 1. *Peltigera occidentalis* — habit.

до округлых, промежуточные пространства между жилками в виде светлых пятен ($0.3\text{--}0.6 \times 1.0\text{--}1.3$ мм), достигающие до самого края. Ризиды довольно короткие — в основном 2–4 до 5 мм дл., светло- до темно-коричнево-черных, одиночные, пучковидные до слегка ветвящихся (согласно характеристике А.А. Заварзина (Zavarzin, 2001) — распушающиеся, как и у нашего образца). Апотеции с красновато-коричневым диском, трубчатые или седловидные, развиваются на концах лопастей, в нашем образце отсутствуют. Споры игловидные, почти цилиндрические и истончающиеся к концам, 6–8-клеточные, $78\text{--}95 \times 3\text{--}4$ мкм. Вторичные метаболиты: тенуиорин (основной), метилгирофорат (второстепенный), гидрофоровая кислота (следы); тритерпеноиды — пельтидактилин (основной), долихорризин (минорный), зеолин (минорный). Фотобионт *Nostoc*.

Изученный образец: Россия, Западная Сибирь, ХМАО-Югра, Сургутский район, окр. пос. Нижнесортимский, верховья р. Томъеган, в разновозрастном кочкарном сосняке с кедром,

зеленомошно-сфагново-кустарничковом с лишайниками, $62^{\circ}46'48''$ с. ш., $72^{\circ}29'24''$ в. д., в основании ствола *Pinus sibirica* Du Tour, в дернинке мхов, 28 VII 2023, Е.Ю. Кузьмина, LE-L26800. Новый вид для лишайнофлоры ХМАО и центральной части Западной Сибири.

Экология. Обитает на обнаженной почве, мхах, болотных кочках, основаниях деревьев, часто в болотистой местности, олиго- или мезотрофных лесах, альпийских и субальпийских лугах. Часто среди мхов, в нашем случае таллом рос в дернинке *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. с примесью *Polytrichum strictum* Brid. в основании ствола *Pinus sibirica*.

Распространение в России: Арктика, северная часть Европейской России, Урал, Сибирь, Дальний Восток (Urbanavichus, 2010). Наше указание *P. occidentalis* является первым для ХМАО-Югра и центральной части Западной Сибири.

Общее распространение: циркумполярный вид, встречается в Европе, Азии, Северной и Южной Америке (Vitikainen, 2007).

Морфологически *Peltigera occidentalis* наиболее близок к *P. neopolydactyla* (Gyeln.) Gyeln. Но у *P. neopolydactyla* таллом примерно в 1.5 раза крупнее (до 40 см в диам.), с более тонкими и более крупными, лопастями, с блестящей верхней поверхностью без трещин и зеленоватых или коричневых оттенков. Ризиды у *P. neopolydactyla* косицевидные, до 1–1.5 см длин. Оба вида отличаются содержанием вторичных метаболитов и экологическими особенностями. Для России *P. occidentalis* более редкий вид, известны немногочисленные указания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа А.И. Мингалимовой проведена в рамках национального проекта “Наука и университеты”, субсидия из федерального бюджета № 1023041300017-6-1.6.4 от 13.03.2024. Исследования Е.Ю. Кузьминой и И.Н. Урбанавичене выполнены в рамках плановой темы БИН РАН “История, сохранение, изучение, пополнение гербарных фондов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН” № 124020100148-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC),

- an improved technique for screening lichen substances. — *Lichenologist* 25(1): 61–71.
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Dejidmaa T., Doroshina G. Ya., Erokhina O.V., Guziev Kh.Yu., Ivchenko T.G., Kuzmina E.Yu., Lavrinenko O.V., Makarova M.A., Mingalimova A.I., Moroz E.L., Neshataeva V.Yu., Novozhilov Yu.K., Potemkin A.D., Shadrina S.N., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A. 2021. New cryptogamic records. 8. — *Новости сист. низш. раст.* 55(2): 495–516.
https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.2.495
- Kristinsson H. 1968. *Peltigera occidentalis* in Iceland. — *The Bryologist*. 71: 38–40.
- Magain N., Miadlikowska J., Goffinet B. et al. 2023. High species richness in the lichen genus *Peltigera* (Ascomycota, Lecanoromycetes): 34 species in the dolichorhizoid and scabrosoid clades of section *Polydactylon*, including 24 new to science. *Persoonia* 51: 1–88.
https://doi.org/10.3767/persoonia.2023.51.01
- [Mingalimova, Urbanavichene] Мингалимова А.И., Урбанавичене И.Н. 2022. Новые виды для лихенофлоры России и Западной Сибири из Ямало-Ненецкого Автономного округа. — *Бот. журн.* 107(12): 1236–1240.
https://doi.org/10.31857/S0006813622120079
- [Opredelitel'...] Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Калициевые — Гиалектовые. 1975. Л. 275 с.
- Stenroos S., Velmala S., Pykula J., Ahti T. 2016. Lichens of Finland. — *Norrinia*. 30: 1–896.
- Tønsberg T., Holtan-Hartwig J. 1983. Phycotype pairs in *Nephroma*, *Peltigera* and *Lobaria* in Norway. *Nordic Journal of Botany*. 3: 681–688.
- [Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2010. Список лихенофлоры России. СПб. 194 с.
- [Vainshtein et al.] Вайнштейн Е.А., Равинская А.П., Шапиро И.А. 1990. Справочное пособие по хемотаксономии лишайников. Л. 153 с.
- Vitikainen O. 2007. *Peltigeraceae*. — In: *Nordic Lichen Flora*. 3. Uddevalla. P. 113–129.
- [Zavarzin] Заварзин А.А. 2001. К характеристике рода *Peltigera* на территории России (предварительный список и ключ для определения таксонов). — В сб.: *Тр. первой российской лихенологической школы. Петрозаводск*. С. 46–66.

