



ВятГУ

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ: ТРАДИЦИИ И СОВРЕМЕННОСТЬ



Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Вятский государственный университет»

Кировское отделение Русского ботанического общества

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ: ТРАДИЦИИ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Материалы
Международной научной конференции
(г. Киров, 19–21 октября 2022 г.)

Киров
2022

УДК 581.4(082)
ББК 28.560я431
Б 635

*Печатается по рекомендации Научного совета
Вятского государственного университета*

Редакционная коллегия:

С. В. Шабалкина, канд. биол. наук; **О. Н. Пересторонина**, канд. биол. наук, доцент; **Н. П. Савиных**, д-р биол. наук, профессор; **Ю. А. Овчинникова**, магистрант

Б 635 Биоморфология растений: традиции и современность : материалы международ. науч. конф. (г. Киров, 19–21 октября 2022 г.) / ред. кол. С. В. Шабалкина [и др.]. – Киров : Вятский государственный университет, 2022. – 507 с. – ISBN 978-5-98228-256-9

В сборник материалов международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» включены результаты исследований по теоретическим проблемам биоморфологии, изучению жизненных форм отдельных видов растений, в том числе – наземных и прибрежно-водных цветковых, споровых, прикладным вопросам использования биоморфологического подхода при характеристике флор, жизненных стратегий видов, сукцессий лесных сообществ. Значительное место занимают материалы, посвященные архитектуре деревьев и трав, моделированию развития кроны и особи.

Конференция посвящена 100-летию со дня рождения одной из основоположников биоморфологии как науки доктора биологических наук, профессора Татьяны Ивановны Серебряковой, воспоминания о ней есть также в сборнике.

Сборник материалов конференции предназначен для научных работников, преподавателей, аспирантов и других категорий обучающихся высших учебных заведений.

За достоверность и оригинальность сведений, изложенных в статьях, ответственность несут авторы. Мнение редакционной коллегии может не совпадать с мнением авторов материалов.

Конференция проводится в рамках Программы развития ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет» на 2021–2030 годы.

Благодарим руководство ООО «Нолинская лесопромышленная компания» за партнерство и сотрудничество.

УДК 581.4(082)
ББК 28.560я431

ISBN 978-5-98228-256-9

© ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет» (ВятГУ), 2022

Federal State Budgetary Educational Institute of Higher Education
“Vyatka State University”

Kirov Branch of the Russian Botanical Society

**BIOMORPHOLOGY
(GROWTH HABITS) OF PLANTS:
TRADITIONAL AND MODERN
APPROACHES**

Proceedings of the
International Scientific Conference
(Kirov, October 19–21, 2022)

Kirov
2022

UDC 581.4(082)
LBC 28.560я431
B 635

*Printed on recommendation of the Science Council of the
Vyatka State University*

Editorial board:

S. V. Shabalkina, Cand. Sc. Biology; **O. N. Perestoronina**, Cand. Sc. Biology, Associate Prof.; **N. P. Savynykh**, Doctor Sc. Biology, Prof.; **Yu. A. Ovchinnikova**, Master's Student

B 635 Biomorphology (Growth Habits) of Plants: traditional and modern approaches : Proceedings of the International Scientific Conference (Kirov, October 19–21, 2022) / ed. board S. V. Shabalkina [et al.]. – Kirov : Vyatka State University, 2002. – 507 p. – ISBN 978-5-98228-256-9

The book of the proceedings of the international scientific conference “Biomorphology of Plants: traditional and modern approaches” includes research results on theoretical issues of biomorphology, studies of life forms of some plant species, including dry land and littoral-aquatic flowering plants, sporophytes, as well as on application issues of the biomorphological approach in characterizing floras, species life strategies, forest communities successions. There are also articles on architecture of trees and grasses, modeling the development of a tree crowns or of a plant unit.

The conference is devoted to the occasion of centenary of the birth of Doctor Sc. Biology, Professor Tatyana Ivanovna Serebryakova, one of the founders of biomorphology as a science. The proceedings also contain reminiscences on her.

The book of the proceedings of the conference is for research workers, teachers, graduate students, and other students of higher educational institutions.

The authors are responsible for authenticity and originality of their works included in the book. The meaning of the editorial board may or may not always coincide with the meaning of the authors.

The conference is held within the framework of the Program of development of the FSBEI HE “Vyatka State University” for 2021–2030.

We are also grateful the OOO “Nolinsk timber company” for partnership and cooperation.

UDC 581.4(082)
LBC 28.560я431

ISBN 978-5-98228-256-9

© FSBEI HE “Vyatka State University”
(VyatSU), 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	17
------------------	----

РАЗДЕЛ I

НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ Т. И. СЕРЕБРЯКОВОЙ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ БИОМОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ

Савиных Н. П. Татьяна Ивановна Серебрякова: жизнь и судьба – взгляд поколений.....	25
Петухова Л. В. Вспоминая Татьяну Ивановну Серебрякову.....	36
Костина М. В., Викторов В. П., Барабанищикова Н. С. Понятие «побег» в биоморфологии: ритмологический аспект апикального роста и ветвления	38
Курченко Е. И., Маслов Ф. А. Учение о фитоценотической роли жизненных форм растений: история изучения, современное состояние и перспективы развития	45
Коновалова И. А., Савиных Н. П. Жизненная форма растений: история и судьба.....	55
Антонова И. С., Телевинова М. С. Как устроена крона дерева: проблемы и перспективы	59
Савиных Н. П. Модели побегообразования: место и роль в структуре и формировании габитуса растения	63
Асташенков А. Ю., Черемушкина В. А. Архитектурный подход к описанию корневища трав	72
Савинов И. А. Вегетативная подвижность у растений: разнообразие, классификация, эволюционное значение	76
Юрцева О. В., Костина М. В. Цветорасположение и строение побеговых систем в родах <i>Atraphaxis</i> , <i>Bactria</i> и <i>Persepolium</i> (Polygonaceae, Polygonoideae) и возможные пути их преобразований.....	84
Беляков Е. А., Капитонова О. А. Важно ли сочетать молекулярно- филогенетический анализ с традиционными подходами к микросистематике?.....	89

РАЗДЕЛ II

БИОМОРФОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ И ПОЛУДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Стаменов М. Н. Архитектурная единица у <i>Quercus robur</i> L. и пути ее реализации	96
Барт В. А., Антонова И. С. О структуре «кружева кроны» <i>Ulmus glabra</i> Huds.....	102

Телевинова М. С., Антонова И. С. Особенности структуры кроны дерева <i>Ulmus glabra</i> (Ulmaceae) в прегенеративном периоде	105
Зайцева Ю. В. Разнообразие верхушечных побеговых систем <i>Tilia cordata</i> Mill., подвергающихся регулярной обрезке в г. Санкт-Петербурге	109
Борзенкова Т. Г. Изучение жизненной формы инвазивного вида клена ясенелистного (<i>Acer negundo</i> L.) в г. Хабаровске	113
Гетманец И. А. Экологическое разнообразие в роде <i>Salix</i> L. как результат проявления модусов морфологической эволюции.....	117
Недосеко О. И., Викторов В. П., Костина М. В. Модульная организация кроны <i>Salix starkeana</i> Willd.	121
Сахоненко А. Н., Матюхин Д. Л. Морфогенез кустарников в дендрарии имени Р. И. Шредера на примере калин (<i>Viburnum</i> , Adoxaceae)..	128
Браславская Т. Ю., Ефименко А. С., Алейников А. А. Морфометрический анализ растений пихты сибирской (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.) на начальных стадиях онтогенеза для диагностики уровней жизненности ..	132
Велисевич С. Н. Роль придаточной корневой системы в морфогенезе жизненных форм <i>Pinus sibirica</i> (Pinaceae)	138
Матюхин Д. Л. О необычном варианте апикального доминирования в приростах у Aгаucariaceae и Cupressaceae	145
Павлова Р. К., Матюхин Д. Л., Сахоненко А. Н. Структура побегов у растений <i>Juniperus virginiana</i> L. семенного происхождения	149
Кормилицына Т. А., Матюхин Д. Л. Структура систем побегов у экземпляров <i>Taxodium distichum</i> Rich., культивируемых в г. Москве.....	155
Карасёва Т. А., Пукалов М. Е. Структурное разнообразие и динамика развития годичных побегов <i>Calophaca wolgarica</i> (L. fil.) DC.....	157
Черёмушкина В. А., Таловская Е. Б., Гусева А. А. Архитектура азиатских видов родов <i>Thymus</i> L. и <i>Scutellaria</i> L.....	164
Черёмушкина В. А., Бобокалонов К. А., Рахматова Т. А. Жизненные формы <i>Ziziphora ramiroalaica</i> Juz. (Lamiaceae) в условиях Памиро-Алая.....	168
Таловская Е. Б. Изменение морфологической структуры <i>Thymus marschallianus</i> (Lamiaceae) в разных природно-климатических условиях.....	173

РАЗДЕЛ III

БИОМОРФОЛОГИЯ НАЗЕМНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Державина Н. М. Специфика структурной организации ризомов равноспоровых папоротников сем. Polypodiaceae	180
Гуреева И. И. Зависимость направления роста ваий <i>Pteridium pinetorum</i> subsp. <i>sibiricum</i> от освещённости в ценозе	185

Калинкина В. А., Колдаева М. Н. Структурно-морфологические особенности видов рода <i>Medicago</i> L. секции <i>Platycarpae</i> в Восточной Азии.....	190
Барсукова И. Н. Малый жизненный цикл монокарпических побегов <i>Prunella vulgaris</i> L.....	197
Душина Е. Э., Савиных Н. П. Особенности побегообразования ландыша майского в сосняках зеленомошных	200
Барсукова И. Н. Побегообразование особей <i>Prunella vulgaris</i> L. стержне-кистекорневой жизненной формы <i>ex situ</i>	205
Бекшенева Л. Ф., Реут А. А. Биоморфологические особенности <i>Iris aphylla</i> L. при интродукции в республике Башкортостан	212
Петухова Л. В., Степанова Е. Н. К биоморфологии <i>Puteuma nigrum</i> F.W. Schmidt	219
Тетерюк Л. В., Бобров Ю. А., Курсанова О. Ф. Биоморфология и реликтовые популяции <i>Oxygraphis glacialis</i> на Урале	223
Астащенко А. Ю. Влияние климатических условий на изменение биоморфы и формы роста некоторых видов <i>Nepeta</i> (Lamiaceae)	230
Андреева Е. А., Нотов А. А. Биоморфологические аспекты тератологии моноподиально-розеточных растений	234
Коваль В. А., Коломейцева Г. Л. Типы развития соцветий у представителей рода <i>Coelogyne</i> Lindl. (Orchidaceae Juss.)	239
Рахимов С., Зарифи Дж. Особенности онтогенеза и поливариантность развития особей <i>Inula macrophylla</i> Kar. et Kir.....	244
Куллаев Ш. Дж., Бобоев М. Т. Онтогенез <i>Allium trautvetterianum</i> на хребте Хазратишох (Таджикистан)	252
Марков М. В., Ключникова Н. М., Потапова В. В. Особенности дисперсии, прорастания семян и роста, в его структурном аспекте, у особей популяций <i>Cardamine impatiens</i> L. (Brassicaceae).....	256
Нотов А. А., Петухова Л. В., Степанова Е. Н., Мейсурова А. Ф., Нотов В. А., Иванова С. А., Зуева Л. В. Биоморфологические исследования как элемент комплексного анализа полемохоров Тверской области	261

РАЗДЕЛ IV

БИОМОРФОЛОГИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ И ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Лапиров А. Г., Беляков Е. А. Псевдовивипария – редкий тип клонального размножения некоторых растений вод.....	267
Марков М. В., Грушенков Д. О. Биоморфологические особенности изоэтидов	273
Шабалкина С. В., Савиных Н. П. Еще об одном пути вторичного освоения водоёмов цветковыми растениями	276

Орлюк Ф. А., Барабанищикова Н. С. Особенности ветвления <i>Salvinia natans</i> (L.) All.	282
Скоробогатая М. Н., Савиных Н. П. Растения речных отмелей: стратегии выживания	287
Цыренова Д. Ю. Микроморфологические адаптации отмельных растений водотоков и водоемов бассейна Амура.....	291
Николаева Л. А., Титова Г. Е. Анализ полиморфизма проростков в различных популяциях <i>Pinguicula vulgaris</i> и <i>P. alpina</i> , произрастающих на Северо-Западе России	295
Бобров Ю. А., Филиппов Д. А. Инвентаризационное биоморфологическое разнообразие флор озёрных экотопов Вологодской области.....	302
Мальцева Т. А. Опыт использования фитоиндикационного подхода к изучению экобиоморф некоторых гигрогелофитов	310

РАЗДЕЛ V

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

Синюшин А. А. Связь симметрии цветка бобовых (Leguminosae) с особенностями сростания тычинок и морфологией флоральных нектарников	316
Розулева Н. О., Янков Н. В. Морфология семян некоторых редких растений Самарской области	323
Сухолозова Е. А., Орлова Ю. В., Сухолозов Е. А. Анализ морфологических признаков эремов сорных видов подрода <i>Galeopsis</i>	329
Иовлев П. С., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Тимченко А. С. Строение гинецея и плода видов <i>Gagea</i> Salisb. (Liliaceae) ..	336
Романов М. С., Бобров А. В., Иовлев П. С., Рослов М. С., Здравчев Н. С., Сорокин А. Н., Михайлова А. А. Строение плодов у представителей ANA-grade и направления их эволюции	342
Сорокин А. Н., Яценко О. В., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Иовлев П. С., Тимченко А. С. Морфогенез плода <i>Arbutus unedo</i> L. (Ericaceae)	349
Яценко О. В., Сорокин А. Н., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Иовлев П. С., Тимченко А. С. Карпология избранных представителей рода <i>Enkianthus</i> Lour. (Ericaceae)	355
Здравчев Н. С., Бобров А. В., М. С. Романов, Иовлев П. С., Тимченко А. С., Михайлова А. А., Васеха Н. Д., Стеванович М. Б. Сравнительная карпология рода <i>Freycinetia</i> Gaudich. (Pandananaceae).....	360

Михайлова А. А., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Васеха Н. Д., Стеванович М. Б., Иовлев П. С., Тимченко А. С. Эндозоохория: карпологический и экологический анализы (на примере модельных видов).....	364
Стеванович М. Б., Бобров А. В., Васеха Н. Д., Здравчев Н. С., Михайлова А. А., Романов М. С., Тимченко А. С. Сравнительная анатомия плодов представителей рода <i>Billardiera</i> Sm. (Pittosporaceae)	371
Тимченко А. С., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Иовлев П. С., Сорокин А. Н. Структура перикарпия базальных родов трибы Iriarteae.....	375
Васеха Н. Д., Сорокин А. Н., Бобров А. В., Романов М. С., Здравчев Н. С., Михайлова А. А., Стеванович М. Б. Особенности развития перикарпия <i>Clethra tomentosa</i> Lam. (Clethraceae)	381

РАЗДЕЛ VI

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ БИОМОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Курченко Е. И. О терминах и понятиях: биологические типы X. Раункиера и жизненные формы И. Г.Серебрякова	385
Зубкова Е. В., Фролов П. В., Жукова Л. А. Использование знаний о биоморфологии растений при моделировании их развития	398
Нотов А. А., Жукова Л. А. О проблеме создания общей концепции онтогенеза	403
Комаревцева Е. К., Гордеева Н. И. Развитие <i>Phlomidoides alpina</i> (Lamiaceae) и структура ценопопуляции вида в Горном Алтае.....	410
Горнов А. В., Горнова М. В. Популяционный подход для оценки сукцессионного статуса лесов (на примере Брянского полесья)	417
Ручинская Е. В., Горнов А. В. Состояние ценопопуляций <i>Anthericum ramosum</i> на остепненных лугах (Брянская область).....	421
Егорова В. Н. Биоморфологические свойства растений и функционирование ценопопуляций видов в природных сообществах	425
Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н. Жизненная стратегия коротко-корневищных видов сем. Orchidaceae в нарушенных местообитаниях	431
Созинов О. В., Щукина К. В., Кессель Д. С., Ликсакова Н. С. Долгосрочная изменчивость спектра жизненных форм растений луговых фитоценозов.....	435
Ермакова И. М. Динамика доминантов разных жизненных форм при демултации растительности на Залидовских лугах реки Угры Калужской области.....	440

Маслов Ф. А. Использование информационных технологий для анализа динамики жизненных форм Залидовских лугов Калужской области.....	445
Рахимов С., Сайдов С. М. Фитоценологические особенности сообществ <i>Ferula tadshikorum</i> M. Pimen.	451
Куручкин Д. А., Куранова Н. Г. Флора урочища «Каменный холм» (Тульская область).....	456
Кузнецова С. Б., Большаник П. В., Жураева Р. Р. Адвентивная флора природного парка «Самаровский чугас»: таксономический и биоморфологический анализы.....	462
Мальцева Н. К. История создания участка ковыльной степи на экспозиции флоры Восточной Европы ГБС РАН.....	467
Шарифов Ф. О., Бобоев М. Т., Ёкубов С. Б. Сезонное развитие некоторых видов рода <i>Juno</i> Tratt. (Iridaceae) в Кулябском ботаническом саду	470
Шабалкина С. В., Пересторонина О. Н. К биологии <i>Erythronium sibiricum</i> (Liliaceae) в условиях интродукции (г. Киров).....	474
Ермолова Л. С. Методы оценки фитомассы и площади фотосинтетической поверхности <i>Juncus effusus</i>	479
Боголюбова Е. В. Влияние приёмов возделывания на побегообразование <i>Trifolium rannonicum</i> в лесостепи Западной Сибири	485
Платова Н. Г. Влияние механических повреждений семян салата на прорастание и формирование проростков	489
Савинов И. А., Соломонова Е. В., Трусов Н. А., Симаков Г. А. Предварительная оценка лекарственного потенциала древогубцев (<i>Celastrus</i> L.) в условиях Московского региона	495
Сафонов А. И. Морфологические тераты растений вследствие техногенного загрязнения	498
Козырева С. В., Османова Г. О. Классификация растений онтогенетического гербария с использованием системы жизненных форм И. Г. Серебрякова	503

CONTENTS

PREFACE	17
---------------	----

SECTION I

SCIENTIFIC INHERITANCE OF TATIANA SEREBRYAKOVA AND ITS ROLE IN MODERN BIOLOGY AND ECOLOGY

<i>Savinykh N. P.</i> Tatiana Ivanovna Serebryakova: life and destiny – the view of generations	25
<i>Petukhova L. V.</i> Remembering Tatyana Ivanovna Serebryakova	36
<i>Kostina M. V., Viktorov V. P., Barabanshchikova N. S.</i> The concept of “shoot” in biomorphology: the rhythmological aspect of apical growth and branching.....	38
<i>Kurchenko E. I., Maslov F. A.</i> The doctrine of the phytocenotic role of plant life forms: history of study, current state and development prospects	45
<i>Konovalova I. A., Savinykh N. P.</i> The life form of plants: history and fate	55
<i>Antonova I. S., Televinova M. S.</i> How the crown of a tree is designed: problems and prospects	59
<i>Savinykh N. P.</i> Models of shoot formation: place and role in the structure and formation of the habitus of the plant	63
<i>Astashenkov A. Yu., Cheryomushkina V. A.</i> Architectural approach to description of rhizome of herbaceous plants	72
<i>Savinov I. A.</i> Vegetative mobility in plants: diversity, classification, evolutionary significance.....	76
<i>Yurtseva O. V., Kostina M. V.</i> Flower arrangement and shoot systems in <i>Atraphaxis</i> , <i>Bactria</i> and <i>Persepolium</i> (Polygonaceae, Polygonoideae) and their evolutionary transformations	84
<i>Belyakov E. A., Kapitonova O. A.</i> Is it important to combine molecular phylogenetic analysis with traditional approaches to microsystematics?.....	89

SECTION II

BIOMORPHOLOGY OF TREES AND SHRUBS

<i>Stamenov M. N.</i> Architectural unit in <i>Quercus robur</i> L. and the ways of its realization.....	96
<i>Bart V. A., Antonova I. S.</i> On the structure of “the lace of crown” of <i>Ulmus glabra</i> Huds.....	102
<i>Televinova M. S., Antonova I. S.</i> Features of the crown structure of the <i>Ulmus glabra</i> (Ulmaceae) tree in the pregenerative period	105

Zaitseva Y. V. Variety of top shoot systems of <i>Tilia cordata</i> Mill. which are regularly cut in Saint Petersburg.....	109
Borzenkova T. G. Study of the life form of an invasive species <i>Acer negundo</i> L. in Khabarovsk	113
Getmanets I. A. Ecological diversity in the genus <i>Salix</i> L. as a result of manifestation of modes of morphological evolution	117
Nedoseko O. I., Viktorov V. P., Kostina M. V. Modular crown organization of <i>Salix starkeana</i> Willd.	121
Sakhonenko A. N., Matyukhin D. L. Morphogenesis of shrubs in the R. I. Schroeder's arboretum by the example of <i>Viburnums</i> (Adoxaceae)	128
Braslavskaya T. Yu., Efimenko A. S., Aleynikov A. A. Morphometric analysis of Siberian fir (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.) undergrowth plants to diagnose their vitality	132
Velisevich S. N. The role of the adventive root system in the morphogenesis of <i>Pinus sibirica</i> (Pinaceae) life forms	138
Matyukhin D. L. On an unusual variant of apical dominance in increments in the Araucariaceae and Cupressaceae.....	145
Pavlova R. K., Matyukhin D. L., Sakhonenko A. N. The structure of shoots in <i>Juniperus virginiana</i> L. plants of seed origin.....	149
Kormilitsyna T. A., Matyukhin D. L. The structure of shoot systems in <i>Taxodium distichum</i> Rich. specimens cultivated in Moscow	155
Karasyova T. A., Pukalov M. E. Structural variability and growth dynamics of <i>Calophaca wolgarica</i> (L. fil.) DC. annual shoots	157
Cheryomushkina V. A., Talovskaya E. B., Guseva A. A. Architecture of Asian species of <i>Thymus</i> L. and <i>Scutellaria</i> L.	164
Cheryomushkina V.A., Bobokhalonov K. A., Rakhmatova T.A. Life forms of <i>Ziziphora pamiroalaica</i> Juz. (Lamiaceae) in Pamir-Alay conditions	168
Talovskaya E. B. Morphological structure of <i>Thymus marschallianus</i> (Lamiaceae) in different conditions	173