***PELTIGERA OCCIDENTALIS* (ASCOMYCOTA, PELTIGERACEAE) — THE FIRST RECORD IN KHANTY-MANSI AUTONOMOUS AREA (WESTERN SIBERIA)**

A. I. Mingalimova^{1,2,*}, E. Yu. Kuz'mina^{2,}, I. N. Urbanavichene^{2,***}**

¹*Yugra State University
Chekhova Str., 16, Khanty-Mansiysk, 628012, Russia*

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

**e-mail: ksanne86@mail.ru*

***e-mail: ekuzmina@yandex.ru, kuzminaeyu@binran.ru*

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

The paper reports the first record of *Peltigera occidentalis* for the lichen flora of the Khanty-Mansi Autonomous Area — Yugra, being its second indication for Western Siberia. A brief description of the specimen with information on the anatomy, morphology of the species, composition of identified secondary metabolites, locality and distribution is given. Morphological and chemical differences from similar species are discussed.

Keywords: new findings, lichens, floristic studies, Khanty-Mansi Autonomous Area — Yugra, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The work of A.I. Mingalimova was carried out within the national project “Science and Universities”, federal subsidy No. 1023041300017-6-1.6.4 of 13.03.2024. The research of E.A. Kuz'mina and I.N. Urbanavichene was carried out within the framework of the institutinal project of the BIN RAS “History,

conservation, investigation and replenishment of the herbarium collections of the Komarov Botanical Institute RAS” No. 124020100148-3.

REFERENCES

Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC),

- an improved technique for screening lichen substances. — *The Lichenologist*. 25(1): 61–71.
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Dejidmaa T., Doroshina G.Ya., Erokhina O.V., Guziev Kh.Yu., Ivchenko T.G., Kuzmina E.Yu., Lavrinenko O.V., Makarova M.A., Mingalimova A.I., Moroz E.L., Neshataeva V.Yu., Novozhilov Yu.K., Potemkin A.D., Shadrina S.N., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A. 2021. New cryptogamic records. 8. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 55(2): 495–516. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.2.495>
- Kristinsson H. 1968. *Peltigera occidentalis* in Iceland. — *The Bryologist*. 71: 38–40.
- Magain N., Miadlikowska J., Goffinet B. et al. 2023. High species richness in the lichen genus *Peltigera* (Ascomycota, Lecanoromycetes): 34 species in the dolichorhizoid and scabrosoid clades of section *Polydactylon*, including 24 new to science. *Persoonia* 51: 1–88. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2023.51.01>
- Mingalimova A.I., Urbanavichene I.N. 2022. New species to the lichen flora of Russia and Western Siberia from Yamalo-Nenets Autonomous Area. — *Bot. Zhurn.* 107(12): 1236–1240 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622120079>
- Opredelitel' lishainikov SSSR. Vyp. 3. Caliciaceae — Gyalectaceae. 1975 [Handbook of the lichens of the USSR. Iss. 3. Caliciaceae — Gyalectaceae]. Leningrad. 275 p. (In Russ.).
- Tønsberg T., Holtan-Hartwig J. 1983. Phycotype pairs in *Nephroma*, *Peltigera* and *Lobaria* in Norway. *Nordic Journal of Botany*. 3: 681–688.
- Urbanavichus G.P. 2010. A checklist of the lichen flora of Russia. St. Petersburg. 194 p.
- Vainshtein E.A., Ravinskaja A.P., Shapiro I.A. 1990. Guide to lichen chemotaxonomy. Leningrad. 153 p. (In Russ.).
- Vitikainen O. 2007. *Peltigeraceae*. — In: *Nordic Lichen Flora*. 3. Uddevalla. P. 113–129.
- Zavarzin A.A. 2001. K kharakteristike roda *Peltigera* na territorii Rossii (predvaritel'nii spisok i klyuch dlya opredeleniya taksonov) [To the characteristics of the genus *Peltigera* on the territory of Russia (preliminary list and key for identifying taxa)]. — In: *Trudy pervoy rossiyskoy likhenologicheskoy shkoly*. P. 46–66 (In Russ.).