SECTION III

BIOMORPHOLOGY OF TERRESTRIAL HERBACEOUS PLANTS

Derzhavina N. M. The specifics of the structural organization of rhizomes of homosporous ferns of the family Polypodiaceae.....	180
Gureyeva I. I. Dependence of growth direction of <i>Pteridium pinetorum</i> subsp. <i>sibiricum</i> fronds from illumination in the cenosis	185
Kalinkina V. A., Koldayeva M. N. Structural and morphological features of species of the genus <i>Medicago</i> L. section <i>Platycarpae</i> in Eastern Asia	190
Barsukova I. N. A minor life cycle of monocarpic shoots of <i>Prunella vulgaris</i> L.	197

Dushina E. E., Savinykh N. P. Features of shoot formation of <i>Convallaria majalis</i> in green-moss pine forests	200
Barsukova I. N. Shoot formation of stick-root life form <i>ex situ</i> of <i>Prunella vulgaris</i> L.	205
Beksheneva L. F., Reut A. A. Biomorphological features of <i>Iris aphylla</i> L. during introduction in the republic of Bashkortostan	212
Petukhova L. V., Stepanova E. N. To the biomorphology of the <i>Pyteuma nigrum</i> F.W. Schmidt.....	219
Teteryuk L. V., Bobrov Yu. A., Kirsanova O. F. Biomorphology and relict populations of <i>Oxygraphis glacialis</i> in the Urals	223
Astashenkov A. Yu. Influence of climatic conditions on changes of biomorphs and the growth form of some species of <i>Nepeta</i> (Lamiaceae).....	230
Andreeva E. A., Notov A. A. Biomorphological aspects of teratology of monopodial-rosette-forming Rosaceae	234
Koval V. A., Kolomeitseva G. L. Types of inflorescence development in the genus <i>Coelogyne</i> Lindl. (Orchidaceae Juss.).....	239
Rakhimov S., Zarifi J. Features of ontogenesis and polyvariety of development of specimens of <i>Inula macrophylla</i> Kar. et Kir.	244
Kullayev Sh. J., Boboyev M. T. Ontogenesis of <i>Allium trautvetterianum</i> in the Hazratishokh ridge (Tajikistan).....	252
Markov M. V., Klyuchnikova N. M., Potapova V. V. Some features of seed dispersal, germination and growth in its structural aspect of the specimens in <i>Cardamine impatiens</i> L. (Brassicaceae) populations	256
Notov A. A., Petukhova L. V., Stepanova E. N., Meysurova A. F., Notov V. A., Ivanova S. A., Zueva L. V. Biomorphological studies as an element of a comprehensive analysis of polemochores in the Tver region	261

SECTION IV

BIOMORPHOLOGY OF AQUATIC AND SEMI-AQUATIC PLANTS

Lapirov A. G., Belyakov E. A. Pseudoviparia – a rare type of clonal reproduction of some water plants	267
Markov M. V., Grushenkov D. O. Biomorphological features of isoetides	273
Shabalkina S. V., Savinykh N. P. On another way of secondary development of water bodies by flowering plants	276
Orlyuk F. A., Barabanshchikova N. S. Features of branching of <i>Salvinia natans</i> (L.) All.	282
Skorobogataya M. N., Savinykh N. P. Plants of river shallows: survival strategies.....	287

Tsyrenova D. Ju. Micromorphological adaptations of shallow plants of water currents and water bodies of the Amur basin.....	291
Nikolaeva L. A., Titova G. E. Analysis of seedlings polymorphysm in different populations of <i>Pinguicula vulgaris</i> and <i>P. alpina</i> in the North-West of Russia.....	295
Bobrov Yu. A., Philippov D. A. Inventory biomorphological diversity of lake ecotops flora of the Vologda region (Russia)	302
Maltseva T. A. On applying a phyto-indication approach in the study of ecobiomorphs of some hygrogelophytes	310

SECTION V

COMPARATIVE PLANT MORPHOLOGY AND ANATOMY OF VEGETATIVE AND GENERATIVE ORGANS OF PLANTS

Sinjushin A. A. Correllation between floral symmetry, staminal fusion and floral nectaries in Leguminosae	316
Roguleva N. O., Yankov N. V. Seeds morphology of some rare plants of the Samara region.....	323
Sukholozova E. A., Orlova Y. V., Sukholozov E. A. Analysis of morphological features of eremes of weed species of the subgenus <i>Galeopsis</i>	329
Iovlev P. S., Bobrov A. V., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Timchenko A. S. Gynoecium and fruit structure of <i>Gagea</i> Salisb. (Liliaceae) species	336
Romanov M. S., Bobrov A. V., Iovlev P. S., Roslov M. S., Zdravchev N. S., Sorokin A. N., Mikhaylova A. A. Fruit structure of representatives of ANA-grade and their morphogenesis	342
Sorokin A. N., Yatsenko O. V., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., Timchenko A. S. <i>Arbutus unedo</i> L. (Ericaceae) fruit morphogenesis	349
Yatsenko O. V., Sorokin A. N., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., Timchenko A. S. Carpology of some species of <i>Enkianthus</i> Lour. (Ericaceae).....	355
Zdravchev N. S., Bobrov A. V., Romanov M. S., Iovlev P. S., Timchenko A. S., Mikhaylova A. A., Vasekha N. D., Stevanovich M. B. Comparative carpology of the genus <i>Freycinetia</i> Gaudich. (Pandananaceae).....	360
Mikhaylova A. A., Bobrov A. V., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Vasekha N. D., Stevanovich M. B., Iovlev P. S., Timchenko A. S. Endozoochory: carpological and ecological analyses (on the example of model species).....	364
Stevanovich M. B., Bobrov A. V., Vasekha N. D., Zdravchev N. S., Mikhaylova A. A., Romanov M. S., Timchenko A. S. Comparative fruit anatomy in the genus <i>Billardiera</i> Sm. (Pittosporaceae).....	371

Timchenko A. S., Bobrov A. V., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Iovlev P. S., Sorokin A. N. Pericarp structure of Iriarteeae basal genera	375
Vasekha N. D., Sorokin A. N., Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Mikhaylova A. A., Stevanovich M. B. Development features of pericarp of <i>Clethra tomentosa</i> Lam. (Clethraceae)	381

SECTION VI
APPLIED ASPECTS OF PLANT BIOMORPHOLOGY

Kurchenko E. I. On terms and concepts: biological types of C. Raunkiaer and life forms of I. G. Serebryakov.....	385
Zubkova E. V., Frolov P. V., Zhukova L. A. The use of knowledge about plant biomorphology in modeling their development.....	398
Notov A. A., Zhukova L. A. On the issue of the need for a general concept of ontogenesis.....	403
Komarevtseva E. K., Gordeeva N. I. Development of <i>Phlomooides alpina</i> (Lamiaceae) and the structure of the species cenopopulation in the Altai Mountains.....	410
Gornov A. V., Gornova M. V. Population method for assessing the successional status of forests (on the example of the Bryansk woodland).....	417
Ruchinkaya E. V., Gornov A. V. The state of <i>Anthericum ramosum</i> coenopopulations in steppe meadows (Bryansk region).....	421
Egorova V. N. Biomorphological properties of plants and the function of cenopopulations of species in natural communities.....	425
Egorova N. Yu., Suleymanova V. N. Life strategy of shortrhizomatous species of the family Orchidaceae in disturbed habitats	431
Sozinov O. V., Shchukina K. V., Kessel D. S., Liksakova N. S. Long-term variability of the spectrum of plant life forms of meadow phytocenoses.....	435
Ermakova I. M. Dynamics of dominants of different life forms during vegetation demutation in the Zalidovsky meadows of the Ugra river of the Kaluga region	440
Maslov F. A. Use of information technologies for analysis of life forms dynamics of Zalidovskie meadows of the Kaluga region	445
Rakhimov S., Saydov S. M. Phytocenological features of the communities of <i>Ferula tadshikorum</i> M. Pimen.....	451
Kurochkin D. A., Kuranova N. G. Flora of the tract “Kamenny holm” (Tula region).....	456
Kuznetsova S. B., Bolshanik P. V., Zhuraeva R. R. Adventive flora of the natural park “Samarovsky chugas”: taxonomic and biomorphological analyses ..	462
Maltseva N. K. The history of the feather-grass steppe site creation on the territory of the Eastern Europe flora exposition of MBG RAS.....	467

Sharifov F. O., Boboyev M. T., Yoqubov S. B. Seasonal development of some species of the genus <i>Juno</i> Tratt. (Iridaceae) in the Kulyab botanical garden	470
Shabalkina S. V., Perestoronina O. N. On the biology of <i>Erythronium sibiricum</i> (Liliaceae) in the conditions of introduction (Kirov)	474
Ermolova L. S. Methods for assessing the phytomass and photosynthetic surface area of <i>Juncus effuses</i>	479
Bogolyubova E. V. Influence of cultivation methods on <i>Trifolium pannonicum</i> shoot formation in the forest-steppe of Western Siberia	485
Platova N. G. Influence of mechanical injuries of lettuce seeds on germination and seedling morphogeny	489
Savinov I. A., Solomonova E. V., Trusov N. A., Simakov G. A. Preliminary assessment of medicinal potential of <i>Celastrus</i> L. in conditions of the Moscow region	495
Safonov A. I. Morphological abnormalities of plants due to technogenic pollution	498
Kozyreva S. V., Osmanova G. O. Classification of plants ontogenetic herbarium using the system of life forms of I. G. Serebryakov	503

ПРЕДИСЛОВИЕ

Что труднее всего? – То, что кажется тебе самым легким:
видеть глазами то, что у тебя перед глазами.

И. В. Гёте

Биоморфология растений, как учение о структуре растений и формировании их внешнего облика (жизненных форм) в ходе индивидуального и исторического развития, оформилось к середине прошлого века. Этому предшествовало появление трудов основоположника биоморфологической научной школы И. Г. Серебрякова (1952, 1962 и др.) и его последователей: Т. И. Серебряковой, А. П. Хохрякова, М. Т. Мазуренко и многих учеников и последователей уже этих ученых. Как синоним учения о жизненных формах понятие «биоморфология» предложено А. П. Хохряковым (1975) и окончательно сформулировано в 1981 г.

В рамках современной биоморфологии осуществляется взаимодействие теоретических исследований и практической деятельности, интеграция с другими науками. Биоморфологический подход является, по сути, перекрестком, где сходятся все пути ботанических исследований.

Российская биоморфология к настоящему времени достигла значительных успехов, итоги исследований подводились на различных заседаниях и конференциях, материалы которых опубликованы. Только в Вятском государственном университете настоящая конференция – шестая¹.

На страницах данного издания изложены материалы Международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность», посвященной 100-летию со дня рождения Т. И. Серебряковой, состоявшейся в г. Кирове на базе Вятского государственного университета с 19 по 21 октября 2022 г. Участники конференции обсуждают общие проблемы биоморфологии как наследие научной школы И. Г. и Т. И. Серебряковых, особенности биоморфологии древесных и полудревесных растений, наземных, при-

¹ Конструкционные единицы в морфологии растений // Материалы X Школы по теоретической морфологии растений (Киров, 2–8 мая 2004 г.). Киров, 2004. 252 с.

Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. 355 с.

Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника // Материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. 419 с.

Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях // Материалы Всерос. науч. конф. с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2014. 358 с.

Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. 610 с.

брежно-водных и водных трав, итоги работ по сравнительной морфологии и анатомии растений, прикладные аспекты биоморфологии.

Спектр представленных материалов показал, что в последнее десятилетие в России оформилось несколько научных центров по изучению биоморфологии крупных групп растений: в Санкт-Петербургском государственном университете – по архитектуре дерева, в ЦСБС РАН (Новосибирск) – по структуре и популяционной биологии полудревесных растений, в ИБВВ РАН (пос. Борок Ярославской области) и ВятГУ – по биоморфологии водных и прибрежно-водных трав. Получены значительные обобщающие результаты, которые представлены на конференции.

Сборник содержит материалы общетеоретического характера, одинаково важные при исследованиях в пределах любого таксона покрытосеменных (а часто и растений вообще), а также частные вопросы, отражающие современное состояние исследований в отдельном, часто весьма узком таксоне или экологической группе.

Проблему создания общей концепции онтогенеза обсуждают *А. А. Нотов* и *Л. А. Жукова*. Ритмологический аспект апикального роста и ветвления в понятии «побег» представили *М. В. Костина* с соавт. *Е. И. Курченко* обосновала различие понятий «биологический тип» Х. Раункиера и «жизненная форма» и возможности их использования.

Отмечена важность учета биоморфологических данных в систематике (в том числе с позиций молекулярной филогенетики) и фитоценологии.

Е. И. Курченко представила обзор использования представлений о жизненных формах в исследованиях флоры различных регионов и основные направления применения их в ботанических исследованиях.

Одними из первых работ по архитектуре древесных растений были исследования русских ботаников А. П. Хохрякова и М. Т. Мазуренко. Особенно они активизировались в нашей стране после публикаций работ французских ботаников F. Hallé, R. A. A. Oldeman (1970) и др. В данном издании обобщения по архитектуре древесных растений приведены *И. С. Антоновой, М. С. Телевиновой, Ю. В. Зайцевой, И. А. Гетманец, М. Н. Стаменовым, Т. Г. Борзенковой, О. И. Недосеко* и др., *А. И. Сахоненко, Т. А. Карасевой* и *М. Е. Пукалова*; полудревесных растений – *В. А. Черемушкиной, К. А. Боболоновым, Т. А. Рахматовой, Е. Б. Таловской*.

Интересные материалы о необычном варианте апикального доминирования при формировании побеговых систем у *Arcauciaceae* и *Cupressaceae* содержатся в статье *Д. Л. Матюхина*.

Т. И. Серебрякова впервые обратила внимание на особенности побегообразования трав с позиций архитектуры и сформулировала понятие «архитектурная модель» и «модель побегообразования» у них. К настоящему времени осознаны две программы развития и структуры побеговых систем у многолетних трав, показана правомочность и целесообразность изучения и моделей побегообразования, и архитектурных моделей у этих растений (*Н. П. Савиных*); показана роль модели побегообразования в адаптациях и

эволюции цветковых (*С. В. Шабалкина, Н. П. Савиных*); *А. Ю. Асташенков* обсуждает архитектуру корневищ у трав.

Большая часть исследований до начала XXI века была посвящена биоморфологии наземных растений. К настоящему времени проведены значительные исследования жизненных форм водных и прибрежно-водных трав. Они представлены работами *А. Г. Лапирова, Е. А. Белякова, Н. С. Барабанщиковой, Ф. А. Орлюка, Д. Ю. Цыреновой, Ю. А. Боброва* и *Д. А. Филиппова, Т. А. Мальцевой*.

Долгое время в характеристику жизненной формы включали лишь особенности вегетативных органов растений. Но уже в конце 80-х годов стала очевидна важнейшая роль соцветий в формировании габитуса особи. Именно этому посвящены материалы *О. В. Юрцевой* и *М. В. Костиной*.

Биоморфология споровых растений начала активно изучаться Н. И. Шориной и ее последователями. В издании представлены результаты работ по этой группе растений *И. И. Гуреевой, Н. М. Державиной, Н. С. Барабанщиковой, Ф. А. Орлюка, М. В. Маркова* и *Д. О. Грушенкова*.

А. П. Хохряков в продолжение идей о габитусе растений, особо отмечая специфику его в разное время жизни особи, выделил несколько функциональных категорий биоморф, в том числе – расселительную, относя к ней плоды и семена. Их особенности обсуждены в работах *М. С. Романова* и молодых ученых из МГУ им. М. В. Ломоносова (*А. М. Михайлова, М. Б. Стеванович*), ЦБС РАН им. Н. В. Цицина (*В. А. Коваль, П. С. Иовлев, А. С. Тимченко, Н. Д. Васеха, О. В. Яценко, Н. С. Здравчев*), *Г. Е. Титовой* и *Л. А. Николаевой* из БИН РАН им. В. Л. Комарова.

Использование биоморфологического подхода показано в работах: 1) по изучению жизненных форм, особенностей структурной организации и побегообразования у отдельных видов растений (*Т. Ю. Браславская* и др., *С. Н. Велисевич, В. А. Калининна* и *М. Н. Колдаева, И. Н. Барсукова, Л. В. Петухова* и *Е. Н. Степанова, Е. А. Андреева* и *А. А. Нотов, Г. Л. Коломейцева* и *В. А. Коваль, С. Рахимов* и *Дж. Зарифи, Ш. Дж. Куллаев* и *М. Т. Бобоева*); 2) при оценке жизненных стратегий (*Н. Ю. Егорова* и *В. Н. Сулейманова, М. Н. Скоробогатая*); 3) по изучению сукцессий лесных сообществ (*А. В. Горнов* и *М. В. Горнова*); 4) при оценке влияния климатических условий на специфику структурной организации растений (*А. Ю. Асташенков, Е. Б. Таловская*). Особый интерес представляют работы по комплексному использованию особенностей биоморфологии и молекулярно-генетического подхода в установлении родственных отношений видов (*Е. А. Беляков, Xinwei Hu, Zhigang Wu*).

В последние годы расширяется спектр методологических и методических подходов применения знаний о жизненных формах и развитии растений в разных областях изучения растений: 1) продолжены и представлены *Е. В. Зубковой* и *П. В. Фроловым* исследования по использованию знаний о биоморфологии растений при моделировании их развития, начатые *А. С. Комаровым* и *Л. А. Жуковой*; 2) при моделировании кроны дерева (*В. А. Барт*,

И. С. Антонова); 3) использование информационных технологий для анализа динамики жизненных форм растений (*Ф. А. Маслов*); 4) применение классификации жизненных форм растений И. Г. Серебрякова при систематизации фондов онтогенетического гербария (*С. В. Козырева, Г. О. Османова*).

Ботаниками Тверского государственного университета (*А. А. Нотов и др.*) показано важное значение использования биоморфологического подхода при изучении растений полемохоров, занесенных в результате военных действий в годы Великой отечественной войны 1941–1945 гг. Полученные данные способствуют переосмыслению имеющихся представлений о судьбе отдельных видов, напоминают о героическом прошлом нашей страны.

В материалах издания обсуждены некоторые прикладные аспекты биоморфологии: 1) при интродукции растений (*С. В. Шабалкина и О. Н. Пересторонина, Л. Ф. Бекшенева и А. А. Реут*); 2) в агротехнологиях (*Е. В. Боголюбова*); 3) при оценке техногенного загрязнения (*А. И. Сафонов*).

Конференция прошла в год 100-летия со дня рождения Т. И. Серебряковой. Отдельным разделом в сборнике представлены воспоминания тех, кто лично знал Татьяну Ивановну, работал с ней, учился у нее. Она воспитала большое число учеников и последователей по всему пространству бывшего Советского Союза. Возможно, поэтому на приглашение участвовать в конференции отозвалось 125 ученых из Англии, Китая, России, Таджикистана, Беларуси, 26 городов, 21 академического учреждения, 22 высших учебных заведений, 4 детских образовательных учреждений.

Надеемся, что предлагаемое издание будет использовано как учебное пособие студентами, магистрантами, аспирантами, научными сотрудниками, поскольку в нем, наряду с конкретными примерами, приводятся теоретические положения, особенно о структурной организации растений от древесных до трав, споровых, заключения об активизации использования биоморфологического подхода в систематике растений и прикладных исследованиях с конкретными примерами. Знание биоморфологии позволяет по-новому оценить и увидеть кажущиеся давно известными факты, что в полной мере отвечает афоризму И. В. Гёте, избранному в качестве эпиграфа данного раздела. Эти слова часто повторяла Т. И. Серебрякова тогда, когда какая-то особенность в структуре растения оказывалась не совсем понятной.

Неоценимую помощь в подготовке, организации и проведении конференции оказало руководство Вятского государственного университета, сотрудники Департамента информационных технологий, издательства, научной библиотеки, кафедры биологии и методики обучения биологии, команда «Точки кипения», обучающиеся Института биологии и биотехнологии. Участники конференции выражают всем самую искреннюю благодарность и признательность.

*Н. П. Савиных, д-р биол. наук, профессор,
председатель программного комитета*

PREFACE

What is the most difficult task of all? – The one that seems to be the simplest: to see properly what is in front of you.

J. W. Goethe

Plant biomorphology deals with structure and external form (life forms) of plants in course of individual and historical development. It appeared as a separate branch of science in the middle of the 20th century. This was initiated by research works by I. G. Serebryakov (1952, 1962, etc.), the founder of the biomorphological scientific school, as well as by the works of his followers and disciples: T. I. Serebryakova, A. P. Khokhryakov, M. T. Mazurenko and others. The concept of “biomorphology” as a science dealing with life forms was suggested by A. P. Khokhryakov (1975) and it was finally worded and accepted in 1981.

Theoretical and applied studies, integration with other sciences are characteristic of contemporary biomorphology. Biomorphological approach serves as a link between all the kinds of botanic research.

Russian biomorphology has achieved much success. Research results have been presented at numerous scientific and practical conferences and discussions; their proceedings have been published. In the Vyatka State University we are having now the sixth² conference on biomorphology.

These are the proceedings of the international scientific conference “Plant biomorphology: traditional and modern approaches” on the occasion of centenary of the birth of T. I. Serebryakova. The conference was taking place in Kirov in the Vyatka State University from 19th to 21st October 2022. The participants of the conference were discussing the general issues and ideas of biomorphology as academic heritage of the scientific school of I. G. Serebryakov and T. I. Serebryakova, the specific features of biomorphology of woody and semiarborescent plants, as well as of ground, littoral-aquatic and aquatic grasses, the results of research in comparative morphology and anatomy of plants, and some applied aspects of biomorphology.

² Construction units in plant morphology // Proceedings of the 10th School on theoretical plant morphology (Kirov, 2–8 May 2004). Kirov, 2004. 252 p. (in Russian)

Contemporary approaches to describing the structure of a plant / Ed. by N. P. Savinykh and Yu. A. Bobrova. Kirov, 2008. 355 p. (in Russian)

Biological types of Ch. Raunkier and contemporary botany // Proceedings of the All-Russia scientific conference “Biomorphological readings on the occasion of 150 years of the birth of Ch. Raunkier” / Ed. by N. P. Savinykh and Yu. A. Bobrova. Kirov, 2010. 419 p. (in Russian)

Fundamental and applied biomorphology in botanic and ecological research // Proceedings of the All-Russia scientific conference with international participation (devoted to the 50th anniversary of the Kirov department of the Russian botanic society). Kirov, 2014. 358 p. (in Russian)

Topical issues of contemporary biomorphology / Ed. by N. P. Savinykh. Kirov, 2012. 610 p. (in Russian)

The range of the issues discussed in the reports which were presented at the conference suggests that several centres researching biomorphology of big groups of plants have appeared in Russia in the recent decade. In the Saint-Petersburg State University they research tree architecture, in the Central Siberian Botanic Garden RAS (Novosibirsk) – structure and populational biology of semiarborescent plants, in the Institute of Biology of Inland Waters RAS (the settlement of Borok, the Yaroslavskaya region) and in the Vyatka State University – biomorphology of aquatic and littoral-aquatic grasses.

The collection of articles contains theoretical works, which are applicable in researching taxons of angiosperms (and of all plants, on the whole), as well as specific considerations on researching certain taxons or ecological groups.

The issue of creating a general concept of ontogenesis was discussed by *A. A. Notov* and *L. A. Zhukova*. The rhythmological aspect of apical growth and branching concerning the concept of “a shoot” was presented by *M. V. Kostina et al.* *E. I. Kurchenko* grounded the difference between the concepts of “a biological type” (the term of Ch. Raunkiaer) and “a life form” and suggested the ways of their use.

The importance of considering biomorphological data in Systematics (including molecular phylogenetics) and in phytocenology was shown.

E. I. Kurchenko presented the review of using the ideas of life forms in researching flora of different regions and the main trends of their applying in botanic research.

The Russian botanists *A. P. Khokhryakov* and *M. T. Mazurenko* were among the first to research architecture of trees, of aboreal plants. They were especially motivated by the works of the French botanists *F. Hallé*, *R. A. A. Oldeman* (1970) and others. Generalizations in the sphere of architecture of aboreal plants were presented here by *I. S. Antonova*, *M. S. Televinova*, *Yu. V. Zaitseva*, *I. A. Getmanets*, *M. N. Stamenov*, *T. G. Borzenkova*, *O. I. Nedoseko et al.*, *A. I. Sakhonenko*, *T. A. Karasyova* and *M. E. Pukalova*; and of semiarborescent plants by *V. A. Cheremushkina*, *K. A. Bobokolonov*, *T. A. Rakhmatova*, *E. B. Talovskaya*.

The work of *D. L. Matyukhin* on an unusual variant of apical dominance in *Araucariaceae* and *Cupressaceae* shoot system formation was also of much interest.

T. I. Serebryakova was the first to consider grass shoot formation from the viewpoint of architecture and she formulated the concept “an architectural model” and “a shoot formation model” concerning grasses. By now two programs of development and structure of shoot systems of permanent grasses are recognized, *N. P. Savinykh* proves the topicality of researching both grass shoot formation models and grass architectural models; *S. V. Shabalkina*, *N. P. Savinykh* show the role of a shoot formation model in adaptation and evolution of flowering plants; *A. Yu. Astashenkov* discusses grass root architecture.

In the beginning of the 21st century many researchers have investigated the issues of biomorphology of dry land plants. Many researchers investigate life forms of aquatic and littoral-aquatic grasses: *A. G. Lapirova*, *E. A. Belyakova*, *N. S. Ba-*

rabanshchikova, F. A. Orlyuk, D. Yu. Tsyrenova, Yu. A. Bobrov and D. A. Filipov, T. A. Maltseva.

For a long time life form characteristics had included only peculiar features of vegetative plant organs. But in the end of the 80s of the 20th century they recognized the important role of inflorescences in forming the mien of a plant. The works of *O. V. Yurtseva* and *M. V. Kostina* are devoted to this issue.

Biomorphology of spore-bearing plants was researched by *N. I. Shorina* and her followers. The proceedings present the results of researching this group of plants by *I. I. Gureyeva, N. M. Derzhavina, N. S. Barabanshchikova, F. A. Orlyuk, M. V. Markov* and *D. O. Grushenkov*.

A. P. Khokhryakov developed the ideas of the plant mien, he showed that its specific features vary at different life stages of a plant, he indicated several functional plant life form categories, including a distributive one, and he included fruit and seeds in this category. Their peculiar features were discussed by *M. S. Romanova* and the young researchers of the MSU named after M.V. Lomonosov (*A. M. Mikhaylov, M. B. Stevanovich*), of the Central Science Library of RAS named after N. V. Tsytsyn (*V. A. Koval, P. S. Iovlev, A. S. Timchenko, N. D. Vasekha, O. V. Yatsenko, N. S. Zdravchev*), by *G. E. Titova* and *L. A. Nikolayeva* from the Botanic Garden of RAS named after V. L. Komarov.

Biomorphological approach was considered in the works: 1) on life forms, peculiar features of structural organization and shoot formation of some definite plants (*T. Yu. Braslavskaya et al., S. N. Velisevich, V. A. Kalinkina* and *M. N. Koldayeva, I. N. Barsukova, L. V. Petukhova* and *E. N. Stepanova, E. A. Andreyeva* and *A. A. Notov, G. L. Kolomeytseva* and *V. A. Koval, S. Rakhimov* and *Dzh. Zarifi, Sh. Dzh. Kullayev* and *M. T. Boboyeva*); 2) on life strategies assessment (*N. Yu. Egorova* and *V. N. Suleymanova, M. N. Skorobogataya*); 3) on researching successions of forest communities (*A. V. Gornov* and *M. V. Gornova*); 4) on assessing the influence of climate on specific features of plant structural organization (*A. Yu. Astashenkov, E. B. Talovskaya*). The works on complex use of biomorphological specific features and molecule-genetic approach in stating the species relations were also considered (*E. A. Belyakov, Xinwei Hu, Zhigang Wu*).

The variety of methodological and methodical approaches of applying the information on life forms and plant development has been growing recently in different spheres of plant research: 1) the research of using biomorphology information in modeling plants development which was started by A. S. Komarov and L. A. Zhukova is now continued by *E. V. Zubkova* and *P. V. Frolov*; 2) tree crown modeling (*V. A. Bart, I. S. Antonova*); 3) using informational technologies for analyzing the dynamics of plant life forms (*F. A. Maslov*); 4) using plant life form classification by I. G. Serebryakov in classifying ontogenetic herbarium funds (*S. V. Kozyreva, G. O. Osmanova*).

Botanists of the Tver State University (*A. A. Notov et al.*) showed the importance of the biomorphological approach in studying polemochores which had been eventually brought in here in course of the Great Patriotic war of 1941–1945. The

data acquired contribute to changing the traditional viewpoints on the fate of some definite species and it reminds about the heroic past of our country.

The proceedings also include some applied aspects of biomorphological research: 1) plant introduction (*S. V. Shabalkina* and *O. N. Perestoronina, L. F. Beksheneva* and *A. A. Reut*); 2) agritechnologies (*E. V. Bogolyubova*); 3) assessing the degree of technogenic contamination (*A. I. Safonov*).

The conference took place in the year of centenary of the birth of T. I. Serebryakova. A part of the proceedings was devoted to the reminiscences of those who used to know Tatyana Ivanovna in person, her colleagues, her students. There are many students and followers of Tatyana Ivanovna all over the territory of the former Soviet Union. Probably that was the reason of the fact that the conference could boast of 125 participants, scientists from Russia, Tajikistan, Belarus, the United Kingdom, from 26 cities, belonging to 21 research schools, 22 higher educational establishments, 4 educational establishments for children.

It is much hoped that the proceedings of the conference may and will be used as a teaching aid for students, graduate students, research workers, as it contains theory on structural organization of plants, from trees to grasses, spotophytes, research results on topicality of biomorphological approach in plant systematics and in applied research. Biomorphology helps to gain a new insight in what seems to be already known, which proves J. W. Goethe's words which serve as an epigraph to the preface. T. I. Serebryakova used to repeat the famous writer's words in cases when some peculiar feature of a plant structure seemed to be beyond comprehension.

We are grateful to the administration of the Vyatka State University for their help in preparing and organizing the conference, to the Informational Technologies Department, the Publishing House, the Scientific Library, the academic chair of Biology and Methods of Teaching Biology, the teams of the "Boiling Point" of the VyatSU, the students of the Institute of Biology and Biotechnology. We sincerely express gratitude and appreciation to them all.

*N. P. Savynykh, Doctor of Biology, Professor,
The Chairman of the Program Committee*

РАЗДЕЛ I

НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ Т. И. СЕРЕБРЯКОВОЙ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ

ТАТЬЯНА ИВАНОВНА СЕРЕБРЯКОВА: ЖИЗНЬ И СУДЬБА – ВЗГЛЯД ПОКОЛЕНИЙ

Составитель – Н. П. Савиных
Вятский государственный университет, savva_09@mail.ru

Приведены обзор воспоминаний о Т. И. Серебряковой по известным публикациям, неизвестные архивные данные, воспоминания учеников, последователей, коллег.

Ключевые слова: Татьяна Ивановна Серебрякова, наследие.

TATIANA IVANOVNA SEREBRYAKOVA: LIFE AND DESTINY – THE VIEW OF GENERATIONS

Compiled by N. P. Savinykh
Vyatka State University

An overview of the memories of T. I. Serebryakova from well-known publications, unknown archival data, memories of students, followers, colleagues are given.

Keywords: Tatiana Ivanovna Serebryakova, heritage.

Народная мудрость гласит: «Человек жив, пока о нем помнят. Человек жив, пока жива память о нем». И это естественно, так как память о близких по крови и по духу есть часть нашего внутреннего мира. Она поддерживает нас в трудные минуты жизни, представляет некие ориентиры для оценки жизненных ситуаций, позволяет принимать правильные решения. Мы и живем отчасти благодаря памяти о тех, кто ушел.

22 июня 2022 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Т. И. Серебряковой и скоро 36 лет как ее нет с нами. За эти годы появилось немало публикаций³ о ее жизни, научном пути, особенностях характера и

³Гатцук Л. Е., Жукова Л. А., Шорина Н. И. К шестидесятилетию Татьяны Ивановны Серебряковой // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 3. С. 105–112.

Михайловская И. С., Еленевский А. Г., Соколова Т. Г. Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой (22 VI 1922–30 XI 1986) // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 5. С. 757–761.

свойств природы, вышел сборник ее стихов⁴. Сегодня мы не станем повторять написанное – лучше, чем сказано, не сказать. Остановимся на некоей рефлексии, о том, что осталось в нашей памяти об этом светлом человеке. Далее я приведу отрывки из указанных статей, материалов, имеющиеся в моем личном архиве, воспоминания ученых, лично знавших Татьяну Ивановну. Остановимся на отдельных аспектах личности Татьяны Ивановны, о чем говорится почти в каждой из указанных работ.

Про любовь к науке и природе. Отдавала все знания и способности любимой науке – экологической морфологии растений. Еще в 1848 г. проявилась одна из характерных черт будущей серебряковской школы – восприятие растения как постоянно растущего организма. В 1976 г. утверждала, что «В облике растительного организма находит внешнее выражение сложный ход процессов формообразования в онтогенезе, отражаются черты филогенеза, на структуру органов растений накладывает свой глубокий отпечаток среда» (Гатцук и др., 1983). Практически все аспекты понимания формы как динамического явления рассматривались Т. И. Серебряковой во всем многообразии их взаимосвязей. Она достигла значительной глубины понимания морфогенеза, онтогенеза и механизмов эволюционного преобразования формы. При этом становились явными недоступные для невооруженного глаза внутренние процессы (Жукова, 2015).

Как же удалось Татьяне Ивановне внести такой весомый вклад в развитие разных направлений, связанных со структурной ботаникой? В чем специфика ее уникального стиля мышления? Прежде всего, в особом отношении к природе, умении ее чувствовать и понимать. Она всегда воспринимала природу во всем ее многообразии, видела все богатство взаимосвязей, чувствовала ее удивительную красоту. Тонкость ее внутреннего мира, любовь к жизни и умение радоваться и восхищаться всем живым стали для нее ключом к пониманию самых сложных внутренних законов природы. Они помогали ей реально ощущать притягательную созидательную силу природы (Жукова, 2015).

Где бы Татьяна Ивановна ни говорила о растениях – будь то научная статья или монография, учебник или статья для преподавателей школ, экс-

Жукова Л. А., Шестакова Э. В., Ермакова И. М. Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть I). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 18–42.

Савиных Н. П., Шорина Н. И., Жукова Л. А. Татьяна Ивановна Серебрякова (памяти Учителя) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 327–329.

Гатцук Л. Е., Шорина Н. И., Савиных Н. П. Профессор Т. И. Серебрякова и ее вклад в развитие биоморфологии // Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 20–36.

Жукова Л. А. Татьяна Ивановна Серебрякова – выдающийся биоморфолог XX столетия // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2015. Т. 24. № 3. С. 213–228.

⁴Серебрякова Т. И. Оранжевые блики: стихотворения. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2017. 73 с.

курсия в природу или лекция – растения в ее описаниях оживают (Гатцук и др., 1983). Каждый год весной, осенью и зимой она проводила экскурсии в природу со студентами и аспирантами. Именно природа дарила ей неисчерпаемую энергию и радость жизни. Свою последнюю экскурсию она провела для них осенью 1986 г. за два месяца до смерти (Жукова, 2015).



Татьяна Ивановна Серебрякова в подмосковном лесу

Про педагогический талант. Татьяна Ивановна обобщала и передавала своим ученикам в ясной, доступной форме сложнейшие закономерности развития и поведения растений, заинтересовывая и увлекая их. Ее педагогическая работа всегда отличалась творческим подходом, лекции были глубокими по содержанию, пронизаны эволюционными идеями и связаны с вопросами охраны природы, стоящими перед современным обществом (Михайловская и др., 1988).



Т. И. Серебрякова ведёт экскурсию в главном ботаническом саду МГУ

Про руководителя и лидера. Она была прекрасным организатором, душой кафедры, внимательным и умелым руководителем, чутким и отзывчивым товарищем. С Татьяной Ивановной интересно было работать, общение с ней вдохновляло и обогащало (Михайловская и др., 1988). Способности и трудолюбие Т. И. Серебряковой, широта ее научных интересов и кругозора, ее любовь к растениям и морфологии привели к тому, что еще при жизни Ивана Григорьевича она стала несомненным лидером среди его учеников и последователей (Гатцук и др., 1983).

Про особенности общения. Она отличалась умением контактировать с людьми, была очень требовательной и принципиальной в работе, энергичной и жизнерадостной. Доступность в общении, доброжелательность, стремление помочь советом – все эти качества вызывали большое уважение к Татьяне Ивановне у всех соприкасавшихся с ней (Михайловская и др., 1988). Прямо или косвенно ее влияние распространяется на широкий круг людей – от школьников до специалистов высокой квалификации. Она может служить образцом человечности и естественности в обращении с людьми (Гатцук и др., 1983). Всю жизнь Татьяна Ивановна помнила о своих наставниках, всегда помогала тем, кто был жив. На лекциях, занятиях, рассказывала об их преданности науке своим ученикам и коллегам, советовала, с какими трудами нужно познакомиться. Почитать своих учителей было для неё свято. Татьяне Ивановне было свойственно постоянно помогать не только своим ученикам, но и всем, кто нуждается в совете, в обсуждении своей работы, в подготовке к защите диссертаций или докладов. Она всех консультировала, но никогда не писала отрицательных отзывов, хотя могла жестко и язвительно критиковать, задержать публикацию или защиту. Любую работу она, прежде всего, обсуждала с автором. Если не удавалось добиться понимания или значительного улучшения работы, она просто отказывалась быть официальным оппонентом или рецензентом. И никогда не ломала ничьих судеб! (Жукова, 2015). Азартный полемист, никогда не униживший достоинство свое и оппонента (Савиных и др., 2004).

Про одаренность. Татьяна Ивановна – человек, одаренный во многих отношениях: ее морфологические рисунки точны и красивы; она наделена литературными способностями, ясно мыслит и умеет популярно объяснить сложный материал (Гатцук и др., 1983). Своей многогранностью, уникальным сочетанием научного и художественного восприятия мира Татьяна Ивановна была похожа на великих мыслителей прошлого. Возможно, только И. В. Гёте было свойственно нечто подобное (Жукова, 2015).

Про научное наследие. Ее влияние, увлеченность и талант определили жизненный путь многих аспирантов, дипломников и курсовиков. Под руководством Татьяны Ивановны окончили аспирантуру 25 человек, трое из них стали докторами биологических наук: Н. М. Державина, Н. П. Савиных и В. А. Черёмушкина (Жукова, 2015). Полный список исследователей, выполнивших свои квалификационные работы под руководством

Т. И. Серебряковой, составил О. И. Евстигнеев⁵ и опубликован; там же можно найти и статьи Т. И. Серебряковой в pdf-формате.

Мы многому учились у нее и сейчас, порой по-новому оцениваем счастливые моменты общения с нею.

Вы далеко и где-то рядом
В степи, в дубраве иль во сне
Меня Вы провожали взглядом,
А, может... так казалось мне?
Нагнусь Adonis'у – смеетесь,
Степь откликается звеня,
То вдруг так хитро улыбнетесь,
Взглянув Festuc'ой на меня.
Теперь сердито отвернулись,
Грозите злаковым листом,
И на опушке обернулись –
Вся в белом – терновым кустом.
Немножко грустная, устали, –
Синеете мне сон-травой.
То гиацинтом гордым стали,
Слегка раскланялись со мной.
Родная, милая, простая
Вероникой вдруг расцвели,
И на душе теплее стало,
Дороже этот край земли.
И в голубом бескрайнем небе,
В листве и трелях соловья,
В мечте, работе, думе, хлебе,
Вы – всюду, словно жизнь моя.
«Без неё на Земле стало меньше тепла...
Чуть печальней цветы и поникшие травы...»
«Но улыбка её с фотографии давней
дарит свет, как всегда, и врачует все раны.....»

Жукова Л. А., 2015

Обаяние Т. И. Серебряковой было так велико, что не только Л. А. Жукова, но и другие, кому пришлось общаться с нею, посвящали ей свои стихи.

Ольга Ивановна Литвиненко, кандидат биологических наук, доцент Херсонского педагогического института им. Н. К. Крупской, одна из аспирантов 70-х лет, к 55-летию со дня рождения Татьяны Ивановны написала стихотворение-поздравление, которое передала мне 10 лет назад, во время конференции, посвященной 90-летию со дня рождения нашего учителя.

⁵ <https://istina.msu.ru/profile/sti1922/>

Сегодня Ваш прирост годичный
С элементарным вновь совпал.
К сему примите не столичный,
Нижегородский мадригал.
Пишу не в Болдино, но близко.
А имя Ваше так подстать,
Что так и хочется записку
С перекладными передать.
Мне радостно, что Вы – Татьяна
Ивановна, что льстит и мне,
Спокойно, твердо, неустанно
На фитоморфорубеже.
И что Ваш габитус пластичен,
И лучезарна в жизни цель,
И неизменна, постоянна
Архитектурная модель.
А нарастание только моно-
Перевершинивания нет,
Рисую краскою зеленой
Ваш удивительный портрет.
Ведь зелень – радость и надежда.
А для ботаников – вся жизнь.
Своею мудростью неспешной
Вы с бесконечностью слились....

Нижегородская обл., на полевой практике, 1977

Нотов Александр Александрович, доктор биологических наук, профессор Тверского государственного университета о Т. И. Серебряковой:

Вы – Морфологии великая Богиня!
Открыли в почке скрытый мир,
В нем есть душа, любовь, надежда,
В безмолвной форме – жизни пир.
В побегах – тайны многих лет,
Следы нелёгкого пути,
И от проростка до сенила
Мы можем этот путь пройти.
Вы чувствовали это, понимали,
Учили форму нас любить,
Гармонию Природы воспевали
Умели её видеть и ценить.

Далее приведу воспоминания о Татьяне Ивановне ее учеников и коллег, присланных лично в адрес оргкомитета.

Александра Александровна Чистякова – кандидат биологических наук, профессор кафедры ботаники Пензенского государственного педагогического университета, с ее слов – ныне пенсионер и навсегда ученица Татьяны Ивановны Серебряковой.

С именем Татьяны Ивановны встает перед глазами молодость, аспирантские годы под ее руководством и последующая научная деятельность по изучению жизненных форм древесных растений. Татьяна Ивановна была чутким научным руководителем: даже, находясь в экспедиции далеко от Москвы, я получала её письма с поддержкой и неподдельным интересом к моим исследованиям. Запомнилось, что по отчету первого аспирантского года она буквально заставила меня написать статью в журнал о вегетативном разрастании липы сердцевидной.

Бывая в Москве, я непременно посещала лекции Татьяны Ивановны для студентов и слушателей Факультета повышения квалификации и всегда удивлялась тому, как она могла всегда по-новому преподнести известную тему, внести в неё изюминку в виде собственных открытий или полученных из литературных источников. Татьяна Ивановна писала рефераты иностранных статей в очень популярное в то время издание «Реферативный журнал», поэтому была в курсе всех ботанических новинок.

Она никогда не оставалась в стороне от трудностей, встававших перед ее учениками и, по возможности, помогала преодолевать их.

Для меня и других её последователей Татьяна Ивановна была и остаётся Учителем с большой буквы. Благодаря её исследованиям, отечественная морфология растений сделала большой рывок вперед в мировой науке. Именно учебники по морфологии растений помогли сформироваться многим поколениям грамотных преподавателей и ученых. На моих глазах прошла подготовка к изданию последнего учебника под ее авторством при жизни: больная, она упорно продолжала работать над его завершением. Она была очень мужественным человеком: когда врач предложил ей закончить самые важные дела в последние дни во время смертельной болезни, Ученый, Педагог и Учитель – она выбрала учебник.

Я счастлива, что в моей жизни был такой светлый человек как Татьяна Ивановна Серебрякова.

Курченко Елена Ивановна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий сектором ботаники Учебно-научного центра Московского педагогического государственного университета.

В год 100-летия со дня рождения Татьяны Ивановны, особенно ценны воспоминания о ней немногих теперь людей, которые знали ее. К этому числу отношу себя. На кафедре ботаники МГПИ им. В. И. Ленина (ныне МПГУ) я появилась в 1960 году, поступив в аспирантуру к А. А. Уранову, и все 12 лет (1974–1986), когда после смерти А. А. Уранова Татьяна Ивановна возглавляла кафедру и Проблемную лабораторию (ПБЛ), я была сотрудником ПБЛ и участницей жизни кафедры.

Когда вспоминаю Татьяну Ивановну, слышу ее голос и вижу сосредоточенное выражение лица. Огромный груз забот, административных проблем, учебных и других нагрузок лежал на ней. Л. Е. Гатцук (2009, С. 332) вспоминала: «Татьяна Ивановна трудилась так много и так много успевала, что это до сих пор вызывает крайнее удивление. Не считая персональной научной (экспедиционной и камеральной) работы, это все: от экскурсий в природу со школьниками, студентами, преподавателями до участия в комиссиях Министерства просвещения СССР, от занятий, лекций студентам и слушателям ФПК (Факультета повышения квалификации) до участия в организации Международных конгрессов и Школ по теоретической морфологии; всего не перечислить. Этот труд, наряду с педагогической и учебно-методической деятельностью Татьяны Ивановны воспринимается как служение человеку и обществу. Он повлиял на повышение общего уровня морфологических знаний у широкого круга ученых и преподавателей», на превращение морфологии из описательной науки для систематики растений в самостоятельную отрасль ботаники со своими задачами, целями и методами исследований.

Я думаю, какие черты характера присущи Татьяне Ивановне: трудолюбие, огромная сила воли, выдержка, ответственность, чувство любви и долга перед Иваном Григорьевичем (1914–1969) за продолжение и развитие его идей, перед оставшимися без руководителя его аспирантами и дополнительно своими 25 аспирантами, надежность, богатство внутренней культуры, интеллигентность высшей пробы, одаренность тонким чувством прекрасного, чувством юмора... Можно и дальше перечислять свойства характера Татьяны Ивановны, но нужны не слова, а ощущения того её обаяния, той огромной положительной ауры, которую излучала Татьяна Ивановна. И в этом был залог успеха влияния Татьяны Ивановны на все проявления жизни на кафедре.

Татьяна Ивановна – творческая натура и мне постоянно приходит сравнение её с Мариной Цветаевой. Татьяне Ивановне хотелось бы иметь больше времени, чтобы сочинять стихи, рисовать, ездить в природу и заниматься любимой ботаникой, но так сложилось, что ей пришлось выполнять функции администратора – заведующего кафедрой. Само определение должности «администратор» не подходило к Татьяне Ивановне, она была для нас старшим мудрым товарищем, а в целом – любимым и чутким другом. Мы делали все возможное, чтобы ограничить ее время на писание формальных бумаг. Так Н. И. Шорина почти стенографировала заседания кафедр и писала годовые и пятилетние научные отчеты кафедры так тщательно, чтобы проверки и комиссии не могли ни к чему придаться.

Татьяна Ивановна проявляла гибкость и творческий подход к руководству кафедрой. Состав кафедры был в основном женский, созданный Алексеем Александровичем Урановым из людей, увлеченных ботаникой и преданных делу образования. Каждый член коллектива — это высокий профессионал и сильная личность и нужно было найти подход к каждому. Назову имена преподавателей – «золотого фонда» кафедры, иначе не скажешь. Докторы: М. С. Хомутова, М. А. Гуленкова, И. С. Михайловская, А. М. Былова,

М. П. Соловьева, Л. Н. Дорохина, Н. М. Григорьева, О. М. Михалевская, Г. И. Пешкова. Профессора: А. Г. Еленевский, Т. Г. Дервиз-Соколова, Л. А. Жукова, Н. И. Шорина. Старшие лаборанты В. А. Корчагина и Н. С. Новосельцева. Иногда нас спрашивали: «Как вы все живете в одном коллективе?» Мы отвечали: «Хорошо!» На кафедре был дружный коллектив и всегда взаимовыручка в случае чьей-нибудь болезни, работали предметные методические объединения. О всех возникающих трениях Татьяна Ивановна знала и умело их гасила.

Большую роль она сыграла в 1960 г. – в год объединения двух педагогических институтов МПГИ им В. И. Ленина и МГПИ им. В. П. Потёмкина и слияние двух кафедр ботаники, которыми руководили проф. А. А. Уранов и проф. И. Г. Серебряков. Как в шутку говорила Г. И. Пешкова «Два медведя встретились в одной берлоге»; и не только «медведи», но и сотрудники кафедр. Благодаря Татьяне Ивановне слияние двух коллективов прошло мирно, благополучно, и мы с Л. М. Шафрановой, будучи на 1 курсе аспирантуры и посещая заседания кафедры, не заметили никаких разногласий. В будущем учение И. Г. Серебрякова о морфогенезе и интерес А. А. Уранова к онтогенетическому развитию особей (первая работа аспирантки А. П. Пошкурлат о чие, одному из видов семейства Злаковые, в 1941 г.) вылилось в плодотворное развитие и оформление онтогенетическо-популяционного направления в изучении растений.

Годы руководства кафедрой Татьяной Ивановной были периодом расцвета кафедры – «золотым периодом». На кафедре работал Факультет повышения квалификации преподавателей педвузов (1972–1987), студенческий кружок, ежегодно поступали в очную аспирантуру 2–3 человека и одновременно на кафедре учились по 6–8 аспирантов, проводились семинары и доклады аспирантов, активно вели исследования сотрудники проблемной лаборатории, привлекая к научной работе студентов, проводились экспедиции со студентами в разные районы и республики Советского Союза.

Татьяна Ивановна сохраняла и развивала уже сложившиеся научные направления и традиции, начатые А. А. Урановым. Например, в первых числах сентября устраивался арбузник, на котором все делились впечатлениями о своих летних поездках, а в январе устраивали праздник Нового года. Вспоминаю «чаепитие» в 1982 г., которое было организовано по случаю 60-летия Татьяны Ивановны. Мы, сотрудники ПБЛ, готовились к этому дню, разучивали стихи и репетировали выступление. Пели песни. Ю. Б. Королев устроил прекрасную демонстрацию слайдов природы и растений с музыкальным сопровождением. Вечер прошел ярко и душевно.

Всех сотрудников Татьяна Ивановна называла ласкательно, например, Мариночка (доц. М. П. Соловьева), Ниночка (доц. Н. М. Григорьева, проф. Н. И. Шорина), Люсенька (с.н.с. Л. Е. Гатцук, доц. Л. Н. Дорохина) и др.

Я думаю, что кто-нибудь расскажет о том, как Татьяна Ивановна читала лекции и делала доклады. Только замечу, что на лекциях ФПК она преображалась, растворяясь в материале и так увлеченно рассказывала, поворачива-

ясь к доске и наглядно изображая структуру побегов, что слушатели зачарованно слушали ее и как само собой рождались вопросы для дальнейшего обсуждения.

Татьяна Ивановна, по-видимому, с детства имела высокий уровень жизненности, и мы никогда не видели, чтобы она болела или оформляла больничный лист, но ежедневно имела непомерно большую эмоциональную нагрузку, которая подтачивала организм. О большой ее загруженности говорит такой случай. По совету Н. И. Шориной Татьяна Ивановна попросила меня быть профоргом кафедры. Я была в штате ПБЛ, но в те годы кафедра и ПБЛ были как одно неделимое целое. На кафедре (и в институте) тогда был установлен жесткий режим работы. Рабочий день начинался утром и оканчивался в 18 часов, даже если лекции или практические занятия у преподавателей заканчивались в 14–16 часов, все равно надо было оставаться на рабочем месте и заниматься научной работой в соответствии с планом. Для проверки, как идет выполнение плана, в понедельник каждый преподаватель составлял план работы на неделю и в следующий понедельник расписывался в его выполнении. Я обобщала сведения, и заведующий кафедрой должен был расписаться. Я старалась не беспокоить Татьяну Ивановну, и сама за нее расписывалась, а иногда и составляла план-отписку – все для проверки комиссии. Также я составляла представления на сотрудников для получения звания «Отличник просвещения» и много других бумаг. В какой-то день понадобилась подпись лично Татьяны Ивановны. Я подождала у кабинета, когда выйдет от нее преподаватель, и вошла с просьбой подписать документ. Татьяна Ивановна, не глядя, подписывает и взволнованно произносит: «Леночка, я должна через 10 минут выступать, а я еще не знаю, что говорить...». Да, сверхнагрузка была не только на работе, но, по словам сына Сергея Ивановича, продолжалась и дома. После возвращения ее в 21 час домой, только она снимет пальто, как начинались телефонные звонки до 23 часов и продолжалось обсуждение разных проблем. Но окончательно здоровье Татьяны Ивановны, по ее признанию, подорвал стресс – приходящие из Главного корпуса приказы-«разнарядки» о сокращении штатов и увольнении сотрудников, сначала одного, потом двух, трех – сотрудников, которых она любила и не могла пойти на такое предательство...

Вся жизнь Татьяны Ивановны при заведовании кафедрой была полностью отдана людям. На Руси подобных людей возводили в сан святых. Она и есть современная Святая Татьяна.

Ермакова Инна Михайловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Учебно-научного центра Московского педагогического государственного университета.

С Татьяной Ивановной я познакомилась в 1954 г., когда поступила на Естественный факультет МПГУ, и вся последующая жизнь была связана с ней. Но я хочу вспомнить первые годы, которые вряд ли кто помнит. Я студентка I курса, Татьяна Ивановна преподает 2-ой год на кафедре. Я никогда не училась в ее группе, не слушала лекции, но была активным членом студенческого ботанического кружка, его старостой с I-го по последний курс и

получила почетное звание Президента ботанического кружка – единственное на факультете. Татьяна Ивановна активно помогала А. А. Уранову в работе кружка: возила на экскурсии в природу, часто в Ромашково осенью и весной, реже зимой, а я обеспечивала оповещение кружковцев и их сбор. Эти выезды – вернее отдельные картины, я помню до сих пор. Она умела одним взглядом обратить внимание на обычные, казалось, явления. Теперь я узнала, что она повторила опыт А. В. Кожевникова, когда была юннаткой ботанического сада МГУ (ныне Аптекарский огород на проспекте Мира), проводить такие экскурсии. После переезда факультета на ул. Кибальчича Татьяна Ивановна регулярно возила кружковцев в ГБС (главный ботанический сад), где совершенно особые экскурсии проводил Г. В. Микешин. Она шла рядом, останавливалась возле какого-нибудь растения и обращала внимание на его строение. Например, говорила: «Побег какао рос, рос и растроился» (стало 3 побега из одного). Под впечатлением экскурсий несколько кружковцев взяли вести ритмологические наблюдения в оранжерее. Правда через некоторое время я осталась одна с глоксинией и жасмином, т. к. ездить приходилось по 3 раза в неделю. На следующий год это вылилось в курсовую работу на II курсе под руководством Татьяны Ивановны (когда-то В. Н. Кожевников изучал ритмику развития растений в оранжерее и сравнивал ее у этих растений на родине). А потом мы захотели поехать куда-нибудь в экспедицию. Разослали письма и получили приглашение изучать луга из Дарвиновского заповедника. Татьяна Ивановна посоветовала мне пригласить Татьяну Крastoшевскую и Милу Жукову (проф. Л. А. Жукова), объяснила в Павловской Слободе как делать геоботанические описания, и мы поехали. В тот год в Москве был объявлен конкурс студенческих работ, и мы получили 3 первые места: I место заняла Т. Г. Красташевская за карту и описание растительности Дарвинского заповедника, II – Л. А. Жукова за изучение луговика дернистого, III – я за свою глоксинию. Из кружковцев тех лет выросли ботаники: М. С. Снаговская, Г. И. Пешкова, Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, Н. М. Григорьева и я. После окончания института я 5 лет работала в школе, затем была принята в Проблемную биологическую лабораторию МГПИ им. В. И. Ленина, где работаю по сей день. Здесь я снова встретилась с Татьяной Ивановной: посещала ее лекции и доклады, а она – наши семинары. После смерти А. А. Уранова в 1974 г. Татьяна Ивановна возглавила кафедру и ПБЛ, и все годы увлеченно занималась наукой, увлекая других, и вела общественную работу. 12 лет она руководила ПБЛ и была просто обаятельной прелестной женщиной, возле которой хотелось быть и выполнять работу так, чтобы ее не огорчать.

В заключение не могу не сказать о своем восприятии личности Татьяны Ивановны. Несомненно, поддерживая все, о чем сказано выше, отмечаю ее исключительную демократичность, уважение к каждому человеку вне зависимости от должностей и званий; необычайную харизму, открытость, готовность помочь в любую минуту, понять, поддержать, простить. Но при этом – четкое ограниченное позиционирование себя как Учителя и Руководителя. Она умела поставить на место любого одним взглядом, движением руки, не-

взначай брошенной фразой. Человек с глубоким и объемным чувством любви к делу, которому служила честно и бескорыстно, своей семье, коллегам и ученикам. С первой минуты знакомства в далеком 1973 г. и по сей день в душе не меркнет свет, зажженный ею на первой экскурсии в Ромашково, не проходит ответственность за дело, которому она нас научила, а мы посвятили ему всю свою жизнь.

Читая и осмысляя написанное, понимаешь, как важно нам, нынешнему и будущим поколениям осознавать собственную роль в жизни своей, коллектива, в котором ты имеешь счастье служить Родине, особенно если ты – руководитель этого коллектива, взять на вооружение опыт наших учителей. В этом контексте вспоминаются слова великого поэта, философа, просветителя и гуманиста Абая: «Мир – океан. Время, как ветер, гонит волны поколений, сменяющих друг друга. Они исчезают, а океан кажется все тем же». Неутихающий ветер времени накатывает все новые волны поколений и, если каждое из них отдает дань уважения светлому гению своих предшественников (помнит о своей истории и своих корнях), то более успешным и незыблемым становится мир, в котором выпало счастье жить.

ВСПОМИНАЯ ТАТЬЯНУ ИВАНОВНУ СЕРЕБРЯКОВУ

Л. В. Петухова

Тверской государственной университет, petuchova.lv@mail.ru

Статья посвящена памяти крупнейшего ученого, одного из основателей отечественной биоморфологической школы, Татьяне Ивановне Серебряковой.

Ключевые слова: Татьяна Ивановна Серебрякова, биоморфология, воспоминания.

REMEMBERING TATYANA IVANOVNA SEREBRYAKOVA

L. V. Petukhova

Tver State University

Article is dedicated to the memory of the largest scientist, one founders of the Russian biomorphology school, Tatyana Ivanovna Serebryakova.

Keywords: Tatyana Ivanovna Serebryakova, biomorphology, memories.

В нашей стране среди ботанических дисциплин морфология растений получила особое развитие в первую очередь благодаря работам Ивана Григорьевича Серебрякова и Татьяны Ивановны Серебряковой. Неслучайно долгое время проводились школы по теоретической морфологии растений, назы-

ваемые «Серебряковскими». Они пользовались популярностью и имели большое значение для дальнейшего развития науки.

Значимость работ Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны переоценить нельзя. Классификация жизненных форм, особенности ритма развития растений, четкая корректная терминология, методы изучения и описания структурных особенностей – все то, без чего нельзя дать морфологическую характеристику растений. Татьяна Ивановна – продолжатель работ Ивана Григорьевича и основатель новых направлений в биоморфологии.

В настоящее время научные работы и учебники Т. И. Серебряковой стали основополагающими для развития как самой биоморфологии, так и связанных с ней ботанических дисциплин. Ее труды отличаются особой глубиной, оригинальностью, ясностью, доступностью, и являются для всех нас непревзойденным образцом научных и учебных работ по ботанике. В них все гармонично, четко, логично и понятно каждому. Благодаря этому все, что написано Татьяной Ивановной, имеет первостепенное значение не только для приобретения базовых знаний и становления исследователя-ботаника, но и для профессионального роста опытного ученого.

Попытки формализовать подходы Т. И. Серебряковой к структурному анализу и детализировать терминологию не приводят к более четкому пониманию биоморфологической специфики, а только ограничивают интерес к опубликованным материалам.

Мне очень повезло в жизни. В 1969 году я, начинающий преподаватель кафедры ботаники Калининского педагогического института, была направлена на ФПК (факультет повышения квалификации) в Московский пединститут им. В. И. Ленина, где познакомилась с выдающимися специалистами-ботаниками разных научных направлений, в том числе и с Татьяной Ивановной. Она проводила у нас занятия. Завороженная ее эрудицией и в то же время простотой и доступностью подачи материала, я напросилась к ней в аспирантуру, получив предварительное одобрение Алексея Александровича Уранова.

К сожалению, я могла позволить себе только заочную аспирантуру, но старалась по возможности часто приезжать на кафедру, посещала заседания кафедры, которые всегда проводились как научные семинары. Я стремилась посещать лекции Татьяны Ивановны, которые можно считать образцом лекторского искусства. Они были очень содержательные, но в то же время в них не было ничего лишнего, пафосного. Читались они просто, доходчиво. Однако их научный уровень был высочайшим.

Татьяна Ивановна была удивительным человеком, очень доброжелательным, участливым, простым в общении, но оставалась при этом выдающимся ученым. После ухода А. А. Уранова она возглавила кафедру, сохранив ее высокий статус. Под ее руководством было очень легко, интересно и приятно работать. Своим аспирантам она помогала не только редактированием их работ, часто подсказывала новые идеи, давала ценные советы при выборе методов. Она могла сама посмотреть собранный материал, чтобы помочь его

грамотно описать. Например, со мной у себя в кабинете она смотрела конус нарастания гравилата городского у привезенных мной растений. По ее приглашению я неоднократно приходила к ней домой за консультациями. Я не изучала английский язык, и Татьяна Ивановна переводила мне книгу Гаевского по гравилатам. Она читала, а я старалась все записать, не пропуская ни слова. После, она кормила меня обедом, было жаркое в горшочке. Несмотря на большую занятость, Татьяна Ивановна успевала быть хорошей хозяйкой и матерью.

Ботаника у Татьяны Ивановны присутствовала во всем. В ее комнате занавески на двери были украшены засушенными растениями – склерофитами. Возможно, они собрались еще Иваном Григорьевичем.

Тяжело заболев, она держалась стойко, не позволяя себе расслабиться. Я приезжала к ней в онкоцентр с земляникой лесной и вареньем из нее, не подозревая, что вижу ее в последний раз. В ее уход было невозможно поверить.

Светлая память о Татьяне Ивановне, выдающемся ученом и учителе, замечательном человеке навсегда сохранится в наших сердцах.

ПОНЯТИЕ «ПОБЕГ» В БИОМОРФОЛОГИИ: РИТМОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ АПИКАЛЬНОГО РОСТА И ВЕТВЛЕНИЯ

М. В. Костина^{1,2}, В. П. Викторов¹, Н. С. Барабанщикова¹
*¹Московский педагогический государственный университет,
mv.kostina@mpgu.su, vp.viktorov@mpgu.su,
ns.barabanshchikova@mpgu.su*
²Севастопольский государственный университет

В статье рассматриваются конструктивные элементы-побеги (побеги-модули), которые могут представлять собой часть побега как вегетативного органа или системы побегов. Изучение специфики структурно-ритмологической организации побегов-модулей необходимо для корректного проведения сравнительно-морфологических операций, выявления адаптаций к сезонному климату, способов трансформации жизненных форм и возможности использования биоморфологических данных в систематике.

Ключевые слова: конструктивный элемент, побег, ритмичность апикального роста, ритмичность ветвления.

THE CONCEPT OF “SHOOT” IN BIOMORPHOLOGY: THE RHYTHMOLOGICAL ASPECT OF APICAL GROWTH AND BRANCHING

M. V. Kostina^{1,2}, V. P. Viktorov¹, N. S. Barabanshchikova¹
*¹Moscow State Pedagogical University,
²Sevastopol State University*

The study aimed to discuss the structural elements-shoots (shoot modules), which can be part of the shoot as a vegetative organ or shoot system. The study of the structural-rhythmological organization specifics of shoot modules is necessary for the correct conduct of comparative morphological operations, the adaptations identification to the seasonal climate, ways of transforming life forms and the possibility of using biomorphological data in taxonomy.

Keywords: structural elements, shoot, rhythmicity of apical growth, rhythmicity of branching.

Понятие «побег» восходит к началу XIX века. К середине XX века побег стал рассматриваться как один из основных органов высших растений. Большинство исследователей сходятся в том, что побег образуется в результате деятельности одной и той же апикальной меристемы и состоит стебля, листьев и почек (Серебрякова и др., 2006). В биоморфологии понятие побег используется как один из конструктивных элементов (модулей), многократным повторением которых сложено тело растения. Модульная организация не связана с функциональной специализацией частей растения, а возникает как следствие появления у них открытого роста и ветвления. Понятие побег в биоморфологии используется более широко или, наоборот, более узко, чем в классической морфологии (Тимонин, 2007). Так, например, элементарный и годичный побеги могут представлять собой лишь часть побега, как вегетативного органа растения, а генеративный и монокарпический побеги, включающие соцветия, по сути, являются системами побегов.

Рост побегов у растений умеренной зоны характеризуется ритмичностью, проявляющейся в периодических остановках роста, обусловленных как эндогенными, так и экзогенными причинами. Подогнанность эндогенного роста к сезонному ритму изменения внешних условий, обеспечивающая выживание растений, отлаживалась в ходе эволюции каждого вида (Серебряков, 1966; Михалевская, 2002). Используемые для описания и анализа побегового тела растений умеренного климата конструктивные элементы должны учитывать синхронизацию и корреляцию всех ростовых процессов, в том числе и процессов, связанных с цветением, отмиранием.

Цель данного сообщения состоит в рассмотрении и обобщении литературных и наших собственных данных о ритмологических аспектах апикального роста и ветвления побегов растений умеренного климата, лежащих в основе выделения модулей-побегов.

Материалы и методы. Объектами исследования были побеги-модули более 400 аборигенных и адвентивных видов древесных растений умеренной зоны. Строение и динамику развития побегов-модулей травянистых растений в основном изучали по литературным данным. Метод исследования – сравнительно-морфологический с учетом ритма роста и ритма ветвления побегов-модулей.

Результаты. *Ритмичность апикального роста побегов*

Ритмичность апикального роста побегов, обусловленная эндогенными причинами и сезонностью климата, легла в основу выделения таких широко используемых в биоморфологии конструктивных единиц, как элементарный побег и годичный побег.

Годичный побег (единица сезонного развития) – побег, развивающийся из почки возобновления в течение одного вегетационного периода, – одно из старейших понятий, используемых для анализа и описания побегового тела растений умеренного климата. Элементарный побег (син.: побег моноритмичный, побег ритма, единица роста) представляет собой побег, выросший за один цикл видимого роста из почки возобновления (Грудзинская, 1960). В структуре каждого элементарного побега отражается интенсивность роста в разные моменты, поэтому для элементарного побега в большинстве случаев закономерна смена параметров метамеров по одновершинной кривой. Нижнюю, а нередко и верхнюю границу элементарного побега обозначают особые метамеры, свидетельствующие о замедлении или остановке роста в прошлом (почечное кольцо, укороченные междоузлия, мелкие листья). Верхняя граница также определяется по абортированной верхушке или терминальному соцветию, образование которого ведет к гибели верхушечной меристемы. В сезонном климате границы годичного и элементарного побега обычно совпадают, поскольку в течение вегетационного периода обычно наблюдается один период видимого роста. Границы элементарных побегов у древесных растений умеренной зоны, обычно имеющих закрытые почки, визуально выражены более отчетливо, чем у травянистых растений, многие из которых имеют открытые почки.

Понятия Иванов побег и скрытый Иванов побег (Späth, 1912; Грудзинская, 1960) отражают полицикличность годичной динамики роста побегов древесных растений умеренного климата, при которой рост побега на протяжении вегетационного периода возобновляется несколько раз. В этом случае годичный побег состоит из двух или большего числа элементарных побегов, причем один из элементарных побегов может быть вегетативным, а другой генеративным. Полициклический тип роста в течение одного вегетационного периода можно наблюдать и у травянистых растений, имеющих побеги с короткими междоузлиями (розеточные побеги) или с горизонтальным направлением роста.

Л. Е. Гатцук (1974) в качестве конструктивного элемента рассматривала моноподиальный или одноосный побег. Данная конструктивная единица соответствует вегетативному побегу в его классическом понимании. Следует отметить, что временные границы существования моноподиального побега, в отличие от годичного и элементарного, не определены и варьируют у разных видов.

И. Г. Серебряков (1952), W. Troll (1969) в качестве одного из вариантов годичного побега рассматривали цветonoсный побег (нем. Blütentrieb). В данном сообщении мы будем вместо термина «цветonoсный побег» использовать

термин «генеративный побег». У древесных растений понятие генеративный побег И. Г. Серебряков распространял как на побеги с листьями срединной формации, так и без них, как с верхушечными соцветиями (виды рода *Malus*, *Pyrus*), так и с пазушными (виды рода *Euonymus*).

Для описания побегового тела травянистых растений И. Г. Серебряков (1952) предложил термин «монокарпический побег», тождественный понятию модуль, предложенному зарубежными исследователями (Halle et al., 1978). При выделении монокарпических побегов ритмологический критерий также используется, но акцент делается на характере завершения каждого ростового цикла: временная остановка роста или расходование меристемы на образование цветка или соцветия. У многолетников с ди-, три- и полициклическими побегами монокарпический побег представляет собой комплекс, состоящий из сменяющих друг друга вегетативных побегов и генеративного побега. При формировании моноциклических побегов границы генеративного и монокарпического побега совпадают. И. Г. Серебряков понятие «монокарпический побег» не распространял на побеги, у которых апикальная меристема не переходит в репродуктивное состояние и сохраняет способность к дальнейшему апикальному росту, а соцветия занимают пазушное положение. Такие побеги называют поликарпическими (Василевская, 1957).

Ритмичность ветвления побегов

Для характеристики ритмологических вариантов ветвления D. Müller-Doblies и F. Weberling (1984) предложили классификацию, которая основывается на длительности покоя пазушных почек и соотносится с сезонностью климата. Эта классификация наиболее полно учитывает особенности строения и динамики формирования побегов и побеговых систем растений умеренного климата.

Силлепсис – развитие боковых побегов происходит одновременно с развитием материнского побега из почек (или меристем), не имеющих состояния покоя (Späth, 1912; Müller-Doblies, Weberling, 1984). Итеративное ветвление представляет собой один из вариантов силлептического ветвления. У травянистых растений умеренной зоны силлепсис распространен гораздо шире, чем у древесных видов. У однолетних растений все побеговое тело в основном образуется в результате именно этого варианта ветвления.

Пролепсис – боковые побеги развиваются в том же сезоне, что и материнский побег, но после непродолжительного периода покоя. Для древесных растений умеренной зоны пролептическое ветвление не характерно, происходит нерегулярно и обычно обусловлено повреждением растений или резким изменением условий внешней среды. У травянистых растений, относящихся к многолетникам с озимыми моноциклическими побегами, рост побегов из почек возобновления, заложившихся в начале лета, начинается в середине июля, иногда в августе и сентябре.

Каталепсис – развитие боковых побегов происходит из почек (почки регулярного возобновления) после периода покоя, причем лишь на следующий год весной после того, как образовался материнский побег.

Весенний рост побегов из верхушечных и пазушных почек является основным типом побегообразования для всех растений умеренной зоны.

Для обозначения специфики побегов и систем побегов, образующихся из спящих почек, мы предлагаем понятие гипнолеписис. *Гипнолеписис* – развитие побегов происходит из почек, у которых видимый внешний покой продолжается более одного года. Данный вариант ветвления в наибольшей степени характерен для древесных растений, а также для травянистых растений, имеющих многолетние осевые органы, – корень, каудекс, корневище.

В работах F. Hallé, R. A. A. Oldeman, P. V. Tomlinson (1978) под пролеписисом понимается любой вариант развития боковой почки с периодом покоя, вне зависимости от длительности покоя почки и независимо от соотношения этого развития с сезонностью климата. Эти варианты можно разграничить по строению проксимального участка побега. У силлептических побегов гипоподий, как правило, бывает длинным, а профиллы хорошо развиты, зеленые. У пролептических побегов нижние метамеры всегда имеют короткие междоузлия, чешуи или мелкие зеленые листья.

Силлептическое и пролептическое ветвление (в узком смысле) лежит в основе формирования такого понятия как разветвленный годичный побег.

Необходимость введения ритмологического критерия при проведении сравнительно-морфологического анализа диктуется тем, что побеги и системы побегов, образующиеся в результате разных ритмологических вариантов ветвления, подчиняясь общим принципам организации, имеют свои структурные и функциональные особенности. Так, например, у деревьев наиболее мощные боковые побеги, развивающиеся из почек регулярного возобновления, приурочены к дистальной части материнского побега (акротония), а силлептические побеги нередко располагаются в медианной части материнского побега (мезотония). У листопадных деревьев умеренной зоны спящие почки в основном приурочены к проксимальной части элементарных побегов, а развивающиеся из них побеги стремятся принять ортотропное направление роста. Для голосеменных характерно большее разнообразие вариантов расположения спящих почек. У травянистых растений, например, *Nepeta transiliensis* побеги, формирующиеся из почек возобновления или из спящих почек, различаются по строению и входят в состав разных корневищных модулей (Черемушкина и др., 2023).

В данной работе мы обращаем внимание на специфику силлептического ветвления. Особенности структуры и синхронность развития главного побега и его боковых силлептических побегов дают основание рассматривать их не как отдельные самостоятельные элементарные побеги, а как составные элементы единого разветвленного элементарного побега, образующегося за один цикл роста (Михалевская, 2002). В вегетативной сфере развитие силлептических побегов обычно происходит в акропетальной последовательности, но снятие апикального доминирования может инициировать их образование в базипетальной последовательности. Силлептические побеги могут представ-

лять собой удлиненные или укороченные побеги, участвовать в формировании скелетных осей, колючек, усиков, их образование приводит к увеличению фотосинтезирующей поверхности и может способствовать вегетативному размножению и захвату территории. В генеративной сфере силлептическое ветвление лежит в основе формирования соцветия, которое наряду со стеблем, листьями и почками входит в состав генеративного побега, т.е. является его частью. В зависимости от строения и положения соцветия в системе генеративного побега, динамики формирования и отмирания можно выделить два основных типа генеративных побегов, помимо которых существуют уклоняющиеся и переходные формы (Костина, 2005).

Генеративные побеги с синфлоресценцией. Образование ФЕ (флоральной единицы) ведет к снятию апикального доминирования, прекращению моноподиального нарастания и нередко вызывает развитие паракладиев (побегов обогащения) в базипетальной последовательности (Кузнецова, Тимонин, 2017). ФЕ может представлять собой терминальный или пазушный цветок или более сложную структуру – тирс, кисть или ее производные – зонтик, головку и т.д. обычно с акропетальным порядком распусканием цветков. После цветения и плодоношения, как правило, отмирает вся система цветоносных осей вплоть до почек возобновления.

Генеративные побеги с интеркалярными (пазушными) соцветиями. После образования в акропетальной последовательности пазушных цветков или пазушных соцветий верхушечная меристема генеративного побега сохраняет способность к дальнейшему апикальному росту. В конце вегетационного сезона отмирают только пазушные цветоносы, а ось побега вместе с почками входит в состав многолетней осевой системы растения.

У полудревесных и травянистых растений ортотропно ориентированные генеративные побеги, вне зависимости от принадлежности к первому и второму типу, отмирают до почек возобновления, находящихся в приземной слое или в почве. Принадлежность ко второму типу хорошо заметна только у растений с розеточными и горизонтально растущими побегами. Образование односезонных генеративных побегов происходит в том случае, когда в системе генеративного побега не формируются почки возобновления.

Заключение. За иерархией конструктивных элементов сложной побеговой системы скрывается иерархическая система соподчиненных ростовых циклов, описываемых различными модификациями одновершинной «биологической кривой» (Юрцев, 1976). Использование ритмологического критерия при выделении модулей-побегов, изучение закономерностей преобразования «биологической кривой» позволяет выявлять специфику приспособлений растений разных жизненных форм к условиям произрастания и модусы их трансформации. Адаптации, включая длительность и сроки цветения, происходят на всех уровнях организации и разными путями, в том числе и изменением ритма развития любого модуля-побега или его части. Признаки побегов, в том числе и генеративных, с

учетом строения не только системы цветоносных осей, но и их вегетативной зоны, лежат в основе внутриродовой систематики ряда таксонов растений умеренной зоны (Кузнецова, Тимонин, 2017; Зайченко, Зернов, 2021).

Все используемые в биоморфологии термины и понятия многозначны, что затрудняет понимание и восприятие научного текста, проведение сравнительно-морфологических сопоставлений. Так, например, генеративными побегами называют конструктивные элементы, образовавшиеся из почек возобновления (семян или туррионов), монокарпические побеги разной цикличности, а также побеги обогащения и пазушные соцветия, сформировавшиеся в результате силлептического ветвления. Поэтому при использовании биоморфологических терминов необходимы дополнительные уточнения в каком объеме их понимает тот или иной исследователь.

Библиографический список

Василевская В. К. Особенности ветвления хлопчатника предельного и непредельного типа // Труды ин-та земледелия АН Туркм. ССР. Т. 1. Ашхабад. 1957. С. 1–24.

Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968–978.

Зайченко С. Г., Зернов А. С. Биоморфология в таксономии растений, на примере кавказских *Minuartia* s.l. (Caryophyllaceae) // Журн. общ. биол. 2021. Т. 82. № 5. С. 368–381.

Костина М. В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 188–208.

Кузнецова Т. В., Тимонин А. К. Соцветие: морфология эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 183 с.

Михалевская О. Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М.: МПГУ, 2002. 66 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 7. С. 923–938.

Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Батыгина Т. Б., Шорина Н. И., Савиных Н. П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учеб. для вузов. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.

Тимонин А. К. Ботаника: в 4 т. Т.3. Высшие растения: учебник для высш. учеб. заведений. М.: Издательский центр «Академкнига», 2007. 352 с.

Чермушкина В. А., Астащенко А. Ю., Комаревцева Е. Л., Гусева А. А. Развитие и архитектура корневища *Nepeta transiliensis* (Lamiaceae) // Известия РАН. Серия биологическая. 2023. В печати.

Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической эволюции растений. М.: Наука, 1976. С. 9–44.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York. Springer Verlag, 1978. 441 p.

Müller-Doblies D., Weberling F. Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitr. Biol. Pfl. 1984. Bd. 59. № 1. Pp. 121–144.

Späth H. L. Der Johannistrieb. Berlin. 1912. 91 p.

Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. Bd. 2. 630 p.

УЧЕНИЕ О ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РОЛИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ

Е. И. Курченко, Ф. А. Маслов

*Московский педагогический государственный университет,
kurchenko@inbox.ru, fyodormaslov@yandex.ru*

Анализ исследований об участии жизненных форм растений в структуре фитоценозов показал их важное значение, как эдификаторов и со-эдификаторов, их связи с условиями среды и как показателей флорогенеза конкретного района. Обоснованы перспективы развития исследований жизненных форм в растительных сообществах

Ключевые слова: жизненная форма растений, спектр жизненных форм, индикатор среды.

THE DOCTRINE OF THE PHYTOCENOTIC ROLE OF PLANT LIFE FORMS: HISTORY OF STUDY, CURRENT STATE AND DEVELOPMENT PROSPECTS

E. I. Kurchenko, F. A. Maslov

Moscow State Pedagogical University

Analysis of studies on the participation of plant life forms in the structure of phytocenoses showed their importance as edificators and co-edificators, their relationship with environmental conditions and as indicators of the florogenesis of particular area. Prospects for the development of studies of life forms in plant communities are substantiated.

Keywords: life form of plants, spectrum of life forms, environment indicator.

История изучения жизненных форм (ЖФ), создания классификаций и направлений исследований имеет длинную историю, детальный анализ которой изложен в трудах И. Г. Серебрякова (1962, 1964), Т. И. Серебряковой (1972), Л. М. Шафрановой и др. (2009). В начале XX века морфологи стали обращать внимание на значение ЖФ в составе растительных сообществ. Так Х. Раункиер, исследовавший биологические типы растений, как индикаторы климата, пришел к мысли о значении их в функционировании растительных

сообществ. Он считал, что каждое сообщество должно отличаться биологическим спектром и доминант оказывает значительное влияние на функционирование других биологических типов фитоценоза. В работе 1909 г. «Учение о формации и формационная статистика» (Raunkiaer, 1909) он разработал метод анализа растительных формаций, имея в виду крупные сообщества (лес, луг, вересковая пустошь), путем заложения 50 площадок по 0,1 м², на которых фиксируются все виды и биологические типы, и далее подвергаются статистической обработке.

Х. Гамс (Gams, 1918) считал изучение ЖФ в фитоценозах надежным средством экологической оценки местообитаний. Ф. Е. Клементс (Clements, 1928) отмечал, что доминанты и содоминанты служат индикаторами условий обитания.

Большое значение изучению ЖФ придавал Б. А. Келлер (1933) и отмечал, что выяснение их роли дает более глубокое представление как о строении растительных сообществ, так и об истории развития данного типа растительности. Известный зоолог Д. Н. Кашкаров (1938) считал, что доминирование и соотношение ЖФ в растительных сообществах важнее по сравнению со значением видового состава для понимания функционирования фитоценозов. О большом фитоценологическом значении ЖФ в составе синузий писал Е. М. Лавренко (1959).

Глобальную биосферную и биогеоценозообразующую роль ЖФ придавал Г. М. Зозулин (1968). Он считал, что учение о ЖФ находит применение в учении о биосфере В. И. Вернадского и учении о биогеоценозах В. Н. Сукачева. В биосферном плане ЖФ фитоценозов и биоценозов могут быть эталонами накопления биомассы и энергии на единицу площади. Также они упрощают проблему математического моделирования, т. к. снижают стохастичность (т. е. случайность) поведения элементов, которая происходит при использовании видовых популяций. «ЖФ могут стать научной основой рационального преобразования биосферы!» – считал Г. М. Зозулин.

И. Г. Серебряков (1962, 1964) неоднократно отмечал важность изучения ЖФ в различных фитоценозах, как способствующее более глубокому познанию структуры, динамики, исторического развития растительных сообществ и их взаимосвязи со средой. В 50-х гг. XX века Иван Григорьевич под влиянием работ Х. Раункиера о биологических спектрах растительности разных климатических зон впервые проанализировал особенности ботанико-географического распространения основных групп ЖФ покрытосеменных и получил сравнительные данные об их составе в зональных типах растительности от тундр Таймыра до полупустынь Прикаспия (Серебряков, 1954). Выявленные закономерности участия ЖФ в составе растительности привели к выводу об условиях становления ЖФ. Так, полукустарники, стержнекорневые и дерновинные травянистые многолетники могли развиваться под влиянием комплекса и полупустынно-степных, и арктических условий.

В XX в. в СССР проводились планомерные исследования флоры и растительности страны, которые включали изучение ЖФ. Достаточно полно они

были исследованы в разных ботанико-географических зонах и созданы оригинальные классификации. Например, для еловых лесов таежной зоны В. Н. Сукачевым (1928), для степной растительности В. В. Алехиным (1926, 1934), позже М. С. Шалытом (1955). Изучению ЖФ растений в лесостепной и степной зонах посвящены работы В. Н. Голубева (1965, 1972). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана с детальной характеристикой ЖФ, отражающих комплекс специфических условий обитания, представлена в монографии Е. П. Коровина (1961, 1962). Жизненные формы степей и пустынь Центрального Казахстана исследованы сотрудниками БИН АН СССР; результаты изложены в труде «Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана» (1969). Исследования Арктики и Субарктики выполнены под руководством Б. А. Тихомирова (1962), флоры и растительности высокогорий Памира – К. В. Станюковичем (1949) и А. П. Стешенко (1971).

Как следует из перечня указанных фундаментальных работ, они посвящены изучению ЖФ в составе крупных формаций растительности природных зон, но сведения о роли ЖФ в структуре конкретных фитоценозов, их динамике, связи со средой и историческом развитии ограничены. Из глубоких исследований в этом направлении отметим работы Т. Г. Полозовой (1978, 1981, 1983, 1994, 2003), А. Д. Булохова (2004а, б), Л. Е. Гатцук (2010), И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной (2010, 2011, 2017, 2022), Е. М. Олейниковой (2014).

Т. Г. Полозова исследовала состав ЖФ сообществ тундровой зоны Таймыра, Западной Чукотки и о. Врангеля и преследовала разные цели. Прежде всего, она создала классификацию ЖФ применительно к растительности арктической зоны с полным описанием каждой ЖФ (Полозова, 1978). Для выявления географических тенденций в изменении состава ЖФ, Т. Г. Полозова составила спектры ЖФ в зональных и интразональных сообществах Таймыра, где хорошо выражены южные, типичные и арктические тундры и полярные пустыни, и выявила, что закономерности доминирования ЖФ в этих сообществах связаны с эколого-ценотическими факторами: условиями увлажнения, мощности снегового покрова, глубины оттаивания почвы и др. (Полозова, 1981). Интересна с флорогенетической точки зрения работа об особенностях структуры реликтовых степных сообществ Западной Чукотки. Эти сообщества обнаруживают сходство по составу жизненных форм со степями Забайкалья и Северной Монголии и показывают их флорогенетическую связь.

Изучена динамика ЖФ в циклических микросукцессиях, характерных для арктических тундр о. Врангеля (Полозова, 1994а), которая обусловлена их мозаичным строением. Это строение определяется криогенным растрескиванием грунта в период низких температур, сухостью, действием ветровой и снежной эрозии. На примере других экотопов тундростепного южного склона горы Сомнительной там же на о. Врангеля автор определила экологический и фитоценотический оптимумы ЖФ (Полозова, 1994б).

В 2003 г. на XI съезде Русского ботанического общества (Новосибирск–Барнаул) Т. Г. Полозова подвела итоги изучения ЖФ как фактора структуры растительных сообществ южных гипоарктических тундр в Западной Чукотке. Она изучила структуру ЖФ в 18 сообществах на контрастных биотопах, которые включали равнинные тундровые кустарниковые, горнотундровые мезоксерофитные кустарничковые, ксерофитные степные, мезоксерофитные луговинные, долинные нивальные и др. Анализ показал, что в сообществах, принадлежащих к одному классу экотопов, имеются сходные соотношения ЖФ в спектрах, тогда как состав доминирующих видов, участие в общем покрытии резко отличаются. Например, в степных сообществах при почти полном сходстве спектров ЖФ, отличаются ЖФ доминантов: в одном сообществе доминирует длиннокорневищно-кустовая *Carex duriuscula*, в другом плотнодерновинная *C. pediformis*. Или в горных тундрах доминирует одна и та же ЖФ, но представленная разными видами.

Большой интерес представляет также работа Т. Г. Полозовой (2004) о распределении биоморф вдоль градиента нивальности. На профиле 250 м, начиная от берега и далее с пересечением склона высотой 35 м., автор установила 5 групп экотопов в соответствии с мощностью снегового покрова и длительностью вегетационного периода, когда мезоклиматическим фактором выступает солнечный нагрев и действие ветра. В I группе с мощностью снега более 5 м вегетационный период длится 40–70 дней, во II – 5–2,5 м и периодом вегетации 80–90 дней, в III – 2,5–0,4 м и 100–110 дней, в IV – 0,3–0 м и 100–120 дней, в V – 0 м и 120 дней. Выяснилось, что стержнекорневые травы имеют 3 максимума в I – 42%, V – 36% и в IV – 50%; длиннокорневищные травы более менее равномерно представлены во всех группах (15–20%), но меньше всего их в IV и V группах. Короткорневищные максимально представлены в I и V группах (44% и 35% соответственно).

Итак, проведенные исследования Т. Г. Полозовой можно рассматривать как подтверждение предвидения И. Г. Серебрякова о важном фитоценоотическом значении ЖФ в различных ценозах для познания структуры, динамики, связи со средой и истории развития растительных сообществ.

Глубокие исследования спектров ЖФ травяной растительности в климатически однородном районе проведены А. Д. Булоховым (2004). Они четко показали распределение сообществ по градиенту влажности. Это позволило автору придать спектрам ЖФ значение индикаторов местообитания. При нарастании сухости почвы степень участия ЖФ изменяется от длиннокорневищных и рыхлодерновинных к стержнекустовым. Эти данные соответствуют выводам Л. И. Казакевича (1922), И. Г. Серебрякова (1954), И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной (2017). При увеличении влажности или аэрации почвы в верхних горизонтах почвы в широколиственных лесах увеличивается доля гипогегенных длиннокорневищных трав. Например, анализ спектров ЖФ сообществ 7 союзов травянистой растительности показал, что при нарастании сухости почвы происходит сокращение доли участия длиннокорневищных поликарпических трав с 43,4% в крупноосоковых лугах до 11% в остепнен-

ных лугах. В средних условиях увлажнения сообщества союзов занимают промежуточное положение. В этих синтаксонах возрастает доля участия рыхлодерновинных и стержнекорневых ЖФ. Таким образом, союзы выступают индикаторами определенных градаций градиентов влажности. В спектрах ЖФ мезофильных широколиственных лесов преобладают длиннокорневищные (21–33%) и короткокорневищные (16–30%) травы.

Разные аспекты анализа участия ЖФ в луговых ценозах проведены И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной. Объектом изучения были Залидовские луга Калужской области. В результате длительного мониторинга (1965–2012) авторы выявили состав, структуру и динамику ЖФ, установили их связь с половодьем и антропогенным воздействием, а также динамику при демутации растительности (Ермакова, Сугоркина, 2010, 2011, 2017, 2022). На площади лугов более 200 га описаны 12 типов растительности с общим числом в 200 видов цветковых растений и выделены 35 групп ЖФ (Ермакова, Сугоркина, 2011). Анализ показал, что 74,5% флористического состава луга составляют виды, имеющие одну ЖФ, остальные 26,5% характеризуются несколькими ЖФ. В общем спектре ЖФ луговой растительности преобладают стержнекорневые растения (19,6%), затем длиннокорневищные (13,3%); достаточно многочисленна группа одно-двулетников (12,5%) и короткокорневищных (11,4%) трав. Остальные группы ЖФ представлены одним–двумя видами. Мониторинг показал поддержание разнообразия и стабильности состава ЖФ.

Проведены исследования влияния экологических условий на спектры ЖФ на 3-х участках склона 4 м глубиной – верхнем, среднем и нижнем в центральной части поймы. Они образуют экологический ряд по увлажнению. Среднее число ЖФ сокращается сверху склона вниз в связи с увеличением влажности. Например, на вершине гривы число ЖФ составляло 9,1; в нижней части – 7,6; в средней части – 8,5. На всех участках склона в верхней, средней и нижней частях доминировали длиннокорневищные растения, которые составляли $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ от числа видов. На верхнем участке склона велико участие стержнекорневых растений. В средней части преобладали короткокорневищные и корневищно-рыхлокустовые, а в нижней части длиннокорневищные и наземно-ползучие травы (Ермакова, Сугоркина, 2010).

На этих же участках исследовано влияние выпаса на состав ЖФ. Выпас в верхней части привел к увеличению роли длинно- и короткокорневищных растений и снижению участия стержнекорневых растений, которые вновь восстановились после прекращения выпаса и установления сенокосного режима. В средней и нижней частях склона после отмены выпаса увеличилось участие длиннокорневищных и стержнекорневых растений.

Сравнение спектров ЖФ на этих участках в обычные годы и в годы с половодьями и затоплением участка показало, что в годы половодий увеличивается проективное покрытие кистекокорневых и наземно-ползучих растений, а также длиннокорневищных и рыхлокустовых ЖФ и уменьшается участие стержнекорневых, плотнодерновинных и корневищно-рыхлокустовых растений (Ермакова, Сугоркина, 2017).

Исследовано участие 26 видов ЖФ при восстановлении растительности на 15 подстожиях – нарушенных участках луга, которые образуются после снятия стогов. Наиболее многочисленными и стабильными на всех подстожиях оказались стержнекорневые растения, менее – корневищно-кустовые, затем рыхлокустовые. Доминанты других ЖФ встречались реже и оставались в травостое на короткие сроки. Позже всех восстанавливались наземноползучие растения (Ермакова, Сугоркина, 2022).

На страницах сборника, содержащего материалы докладов Всероссийской научной конференции «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера», прошедшей в 2010 г. на базе Вятского государственного гуманитарного университета, содержится статья Л. Е. Гатцук «Опыт применения спектров ЖФ при характеристике сообществ». По глубине содержания статью можно рассматривать как программно-методическую с разработкой методики сбора и анализа материала при исследовании роли ЖФ в составе растительных сообществ и познания исторического пути их развития.

В основе метода лежат геоботанические описания, где для каждого вида отмечаются обычные параметры и в колонке справа характер ЖФ. Для анализа полученных данных о ЖФ Людмила Евгеньевна разработала метод построения спектров ЖФ в виде круговой диаграммы с концентрическими кругами, отражающими определенный признак и секторами по числу видов. В центральном круге изображены подземные органы, характерные для каждого вида, а в наружном – надземные органы. Секторы внутреннего и внешнего круга отражают реальные ЖФ растения. Предложенный метод позволяет выявить количество ЖФ, увидеть наиболее представленные ЖФ, происхождение корневищ и др.

Этот метод Л. Е. Гатцук использовала для понимания происхождения и расселения видов копеечников (род *Hedisarum* L., сем. Fabaceae), которые были объектом ее изучения в 70-х гг. XX века. В центре Саян – в Агульских Белках, происходит стык Западных и Восточных Саян и стык ареалов двух видов копеечников – *Hedisarum austrosibiricum* с крайней восточной границей ареала и *H. inundatum* с западной границей ареала. Первый обитает на альпийских и субальпийских лужайках с мелкоземистым субстратом, второй – в горно-тундровых сообществах на сырой торфянистой почве. Жизненные формы видов длиннопобеговые, отличаются подземными органами: растения первого вида стержнекорневой с клубневидными утолщениями, второй – длиннокорневищно-стержневой. Л. Е. Гатцук провела анализ жизненных форм всех видов фитоценоза красочного альпийского луга с участием *H. austrosibiricum* и горно-тундровой группировки с участием *H. inundatum*, используя метод круговых диаграмм. Следуя пониманию жизненных форм Серебряковых, как показателей экологической обстановки участков, оказалось, что по признакам жизненной формы растения *H. austrosibiricum* не совпадают с жизненными формами растений, растущими вокруг, что говорит в пользу гипотезы об относительно недавнем его расселении на восток Саян. Та же ситуация обнаружилась и с *H. inundatum*, удлиненные подземные побеги кото-

рого не вполне соответствуют современным условиям его существования и свидетельствуют о недавнем его расселении на запад Саян. В заключение статьи Людмила Евгеньевна отметила, что опыт применения этого метода показал важность при трактовке материала использования знаний об экологических свойствах видов, районах их обитания, сведениях исторической геологии, геоморфологии, исторической климатологии и гипотезы о флорогенезе в этом районе.

Из работ, посвященных отдельным жизненным формам травянистых растений, обратим внимание на работы Е. М. Олейниковой (2014а, б), посвященные исследованию (биоморфологии и популяционно-онтогенетическим особенностям) одной – стержнекорневой ЖФ в Воронежской области. Состав стержнекорневых растений во флоре области включает 660 видов, что составляет 30% от всей флоры. На основании изучения структуры подземных органов и надземных побегов Е. М. Олейникова создала классификацию ЖФ, содержащую 12 подтипов. Анализ эколого-ценотической приуроченности ЖФ позволил выявить 244 ценотически верных вида, которые включают лесные (8 видов), луговые (25 видов), степные (40 видов), приуроченные к засоленным лугам (16 видов) и степям (23 вида), меловым (69 видов) и песчаным (54 вида) субстратам. Из них только 133 вида являются облигатными.

Итак, результаты изучения фитоценотической роли ЖФ травянистых растений в понимании И. Г. Серебрякова, где в основе классификации лежит продолжительность жизни растений и структура скелетных осей побеговых систем в их развитии, показали связь ЖФ с условиями среды, включая экстрасреды (климатические: температура, продолжительность солнечной радиации, ветер; эдафические: засоление, влажность, минеральный состав); сохранение исторической памяти об условиях формирования ЖФ (генетический код) при поселении в чуждые им зонально-климатические или горные формации; адаптации к фитоценотическим отношениям; способность ЖФ к лидирующим позициям в структуре фитоценозов; лабильность состава (спектров) при изменении влажности почвы и изменении режима жизни – смена сенокоса выпасом; в целом, поддержание стабильности и разнообразия состава в фитоценозах. Развитие онтогенетически-популяционного направления исследований и решения вопросов популяционной стратегии видов послужило основанием для привлечения новых синтетических фитоценотических подходов к классификации ЖФ (Шорина, 1994; Черемушкина, 2004 и др.)

Переходя к вопросу о перспективах исследования ЖФ в растительных сообществах, напомним, что Б. А. Юрцев (1976) в статье «Жизненные формы – один из узловых объектов ботаники» отмечал необходимость изучения состава ЖФ растений, образующих фитоценоз и обосновал перспективы развития этого направления. Перечислим его предложения и дополним другими.

– Необходимо познание структуры ЖФ зональных фитоценозов: ярусность ЖФ в пространстве и во времени, основные доминанты эдификаторных синузий.

– Жизненные формы могут лечь в основу выделения формаций, особенно в полидоминантных сообществах. Переход классификаций к доминантным типам ЖФ позволит сравнивать фитоценозы, как *типы фитоценологических структур*.

– Разработать специальную *фитоценологическую классификацию ЖФ*, в которой структурные признаки оценивались бы по фитоценологической значимости: вертикальные размеры особей, пространственная структура особи в надземной и подземной сфере, степень вегетативной подвижности, плотность побегов и корней.

– Разработать экологический ареал ЖФ (Булохов, 2004), как показатель условий среды.

– Разработать среднестатистический спектр ЖФ для отдельных формаций (тундры, лес, луг, степь, пустыня и др.).

– Оценить состав ЖФ в конкретных биотопах, ландшафтных зонах и биогеографических регионах (Алеев, 1986).

– Важно изучение подземных органов и их классификация: подземные части способствуют удержанию особью площади обитания, а масса подземных органов превышает массу надземных (Зозулин, 1961).

– Оценка ЖФ как эталона накопления биомассы и энергии на единицу площади (Зозулин, 1961).

– Сравнительное изучение отдельных ЖФ и фитоценозов с доминированием 1–3 ЖФ современными методами функциональной фитоценологии.

– Развитие учения о ЖФ на качественно новом уровне, который соответствует современному системно-синтетическому мировоззрению: ЖФ как патерны организации (Кирпотин, 2004).

– Изучение ЖФ должно войти в обязательный раздел при геоботанических описаниях (Келлер, 1933; Серебряков, 1964).

Библиографический список

- Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1980. 423 с.
- Алехин В. В. Современное состояние вопроса о классификации русских степей // Дневник Всес. съезда ботаников в Москве в январе 1926 г. М., 1926.
- Алехин В. В. Центральночерноземные степи. Воронеж, 1934. 96 с.
- Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Л: Наука, 1969. 336 с.
- Булохов А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: БГУ, 2004. 245 с.
- Булохов А. Д., Семенщеников Ю. А. Спектры жизненных форм И. Г.Серебрякова и экоморф как индикаторы местообитаний растительных сообществ // Тр. VIII межд. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И. Г. и Т. И Серебряковых. М., 2004. С. 43–44.
- Гатцук Л. Е. Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 55–66.
- Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 287 с.

Голубев В. Н. Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 6. С. 72–80.

Ермакова И. М. Динамика доминантов разных жизненных форм при демуляции растительности на Залидовских лугах реки Угры Калужской области // Биоморфология растений: традиции и современность: материалы Междунар. научн. конф. (г. Киров, 19–21 октября 2022 г.). Киров: ВятГУ, 2022. С. 440–445.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Динамика спектров жизненных форм растений пойменных лугов // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. научн. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 212–219.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Жизненные формы растений Залидовских лугов Калужской области // Ботан. журн. 2011. Т. 96 (3). С. 316–341.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. Часть 4. М., 2017. 245 с.

Зозулин Г. М. Система жизненных форм высших растений // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 3–20.

Зозулин Г. М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Проблемы экологической морфологии растений. Тр. МОИП. 1976. Т. 42. С. 45–54.

Казакевич Л. И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. I. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников // Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытной станции. 1922. Т. 3. Вып. 3, 4. С. 99–117.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.–Л., 1938. 601 с.

Келлер Б. А. Об изучении жизненных форм при геоботанических исследованиях // Советская ботаника. 1933. № 2. С. 39–44.

Кирпотин С. Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации // Тр. VIII межд. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И Серебряковых. М., 2004. С. 121–122.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН Узб. ССР, 1961. Кн. 1. 449 с.; 1962. Кн. 2. 549 с.

Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. 1959. Т. 1. С. 13–78.

Олейникова Е. М. Стержнекорневые травы Юго-Востока Средней России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2014а. 43 с.

Олейникова Е. М. Онтоморфогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Воронеж, 2014б. 366 с.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 114–143.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах таймырской тундры // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 265–281.

Полозова Т. Г. Состав биоморф и некоторые особенности структур реликтовых степей сообществ Западной Чукотки // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1503–1512.

Полозова Т. Г. Анализ биоморфного состава растительности южного склона горы Тундростепной (южный макросклон гор Сомнительных) // Арктические тундры острова Врангеля. 1994а. Вып. 6. С. 168–190.

Полозова Т. Г. Структура растительности и некоторые особенности динамики пятнистых тундр южной приморской равнины острова Врангеля // Арктические тундры острова Врангеля. 1994б. Вып. 6. С. 222–255.

Полозова Т. Г. Биоморфы как фактор структуры растительных сообществ южных гипоарктических тундр (Западная Чукотка) // Ботанические исследования в Азиатской

России: материалы XI съезда Русск. ботан. об-ва (18–22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 2. С. 434–435.

Полозова Т. Г. Распределение биоморф вдоль градиента нивальности в кальцефитных тундрах на юго-востоке Чукотского полуострова // Тр. VIII межд. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И Серебряковых. М., 2004. С. 199–200.

Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Уч. записки Моск. гор. педагогич. ин-та им. В. П. Потемкина. М., 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 21–89.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.-Л.: Наука, 1964. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. М., 1972. С. 84–169.

Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира. М.: Географиз, 1949. 159 с.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества. М.: «Новая деревня», 1928.

Тихомиров Б. А. Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики // Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии: проблемы ботаники. М., Л.: 1962. Вып. 6. С. 182–197.

Черемушкина В. А. Подходы к классификации жизненных форм растений // Конструкционные единицы в морфологии растений: материалы X школы по теоретической морфологии растений (Киров, 2–8 мая 2004 г.). Киров, 2004. С. 115–121.

Шалыт М. С. Система жизненных форм степных растений // Уч. записки Таджикского ун-та. 1955. Т. 6. Вып. 1. С. 47–55.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и её влияние на развитие экологии. М., 2009. 85 с.

Шорина Н. И. Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 8–9.

Шорина Н. И., Фёдорова Л. В. Биологические типы растений Х. Раункиера (по работе 1905 года) // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. научн. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 19–31.

Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9–44.

Clements F. E. Plant succession and plant indicators. 1928.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Ges. in Zürich, 1918. 63 s.

Raunkiaer G. Formationsundersøgelse og Formationsstatistik. Botanisk Tidsskrift. XXX, 1909–10. In: The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА РАСТЕНИЙ: ИСТОРИЯ И СУДЬБА

И. А. Коновалова, Н. П. Савиных
Вятский государственный университет,
S-dulcamara@yandex.ru, savva_09@mail.ru

В работе показана история становления понятия «жизненная форма» с момента введения этого термина применительно к растениям до современной его интерпретации. Отмечено, что жизненная форма – это отражение не только прошлых и современных условий среды на растение, но и будущих, которые могут возникнуть у потомков.

Ключевые слова: *Solanum dulcamara*, жизненная форма, биоморфа, экобиоморфа, онтобиоморфа, поливариантность развития.

THE LIFE FORM OF PLANTS: HISTORY AND FATE

I. A. Konovalova, N. P. Savinykh
Vyatka State University

The paper shows the history of the formation of the concept of «life form» from the moment of the introduction of this term in relation to plants to its modern interpretation. It is noted that the life form is a reflection not only of past and present environmental conditions on the plant, but also of future ones that may arise in descendants.

Keywords: *Solanum dulcamara*, life form, biomorph, ecobiomorph, ontobiomorph, polyvariance of development.

Сущность понятия «жизненная форма» у растений со времён Е. Варминга (Warming, 1884) постоянно переосмысливалось и уточнялось при появлении новых фактов и изменения научной картины мира.

И. Г. Серебряков, основатель учения о жизненных формах, вкладывал в смысл представления об этой важнейшей особенности растения специфику развития и строения растений в онтогенетическом и эволюционном аспектах. В его (Серебряков, 1962, с. 69) понимании «жизненная форма – своеобразный облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы) возникший в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически этот габитус развился в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям».

Т. И. Серебрякова (1972), обсуждая это понятие, уточнила представление об основной жизненной форме как габитусе особей вида в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии, подчеркнув еще раз важнейшую особенность растений к смене внешнего облика в ходе

индивидуального развития. Она отмечала, что при любом сравнении биоморф, особенно близкородственных видов, можно учитывать особенности строения только зрелых генеративных растений.

Термин «биоморфа» в качестве синонима «жизненной формы» ботаники активно используют вслед за А. П. Хохряковым (1981), понимая под ним форму, которая присуща растительному организму.

Степень адаптации растений характеризует определение Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1965, с. 25), которые вместо «жизненной формы» впервые использовали в своих работах понятие «экобиоморфы» как «типовой адаптационной организменной системы, существующей в определенных условиях среды». М. Т. Мазуренко (1986, с. 29) этим термином обозначала «экологически обусловленные формы в пределах одного и того же вида».

Жизненные формы в определенных онтогенетических состояниях описаны М. Т. Мазуренко (1986) и А. П. Хохряковым (1981) как «онтобиоморфы», понимая под ними дискретные структуры, формирующиеся в ходе онтогенеза особи.

Таким образом, к концу прошлого века было установлено, описано и осознано изменение внешнего облика растений под воздействиями внешних и внутренних факторов, о чем писал еще И. Г. Серебряков (1966).

Более того, в конце жизни под его диктовку Т. И. Серебрякова записала почти философское определение жизненной формы – внешний облик растений, сформировавшийся под воздействием... В нем особенно остро подчеркнуто, что жизненная форма отражает не только современные, но и прошлые условия существования особей вида. Расширению и развитию этого тезиса способствовали исследования жизненных форм во многих крупных таксонах цветковых растений, особенно при определении исходных (первичных) признаков в трансформациях габитусов растений (Серебрякова, 1974; Савиных, 2000; Черемушкина, 2001; Курченко, 2002; Татаренко, 2007; Османова, 2009; Гетманец, 2011 и др.).

Наши исследования посвящены выявлению поливариантности развития паслена сладко-горького (*Solanum dulcamara* L.) для определения механизмов адаптации растений к биотопам с различным режимом увлажнения.

Это один из представителей древнейшего рода *Solanum* L., возникшего около 82–86 млн. лет назад (Wikstom et al., 2001; Magallon, 2004), с центром генетического разнообразия в Южной Америке (D'Arcy 1991; Knapp, 2013). Род включает до двух тысяч видов, входит в десятку наиболее богатых по видовому составу родов и признан самым представительным в семействе Solanaceae (Weese & Bohs, 2007). В спектре биоморф *Solanum* отмечены небольшие деревья, кустарники, лианы, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Лиановые формы характерны для Dulcamaroid clade, представителем которой является изучаемый вид, произрастающий в природе преимущественно в форме длиннокорневищного лиановидного полукустарника.

Сравнительно-морфологический анализ *S. dulcamara* показал: поливариантность развития на всех уровнях изучения (особи, основного, универсального и элементарного модулей), чередование пяти онтобиоморф в развитии особи и формирование четырех экобиоморф (полукустарник с приподнимающимися побегами, полудревесная лиана, малолетник вегетативного происхождения, корнеотпрысковый полукустарник) под влиянием условий различных биотопов (Savinykh, Konovalova, 2019; Konovalova, Savinykh, 2020; Коновалова, 2022).

Оценка этих особенностей убедила в наличии у паслена лианоидных признаков, как отражения и приспособленности к существованию в тропических лесах в прошлом. Среди них отмечаем: стебли, способные к круговым нутациям; псевдолатеральное положение соцветия; опережение удлинения междоузлий над ростом листьев в верхней части побега; акросимподиальное нарастание; образование сериальных комплексов. Это – отражение прошлых условий жизни.

Современные онтобиоморфы и процессы морфогенеза подтвердили возможность наличия исходных древесных и полудревесных биоморф в истории рода.

В то же время у растений, обитающих в особенных условиях среды по сравнению с типичными, габитус меняется, и растение существует в виде особых экобиоморф – корнеотпрыскового полукустарника и малолетника вегетативного происхождения. Кроме того, универсальные модули, особенно монокарпические побеги возобновления по структуре и функциям, роли в построении многолетних побеговых систем аналогичны монокарпическим побегам трав с ортотропными и анизотропными побегами как самостоятельных, дифференцированных на структурно-функциональные зоны структурных единиц. В условиях повышенного увлажнения увеличивается число метамеров монокарпического побега как компенсация уменьшения их числа в составе симподиальной оси. Растения в воде утрачивают способность к цветению, существуют в виде клона в результате ранней морфологической дезинтеграции. В более ксерофитных условиях, кроме развития у особей корневых отпрысков из адвентивных почек на придаточных корнях, дальнейших преобразований габитуса не выявлено.

Это свидетельствует о том, что эволюционные процессы биоморф паслена в условиях современной геологической эпохи продолжаются.

Существование экобиоморф можно расценивать как преадаптации к жизни с одной стороны в условиях большей засухи, с другой – на мелководьях и изменения габитуса в связи с этим, а также прогнозировать будущие трансформации существующих в настоящее время биоморф. В ксерофильной линии возможно формирование корнеотпрысковых многолетних длинопобеговых трав с типичными монокарпическими ортотропными или анизотропными побегами. Завершающим этапом гигрофильной линии может стать развитие однолетника вегетативного происхождения (Коновалова, 2022).

Поэтому сегодня мы с уверенностью можем дополнить определение И. Г. Серебрякова жизненной формы у растений: этот габитус есть не только отражение прошлых и современных условий среды, но и будущих местообитаний и структур, которые могут возникнуть у потомков.

Библиографический список

Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южно-Урала: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 34 с.

Коновалова И. А. Биоморфология *Solanum dulcamara* s. l.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2022. 27 с.

Курченко Е. И. Род *Agrostis* L. в России и сопредельных странах: Морфология, систематика, эволюционные отношения: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 44 с.

Лавренко Е. М., Свешникова В. М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биол. 1965. Т. 23. № 3. С. 12–37.

Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера. М., 1986. 209 с.

Османова Г. О. Экобиоморфология и структура ценопопуляций видов рода *Plantago* L. (Plantaginaceae Juss.): автореф. ... дис. д-ра биол. наук. Оренбург, 2009. 37 с.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 450 с.

Серебряков И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений (к истории вопроса) // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 7. С. 923–938.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

Серебрякова Т. И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 116–152.

Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 49 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Черемушкина В. А. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2001. 32 с.

D'Arcy W. G. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. In: Hawkes JG, Lester RN, Nee M, Estrada-R N (eds) Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution. Royal Botanic Gardens, Kew. 1991. Pp. 75–137.

Knapp S. A revision of the Dulcamaroid Clade of *Solanum* L. (Solanaceae) // PhytoKeys. 2013. Vol. 22. Pp. 1–432.

Konvalova I. A., Savinykh N. P. Biomorphs *Solanum dulcamara* L. and their contribution in seasonal climate grasses origin // BIO Web of Conferences. 2020. Vol. 24. 6 p. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400039>

Magallon S. A. Dating lineages: molecular and paleontological approaches to the temporal framework of clades. Int. J. Pl. Sci. 2004. 165: S7–S21.

Savinykh N. P., Konvalova I. A. Shoot Systems of *Solanum dulcamara* L. // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46. No. 6. Pp. 570–576. doi: 10.1134/S1062359019060116

Warming E. Über perenne Gewächse // Bot. Centralblatt. 1884. Bd. 18. nr. 19. S. 16–22.

Weese T. L., Bohs L. A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). Systematic Botany. 2007. Vol. 32. No. 2. Pp. 445–463.

Wikstrom N., Savolainen V., Chase M. W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. 2001. 268: Pp. 2211–2220.

КАК УСТРОЕНА КРОНА ДЕРЕВА: ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

И. С. Антонова, М. С. Телевинова

*Санкт-Петербургский государственный университет,
ulmaseae@mail.ru*

Дерево – сложная многоуровневая структура, развивающаяся в пространстве и во времени. Ствол дерева – координирующая скелетная структура, объединяющая дерево в единую систему. Исследование надпобеговых комплексов дерева предполагает учет множества уровней организации кроны и временных интервалов.

Ключевые слова: онтогенез, особь, система побегов, структура кроны, ствол.

HOW THE CROWN OF A TREE IS DESIGNED: PROBLEMS AND PROSPECTS

*I. S. Antonova, M. S. Televinova
Saint Petersburg State University*

A tree is a complex multi-level structure that develops in space and time. A tree trunk is a coordinating skeletal structure that unites a tree into a single system. The study of the overshoot complexes of a tree involves taking into account the many levels of crown organization and time intervals.

Keywords: ontogeny, individual, shoot system, crown structure.

В российской науке достигнуты огромные успехи в понимании и описании структуры травянистых растений. Россия, несомненно, страна трав – гемикриптофитов, геофитов и гидрофитов. Появление большого количество форм роста, а так же поливариантность онтогенеза у трав ярко характеризуют пространственные особенности травянистых растений в пределах вида (Савиных, 2006; Нотов, Жукова, 2019). Методы исследования структуры травянистых растений разработаны достаточно глубоко, созданы успешные классификации морфологических единиц, позволяющие разносторонне исследовать структуру вегетативного тела травянистых растений (Савиных, Черемушкина, 2018).

Универсальной классификацией процессов жизни растения является, несомненно, онтогенетическая классификация. Она имеет аналогичные градации и у травянистых и, у древесных растений. При этом невозможно не признавать, что границы каждого возрастного состояния это проблема, которая решается для каждого вида, а часто для каждого конкретного организма отдельно, иначе говоря, здесь существует некий момент неопределенности.

Это, тем не менее, никак не умаляет значение онтогенетической классификации в целом.

Любая классификация является методом исследования. Чем она точнее, тем лучше отражает естественное положение вещей. Конечно, хочется создать классификацию, которая едина для растительных организмов различных жизненных форм. При этом нельзя не обращать внимания на объективно существующие различия реальных живых объектов.

С точки зрения пространственно-временного строения кроны дерева можно выделить свойства древесного растения: 1) наличие одревесневающего ствола; 2) большое количество побегов (за исключением некоторых тропических растений); 3) иерархия множества пространственных структур кроны; 4) последовательное развитие конструкции дерева. Такие свойства структуры дерева свидетельствуют о присутствии разных уровней организации кроны и интервалов времени, связанных с развитием и существованием этих уровней. Разные временные процессы, с одной стороны, включены один в другой, с другой – более продолжительные процессы управляют более короткими, один запускает другой. Все это делает систему более подвижной и гибкой, так как именно временные процессы могут быть сдвинуты влиянием внешних условий.

В соответствии с вышесказанным, нами была предложена система единиц структуры древесного организма, которая включает следующие иерархические единицы: междузудие – побег – двулетняя побеговая система – эпсион (предельное развитие в пространстве двулетней побеговой системы) – ветвь от ствола – крона – система крон многоствольного дерева (Антонова, Азова, 1999).

Признак, отличающий структуру растений древесной жизненной формы от всех прочих, – наличие ствола. Ствол, в свою очередь, состоит из побегов. Реализация деятельности верхушечных и боковых меристем побега – его объективное свойство, проявляющееся в полной мере только на следующий год, что и приводит к появлению двулетней побеговой системы (2ПС). В связи с этим 2ПС древесных растений умеренной зоны является важной единицей строения дерева (Антонова, Фатьянова, 2016).

Согласно М. Б. Костиной с соавт., универсальный характер имеют элементарные модули, элементарные побеги (Костина и др., 2018). При этом, действительно, «Параметры элементарных метамеров имеет смысл рассматривать в рамках элементарных побегов, поскольку, несмотря на свой универсальный характер, эта универсальная единица несет слишком мало информации о структурной организации дерева» (Костина и др., 2018).

Говоря о структурных системах, характеризующих растения, разные авторы описывают модули, как морфологические единицы различной иерархии. При описании модуля имеется тенденция вычленять маленькие участки онтогенеза, вследствие этого происходит «слипание» разных онтогенетических процессов, в том числе развитие целостных побеговых комплексов по своей программе. При этом зачастую упускается то обстоятельство, что управление

некоторыми процессами происходит на более высоком уровне, чем тот модуль, который рассматривается. Так, некоторые свойства побега могут проявиться во времени следующих сезонов. Мы берем модуль, упрощаем систему, при этом отбрасываем комбинаторику, что не совсем справедливо, так как теряются свойства целостного живого организма.

Нельзя увидеть всю программу дерева в малом. При этом не стоит забывать, что крона дерева состоит из очень большого количества побегов. Так, например, генеративные органы некоторых тропических деревьев появляются только на периферической части кроны при достижении определенной длины ветви. В этом случае единицы более высоких иерархических уровней контролируют время развития других структурных единиц и позволяют приблизиться к пониманию целостности организма. Не стоит отбрасывать ту часть изменчивости, которая обусловлена комбинаторикой, невидимой при сиюминутном анализе кроны.

При анализе сложных целостных систем, каковой, безусловно, является крона древесного организма, необходимо соблюдать принцип примата качественного анализа над количественным (Барт, 2003). Этот принцип важно учитывать при классификации структурных элементов кроны. Оси различных порядков ветвления, несомненно, существуют в кроне как технические счетные единицы ее построения, однако это не отменяет классификационной системы, включающей в себя ствол дерева и ветви от ствола. Биологическое значение и роль каждой ветви в дереве важнее того, что она является совокупностью осей различных порядков, поскольку ветвь от ствола образуется в определенном возрастном состоянии и имеет в соответствии с этим разное морфологическое строение и ритм формирования. Классик исследования формирования структуры плодовых деревьев П. Г. Шитт (Шитт, Метлицкий, 1940) так же выделял в структуре дерева ветвь от ствола, что показывает практическое значение этой иерархической единицы. Таким образом, ствол дерева и ветвь от ствола – единицы формы, не зависящие от желания их учитывать, в отличие от оси. Дерево само выделяет эти системы в своей структуре, оси различных порядков необходимы для удобства классификации и описания структуры кроны дерева. Качественная структура в данном случае это ветвь, количественная – ось.

Ствол – некоторый объединяющий и координирующий компонент, характеризующий дерево как единую систему. Главное отличие древесного растения от травянистого – наличие ствола. Обмен информацией между корневой системой и кроной необходим для существования дерева. Впервые на эту важнейшую роль ствола при структурно-функциональной характеристике дерева обратил внимание Ф. Алле (Halle, 1986).

Совершенно очевидно, что значение побега для описания тела растения первостепенно. Здесь наши знания особенно велики, поэтому существует колоссальное количество классификаций побегов, взять хотя бы морфологический словарь П. Ю. Жмылева и соавторов (2002). Надпобеговые классификации так же имеются, но уже в несравнимо меньшем количестве и чаще всего

связаны с «планом организации» тела растения (Edelin, 1991). Описание «плана организации» тела древесного растения может быть произведено в пространственном и временном аспекте и это, безусловно, будут разные классификации. Создание единой пространственно-временной классификации, конечно, очень заманчиво. Но оно, несомненно, еще требует работы над надпобеговыми единицами растений различных экобиоморф. На сегодняшний день фаза сбора материала о разнообразии надпобеговых комплексов у древесных растений далеко не закончена.

Важно отметить, что при классифицировании структурных элементов, из которых состоит вегетативное тело растения, авторы выделяют сходные структурные единицы. При описании надпобеговых комплексов древесных растений проявляется параллелизм. Так, «основной модуль» (Савиных, Мальцева, 2008) по классификации древесных растений (Антонова, Фатьянова, 2016) вполне соотносится с «эпсионом», как предельной реализацией побегового комплекса, возникающего на основе одного побега, одной меристемы. Система единиц, предложенная для полукустарников Л. Е. Гатцук (2008), на начальных стадиях сходна с классификацией, предлагаемой для деревьев. При описании высоких иерархических уровней у полукустарничков появляются корневые системы, как необходимый элемент иерархии единиц, что полностью отсутствует у деревьев. Системы единиц строения крон, разработанные для кустарников разных систематических групп рода *Salix* И. А. Гетманец (2008) и О. И. Недосеко (2018) успешно соотносятся вплоть до 3–4 иерархического уровня с применяемой для древесных растений.

Рассматривая многообразие родов древесных растений, учитывая их происхождение, экологию и географическое распространение, можно констатировать множество нерешенных вопросов пространственно-временных свойств. Примером этого могут быть объективные сложности, которые возникают при описании иерархических структур высокого уровня у вечнозеленых и мелколиственных видов. Это не значит, что не надо стремиться к построению единых систем, наоборот. Однако, видимо, мы только подходим к этапу обобщения этой проблемы у древесных растений.

Библиографический список

Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84. №. 3. С. 10–28.

Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботан. журн. 2016. Т. 101. №. 6. С. 628–649.

Барт А. Г. Анализ медико-биологических систем. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2003. 279 с.

Гатцук Л. Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 27–47.

Гетманец И. А. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере ив Южного Урала) // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 106–115.

Жмылев, П. Ю., Алексеев, Ю. Е., Карпухина, Е. А., Баландин, С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.

Костина М. В., Барабанищикова Н. С., Ясинская О. И. Теоретические и методические основы изучения крон деревьев умеренной зоны // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы II междунар. конф. (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). М., 2018. Т. II. С. 58–61.

Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 710 с.

Нотов А. А., Жукова Л. А. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Изв. Росс. академии наук. Сер. биол. 2019. №. 1. С. 52–61.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.

Савиных Н. П., Мальцева Т. А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2008. №. 9. С. 227–233.

Савиных Н. П., Черёмушкина В. А. Основные направления и концепции биоморфологии в России // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2018. №. 19. С. 45–51.

Шумт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство. М.: Сельхозгиз, 1940. 659 с.

Edelin C. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // L'arbre: biologie et developpement: 2nd International tree conference, Montpellier, Naturalia Monspeliensia, Montpellier. 1991. Pp. 127–154.

Halle F. Modular growth in seed plants. Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences. 1986. Vol. 313. Pp. 77–87.

МОДЕЛИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ: МЕСТО И РОЛЬ В СТРУКТУРЕ И ФОРМИРОВАНИИ ГАБИТУСА РАСТЕНИЯ

Н. П. Савиных

Вятский государственный университет, savva_09@mail.ru

Побегообразование трав оценено с позиций системного подхода и модульной организации. Показаны место модели побегообразования как программы развития и элементарной биоморфологической единицы побеговой системы растения и роль в формировании его архитектурной модели как элементарной биоморфологической единицы особи.

Ключевые слова: модель побегообразования, архитектурная модель, модуль, архетип, рефрен.

MODELS OF SHOOT FORMATION: PLACE AND ROLE IN THE STRUCTURE AND FORMATION OF THE HABITUS OF THE PLANT

N. P. Savinykh

Vyatka State University

Shoots of grasses are evaluated from the positions of systematic approach and modular organization. The place of shoot formation model as a developmental

program and an elementary biomorphological unit of plant shoot system and the role in the formation of its architectural model as an elementary biomorphological unit of an individual are shown.

Keywords: model of shoot formation, architectural model, module, archetyp, refrain.

Одно из наиболее значимых научных наследий Т. И. Серебряковой – разработка представлений о моделях побегообразования (МП) и их вариантах у трав. Используя всего два, но определяющих способности растения к увеличению размеров тела и освоению пространства, признака: способ нарастания и длина междоузлий, она (Серебрякова, 1977) описала четыре архитектурных модели (АМ), определив их позднее как МП. Это – моноподиальная длиннопобеговая плагиотропная, моноподиальная розеточная, симподиальная длиннопобеговая и симподиальная полурозеточная. Данные модели наиболее часто представлены среди наземных трав сезонного климата. В пространстве логических возможностей соотношения использованных признаков моделей должно быть шесть. Две недостающие (моноподиальная полурозеточная и симподиальная розеточная) были описаны позднее среди водных трав и растений высокогорий (Лелекова, 2006; Савиных, 2006; Зайченко, Зернов, 2021).

Последующий анализ побегообразования показал значительное разнообразие трав по специфике формирования надземной части растения. Т. И. Серебрякова (1987) описала разнообразные варианты моноподиальной розеточной модели по типу листа на оси побега и особенностям строения боковых цветоносных побегов. Обзор и синтез этих представлений и последующих разработок по проблеме изложены в нашей работе (Актуальные проблемы..., 2012). В данном сообщении представлено осмысление имеющегося материала с позиций системного подхода и модульной организации растений.

Если рассматривать структуру растения с позиции МП Т. И. Серебряковой, становится очевидным, что они, и как структуры, и как программы развития, обеспечивают приспособленность организма к наиболее генерализованным условиям среды, главным образом, особенностям субстрата и изменениям климатических условий в ходе вегетационного сезона. При моноподиальном нарастании особи с ортотропными удлинненными побегами не могут из-за перманентных условий среды в течение года иметь значительные размеры. У растений с моноподиальной длиннопобеговой и полурозеточной моделями эти трудности компенсируются плагиотропностью, укоренением побегов вслед за нарастанием, последующей морфологической дезинтеграцией с омоложением потомков. При розеточной – положением почек возобновления из-за коротких междоузлий у поверхности почвы и под защитой травяного, мохового и снегового покровов. При симподиальном нарастании в основном у длиннопобеговых геофитов и протогемикриптофитов проблемы с сохранением многолетних частей растений снимаются: базальные участки побегов с почками возобновления в составе вегетативного тела защищены и

подстилкой, и верхними слоями субстрата. Поэтому МП Т. И. Серебряковой как специфику структурной организации с позиций И. А. Шилова (1997) можно оценить как адаптации первого уровня, обеспечивающие начальные (главные в смысле сохранения особи) этапы приспособленности растений к сезонному климату (Савиных, 2006 и др.).

Освоение условий, особенно воздушной среды в сезонном климате, потребовало, по образному выражению Н. Н. Марфенина (1999), вписывания растений в среду, что во многом обеспечивается их способностью к постоянному нарастанию побегов и формообразованию. Главная роль в этих процессах принадлежит элементарному модулю – наименьшей целостной единице в структуре растения (Савиных, 2006 и др.). Он закладывается на конусе нарастания как единое целое, формируется в течение одного пластохрона и представлен у сформированного побега междоузлием, узлом, листом и почкой. Развитие указанных структур регулируется условиями среды, как внешним фактором, и способностью растений ограничивать морфогенез, прежде всего, листа и производного пазушной почки, в связи с этим, на любой стадии их формирования.

Степень развития пазушных структур определяет структурно-функциональную зональность особенно монокарпического побега (в понимании И. Г. Серебрякова (1952) и W. Troll (1964)). Так, если пазушная почка не реализуется в побег, формируются метамеры средней зоны торможения монокарпического побега; из неё развивается силлептический вегетативный или вегетативно-генеративный побег – отграничивается зона обогащения; развиваются соцветия разной мощности (от одного цветка – редуцированное или полноценное парциальное соцветие) – зона главного соцветия. Все эти варианты хорошо показаны, в том числе – в последних работах (Шаклеина и др. 2017; Savinykh, Shabalkina, 2020; Коновалова, 2022 и др.), чем подтверждена морфологическая и структурная поливариантность развития не только на уровне отдельных побегов, но и побеговых систем (Кузнецова, 2007; Савиных, Кузнецова, 2007).

Морфогенез листа в зависимости от положения на побеге может пройти по полной программе (с формированием типичного листа срединной формации) в зонах средней торможения и обогащения, или ограничиться лишь начальными или средними стадиями обычно на начальных и заключительных этапах развития монокарпического побега с формированием брактеев, катафиллов, паракатафиллов и прицветников соответственно (Коновалова, 2022).

Особая роль принадлежит интеркалярной меристеме, клетки которой в течение длительного времени способны к делению и растяжению. Именно поэтому длина междоузлий варьирует во всех МП и определяется интенсивностью освещенности и необходимостью выноса соцветий и цветков в верхние ярусы травостоя. Длительное сохранение способности к делению у клеток этой меристемы, особенно у водных трав и даже особой мезофитов некоторых видов (*Veronica chamaedrys* L.) в условиях затенения, обеспечивает формирование сериальных почек и разнообразных пазушных комплексов

(Савиных, 2006), что повышает ассимиляционные и репродуктивные способности особи.

В индивидуальном развитии отдельных монокарпических побегов, даже в пределах одной особи, прослеживаются всевозможные варианты строения боковых структур элементарных модулей. По своей сути они являются гомологами по положению и демонстрируют возможности растения к формированию побегов и побеговых систем как отражение условий его местообитания. Так, у водной формы *Veronica anagallis-aquatica* L. мы обнаружили все варианты пазушных структур, имеющиеся у побегов вероник (Савиных, 2015).

Поэтому к концу вегетационного сезона и цикла формообразования универсальный модуль – структура, формирующаяся в течение моноподиального нарастания побега (Савиных, 2006, 2007) – в зависимости от условий может быть представлена разными побеговыми системами: типичный монокарпический побег; дизъюнктивная система моноподиального побега (термин: Мамедова, 1985) со сложными соцветиями на его верхушке и вегетативными побегами (монокарпические дициклические или озимые монокарпические побеги следующего порядка ветвления в фазе вегетативного ассимилирующего побега) в основании исходного (Савиных, 2006). У некоторых видов, особенно у лиан, формируются сложные побеговые системы. Так, у *Solanum dulcamara* L., за один вегетационный сезон формируется при акросимподиальном нарастании побеговая система до 5 порядков ветвления (Коновалова, 2022; Savinykh, Konovalova, 2019); у хмеля – монокарпический побег со сложнейшей синфлоресценцией (Савиных, Дегтерева, 2009; Савиных и др., 2012). Объединяет все перечисленные побеговые системы отмирание их в надземной части с верхушки до зоны возобновления со всеми односезонными боковыми побегами. Очевидно, что формирование и структура универсального модуля, особенно вариативность его пазушных структур, обеспечивает встраивание растений в среду в воздушном пространстве фитоценозов.

Ветвление универсального модуля, на первый взгляд несколько противоречит определению его как одноосного побега. Но при внимательном прочтении и осмыслении этого понятия, очевидно, что даже у побегов со сложными двойными соцветиями, не говоря о типичной синфлоресценции, боковые побеги являются его неотъемлемыми односезонными частями. Не случайно ещё Л. Е. Гатцук (Современные подходы..., 2008) указывала, что в состав одноосного побега у трав целесообразно включать все односезонные боковые структуры, отмирающие вместе с ним или его частью в конце вегетационного периода. Поэтому в определение универсального модуля считаем необходимым внести корректировку: это – одноосный побег, формирующийся в течение моноподиального нарастания со всеми односезонными боковыми структурами.

Изучение побегообразования растений для практических целей с определением возможностей, особенностей и способностей их формообразования в конкретных условиях среды в целом позволяет оценить успешность ассимиляции и репродуктивного усилия при сравнительном анализе. Проводить

такие исследования важно в конце вегетационного периода с учетом всего спектра элементарных модулей и особенностей универсальных модулей, в связи с этим. Такие сведения необходимы и, как показала практика, действительно могут быть, по образному выражению К. Эсау (1980), логичным и удобным инструментом морфологического анализа: 1) при сравнительном изучении биоморф в пределах таксона; 2) для выявления модусов морфологической эволюции, что продемонстрировано у вероник (Савиных, 2006) и в других таксонах цветковых растений (Лелекова, 2006; Пичугина, 2007; Кузнецова, 2007; Петухова, 2008; Бобров, 2009; Валуйских, 2009; Вишницкая, 2009; Шабалкина, 2013; Коновалова, 2022 и др.); 3) при сохранении биоразнообразия (Савиных, 2013); 4) для оценки успешности интродукции растений и в селекции.

Интересен анализ МП и их вариантов путем системного анализа, особенно с позиций архетипа, мерона и рефренов. Понятие «архетип» использовал ещё Аристотель для обозначения сущности таксона, его «чтойности», того, что свидетельствует о роде или виде (Любарский, 1992). Архетип определяет тип базисной структуры и особенности биологии организма; это – план строения всех организмов данного таксона по И. И. Канаеву (цит. по: Мейен, 1978). В соответствии с «законом гомологических рядов» Н. И. Вавилова (1968) – признаки радикала.

Расчленяя организмы (или иные объекты) по морфологическим, физиологическим или экологическим признакам, и классифицируя выделенные компоненты, получают мероны – классы частей (Мейен, 1977 и др.). Каждый мерон может рассматриваться в качестве индивида и делиться на мероны более низкого ранга. Мероны способны к изменениям, проявляющимся в разных состояниях. Причём разные члены рядов изменчивости объединяются одной тенденцией, одним правилом преобразования. Такая повторяющаяся, подчинённая одному правилу преобразования, последовательность состояний мерона получила название рефрена (Мейен, 1977). Наличие рефренов – это ещё и возможность появления особенностей и сами разнообразные особенности архетипа. «Самая суть рефренов – выявление закономерностей в изменчивости признаков между таксонами» (Мейен 1978, с. 505). Мы сочли возможным рассматривать все категории модулей (элементарный, универсальный и основной) как мероны, а способности их к изменениям – рефренами (Савиных и др., 2012). По-видимому, рефрен можно рассматривать не только с динамической (как описано выше), но и статической позиции как спектр модулей всех категорий, структурную поливариантность (Савиных, 2007).

Что же есть с этих позиций МП? Она, как программа формирования универсального модуля и структура, постоянна, не вариативна – базис, архетип. Поливариантность в строении боковых структур и разнообразие элементарных модулей, формирующихся в связи с условиями среды – суть рефрены. Отдельные из них формируются в условиях исходных экотопов, но в отличающихся от них по значениям некоторых факторов (как интенсивность увлажнения на отдельных участках в понижениях), сохраняются и могут, наря-

ду с другими признаками, служить как преадаптации и обеспечивать возникновение новых жизненных форм в таксоне. И это есть варианты модели побегообразования – адаптации второго уровня по И. А. Шилову (1997), которые обеспечивают вписывание особи в среду здесь и сейчас. Изменения габитуса, наряду с другими изменениями в ходе видообразования, указывают на закономерную и определённую связь между видами и жизненными формами, видообразованием и эволюцией жизненных форм, о чем справедливо и прозорливо указывала Т. И. Серебрякова еще в 1980 г. Ранее нами показана роль симподиальной длиннопобеговой (Savinykh, Shabalkina, 2020) и моноподиальной розеточной (Savinykh, Shabalkina, 2021) моделей, как генетической основы формирования побеговых систем в адаптациях наземных трав сезонного климата при освоении ими территорий с повышенным увлажнением и формированием прибрежно-водных и водных видов трав. Исследование о симподиальной полурозеточной модели есть в материалах данного издания (Шабалкина, Савиных, 2022).

Общеизвестно, что представления о моделях побегообразования сформировались у Татьяны Ивановны на основе работ французских ботаников об архитектурных моделях тропических деревьев (Hallé et al., 1978). Даже свои модели трав она называла сначала архитектурными (Серебрякова, 1977). Но позднее замечала (Серебрякова, 1987), что облик трав в отличие от деревьев, обычно плохо увязывается с представлениями об архитектурном сооружении. В то же время подчеркивала, что «есть все основания описывать модели побегообразования трав как самостоятельные категории, сходные с архитектурными моделями деревьев по способу нарастания, но резко отличные по способу построения многолетнего скелета, поскольку в этот процесс как необходимое звено вклинивается полное или частичное отмирание побегов» (Серебрякова, 1987, с. 7).

Осознание вышесказанного привело к заключению о том, что длительное существование растения, его многолетность, более зависит от повторения в структуре травянистого растения не столько универсальных модулей, сколько от особенностей побеговых систем из многолетних резидов. Это – основные модули в нашем понимании (Савиных, 2007) – повторяющиеся элементарные биоморфологические единицы зрелой генеративной особи – пространственно-временные структуры, формирующиеся на основе целостного или части универсального модуля, такие как: парциальный куст, симподий-монохазии (из розеточных, полурозеточных или удлиненных побегов), моноподий со специализированными вегетативно-генеративными побегами. Именно эти структуры у трав, судя по рисункам и описаниям в работах об АМ у деревьев (Hallé et al., 1978 и др.), аналогичны повторяющимся осям в конструкции деревьев. Но у деревьев такие конструкционные единицы так или иначе связаны с осью – стволом. В течение всей жизни у трав эта связь прослеживается лишь у вегетативно неподвижных моноцентрических многолетников и однолетних видов. У вегетативно-подвижных многолетников – только в первый период онтоморфогенеза – до наступления морфологической

дезинтеграции исходной (материнской) особи. При этом в связи с условиями среды и возрастом особи парциальные образования в составе растения могут отличаться, что справедливо отражено в названии некоторых фаз онтоморфогенеза (Смирнова и др., 1976): парциальный куст, партикула. На заключительных этапах первого периода онтоморфогенеза (до наступления морфологической дезинтеграции у вегетативно-подвижных видов) и во второй этап онтоморфогенеза особи состоят именно из таких повторяющихся структур. Вместе с тем в составе растения есть менее сложные образования, которые представляют собой начальные этапы формирования основного модуля.

По мнению М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда (1989), чтобы понять жизнь растения, необходимо знать не только особенности его индивидуального развития, но и развитие и жизнь каждого отдельного модуля. Мы можем уточнить – основного модуля в нашем понимании. С позиций динамической морфологии это также особая программа в развитии растения, определяющая динамическое изменение структуры. Это показано у *Veronica teucrium* L. на примере развития целостной оси (Савиных, 2006) и других.

Первые обобщения о соотношении АМ и МП у трав были сделаны еще в 2004 г. (Савиных, 2004), позднее – в 2012 (Актуальные проблемы..., 2012).

Прошедшие годы и исследования биоморфологии трав за это время не внесли значительных корректив. Сегодня я готова подтвердить сказанное (Актуальные проблемы..., 2012: с. 353–354):

1) МП и АМ – самостоятельные и одновременно обуславливающие друг друга генетические программы развития побегового тела у трав и конструкционные единицы тела растения;

2) МП – способ построения универсального модуля – одноосного побега со всеми формирующимися односезонными боковыми побегами; элементарная конструкционная единица побегового тела трав;

3) АМ – элементарная единица побегового тела особи в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии; определяется числом, способом построения и структурой основного модуля.

Можно с уверенностью назвать АМ трав с позиций статической морфологии. Это – первичный куст (моноцентрические биоморфы), парциальный куст (длиннокорневищные многолетние травы), симподий-монохазий из розеточных, полурозеточных и удлинённых побегов (симподиальная длиннопобеговая, полурозеточная и розеточная МП), моноподиальная побеговая система (при моноподиальной длиннопобеговой плагиотропной МП), моноподий со специализированными боковыми побегами у осей с короткими (моноподиальная розеточная МП) и длинными (*Paris quadrifolia* L.) междуузлиями.

Указанные структуры независимо и параллельно формировались в ходе эволюции в разных таксонах цветковых растений. Их также можно оценить как архетип. В качестве рефренов выступают число побегов в составе парциального образования, особенности строения надземных частей, как формирующие симподий-монохазий побеги: удлинённые, полурозеточные,

розеточные. Эти особенности являются также результатом модульной организации растений и встраивания их в среду, особенно в надземной / надгрунтовой части фитоценоза.

Удлинение побегов и их систем (нарастание и растяжение междоузлий) – симподиальное и моноподиальное – едины при побегообразовании у древесных растений и трав. Если считать деревья первичными по сравнению с травами, то эти архетипы можно оценить как первичные / первые и единые в эволюции цветковых растений.

В дальнейшем структура дерева определяется наличием одного или нескольких стволов, на который как бусинки на нитку нанизаны отдельные разновозрастные модули (архитектурные единицы). По особенностям их строения и выделены АМ французскими ботаниками. У трав – свои структуры. Их не так много, как у деревьев, поскольку многолетние части их располагаются в субстрате / грунте, где, как известно, возможности адаптивных перестроек не так велики, как в воздушном пространстве. Но АМ у трав также архетипы, но другого (а может быть, и первого) уровня генерализации. Они формировались независимо и параллельно в разных таксонах покрытосеменных, позднее во время преобразования структуры дерева в структуру травянистого растения. А приспособления к воздушной среде фитоценоза обеспечивались согласованными преобразованиями за счет появления всевозможных рефренов опять же на уровне архетипа, но другого – МП.

АМ трав соответствуют определению АМ у деревьев французских ботаников – видимое выражение генетической программы развития, проявляющееся во взаимном расположении модулей в пределах общей конструкции взрослого растения. Регулируется это расположение двумя программами развития: АМ – программа формирования элементарной биоморфологической единицы особи, а МП – программа развития слагающих ее отдельных побегов.

Сказанное относится исключительно к многолетним травам. Однолетники-монокарпики и однолетники вегетативного происхождения – организмы мономодульные – состоят из одного основного модуля. Поэтому их развитие регулируется исключительно МП и особенностями экотопа.

Библиографический список

Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. 610 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества: в 2 кн. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. 130 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968. С. 9–50.

Валуйских О. Е. Популяционная биология *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 18 с.

Вишницкая О. Н. Биоморфология некоторых сплавинообразующих гигрогелофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 21 с.

- Зайченко С. Г., Зернов А. С. Биоморфология в таксономии растений, на примере кавказских *Miniartia* s.l. (Caryophyllaceae) // Журн. общ. биол. 2021. Т. 85. № 5. С. 368–381.
- Коновалова И. А. Биоморфология *Solanum dulcamara* s. l.: автореф. дисс... канд. биол. наук. Киров, 2020. 28 с.
- Кузнецова С. Б. Биоморфология княжика сибирского – *Atragene sibirica* L. (Ranunculaceae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 22 с.
- Кузнецова С. Б., Савиных Н. П. Система побега ветвления княжика сибирского (*Atragene sibirica* L.) // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н. И. Вавилова. 2007. № 1. С. 38–42.
- Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006. 19 с.
- Любарский Г. Ю. Биостилистика и проблемы классификации жизненных форм // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. № 5. С. 649–661.
- Мамедова Э. Т. Структура цветonoсных побегов в сем. Геснериевых (Gesneriaceae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1985. 16 с.
- Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Мейен С. В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка, 1977. С. 25–33.
- Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Петухова Д. Ю. Биоморфология столонно-розеточных гидрофитов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 22 с.
- Пичугина Е. В. Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanooides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenarius* L. на северо-востоке европейской России в связи с их сохранением: автореф. дисс... канд. биол. наук. Киров, 2007. 18 с.
- Савиных Н. П. Модели побегообразования и архитектурные модели с позиций модульной организации // Конструкционные единицы в морфологии растений: матер. X Школы по теор. морфол. растений (Киров, 2–8 мая 2004 г.). Киров, 2004. С. 89–96.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.
- Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас: науч. издание. Т. 5. Йошкар-Ола, 2007. С. 15–34.
- Савиных Н. П. Сохранение биоразнообразия с позиций биоморфологии // Вестник Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 31. № 23. С. 155–165.
- Савиных Н. П. О гигрофильной линии эволюции однолетних вероник // Горизонты гидробиологии: Тр. Инст. биол. внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. 2015. Вып. 71 (74). С. 97–111.
- Савиных Н. П., Дегтерева О. П. Побегообразование хмеля обыкновенного (*Humulus lupulus* L.) // Инновационные методы и подходы в изучении естественной и антропогенной динамики окружающей среды: материалы всерос. науч. шк. для молодежи (30 ноября–5 декабря 2009 г. Ч. 3. Киров: Лобань, 2010. С. 14–16.
- Савиных Н. П., Дегтерева О. П., Журавлева И. А., Чупракова Е. И., Шабалкина С. В. Структурная поливариантность растений с позиции модульной организации // Современная фитоморфология: материалы 1-й междунар. науч. конф. по морфологии растений (24–26 апреля 2012 г.). Т. 1. Львов, 2012. С. 37–41.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–179.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: межвузовский сб. науч. трудов. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1987. С. 3–19.

Серебрякова Т. И. Ещё раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75–86.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14–43.

Современные подходы к описанию структуры растений / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. 355 с.

Шабалкина С. В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (сем. Stuciferae Juss.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 20 с.

Шабалкина С. В., Савиных Н. П. Еще об одном пути вторичного освоения водоёмов цветковыми растениями // Биоморфология растений: традиции и современность: матер. междунар. научн. конф. (г. Киров, 19–21 октября 2022 г.). Киров, 2022. С. 276–282.

Шаклеина М. Н., Шабалкина С. В., Савиных Н. П. К биоморфологии *Petasites spurius* (Compositae) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2017. № 3. С. 112–123.

Шилов И. А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.

Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin–N.-Y.: Springer, 1978. 441 p.

Savinykh N. P., Konovalova I. A. Shoot Systems of *Solanum dulcamara* L. // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46. No. 6. Pp. 570–576. doi: 10.1134/S1062359019060116

Savinykh N. P., Shabalkina S. V. Shoot-Formation Model as a Basis for Adaptations of Flowering Plants // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13. No. 3. Pp. 226–236. doi: 10.1134/S1995425520030105

Savinykh N. P., Shabalkina S. V. A Monopodial Rosette Model of Shoot Formation as a Program of Secondary-Aquatic Grasses Appearing // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 38 (00109). 6 p. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800109>

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 s.

АРХИТЕКТУРНЫЙ ПОДХОД К ОПИСАНИЮ КОРНЕВИЩА ТРАВ

А. Ю. Асташенков, В. А. Черемушкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, astal@bk.ru

В работе продемонстрирован архитектурный подход к описанию развития корневища у трав на примере модельного вида *Nepeta transiliensis* Rojark (Lamiaceae). Выделены основные конструкционные единицы – корневищные модули. Различное ветвление модулей приводит к построению отличимых корневищных осей, их совокупность образует разветвленный корневищный комплекс и приводит к формированию корневищных ярусов.

Ключевые слова: архитектура, корневищный модуль, корневище, онтогенез, *Nepeta transiliensis*.

ARCHITECTURAL APPROACH TO DESCRIPTION OF RHIZOME OF HERBACEOUS PLANTS

A. Yu. Astashenkov, V. A. Cheryomushkina
Central Siberian Botanical Garden SB RAS

The architectural approach was applied to the description of rhizome development in herbaceous plants using the model species *Nepeta transiliensis* Pojark (Lamiaceae) as an example. The main structural units – rhizome modules – have been distinguished. Different branching of the modules leads to construction distinct rhizome axes, their combination forms a branched rhizome complex and leads to the formation of rhizome tiers.

Keywords: architecture, rhizome module, rhizome, ontogeny, *Nepeta transiliensis*.

Изучение основного паттерна формирования корневища представляет собой значительный прорыв в понимании взаимосвязи между его архитектурой и окружающей средой (Chomicki, 2013). Кроме этого, эволюция структуры корневища плохо изучена, несмотря на то, что это древний тип организации, который присущ многим ранним наземным растениям (Серебряков, Серебрякова, 1965; Chomicki, 2013). Использование архитектурного подхода при изучении подземной структуры актуально для демографической оценки популяций, т.к. понимание паттернов ветвления особей дает возможность выявить их вегетативную мобильность, архитектурную систему клона и парциальных образований (Bell, 1979; Bell, Tomlinson; 1980), а также морфофилогенетические связи близкородственных таксонов (Chomicki, 2013). В связи с этим цель работы – изучение структурной организации корневища в онтогенезе особей *Nepeta transiliensis* Pojark.

Материал для изучения онтогенеза особей и архитектуры корневища собран на хр. Карач в верховье р. Тургень вдоль каменистого русла реки. В качестве элементарной структурной единицы корневища у особей *N. transiliensis* принят *корневищный модуль* (КМ). В нашей работе термин *корневищный модуль* применен для обозначения сохранившейся проксимальной подземной части побега (Chomicki, 2013). Для характеристики типа корневища *N. transiliensis* использованы представления о его структурной организации и «геометрии» (Bell, 1979; Chomicki, 2013). Онтогенез изучен по общепринятой методике (Работнов, 1950; Смирнова и др., 1976).

Особь *N. transiliensis* развиваются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования. Онтогенез сложный, полный; установлено, что растения проходят следующие фазы развития: первичный побег → первич-

ный куст → куртина → система парциальных кустов и парциальных побегов → парциальный куст → парциальный побег.

В течение онтогенеза особи в построении корневища участвуют различные по структуре корневищные модули, возникшие из различных типов почек (почек возобновления, спящих почек): короткие ортотропные моноциклические (М I), длинные анизотропные моноциклические (М II), длинные плагиотропные дициклические (М III), длинные плагиотропные полициклические (М IV). Последовательное симподиальное сочленение модулей приводит к формированию разветвленной *корневищной оси* (КО).

Нами описаны варианты построения корневищных осей.

I тип корневищной оси. Такой тип оси формируется у особей в первой половине онтогенеза. После вегетации первичного побега образуется корневищный модуль (n_0), который становится базовым для построения двух одинаковых дочерних корневищных осей I типа (КО I).

Первый корневищный модуль ветвится из почек семядольного узла по типу дихазия. Угол расхождения первых дочерних модулей от материнского составляет $15-20^\circ$. Каждый дочерний модуль ($n+1$) надстраивает самостоятельную дочернюю корневищную ось. С появлением моноциклического анизотропного побега каждая дочерняя ось в течение ряда лет надстраивается длинными моноциклическими модулями (М II). Угол их расхождения от материнского составляет 30° . Их последовательное развитие происходит в дистальной части предыдущего модуля из 6–7 метамера. Одновременно с этим из одной почки возобновления любой дочерней оси последовательно формируется длинный дициклический побег, дающий М III. Угол его расхождения от предыдущего модуля также составляет 30° . После его развития он ветвится в дистальной части по типу монохазия/дихазия. В течение последующих лет вся дочерняя корневищная ось надстраивается М II и М III по типу монохазия/дихазия. В конце построения каждой дочерней оси образуется последовательная серия коротких ортотропных модулей (М I), сочлененных по типу монохазия. Продолжительность развития КО I не превышает 7–8 лет.

II тип корневищной оси. Такой тип оси формируется у особей в середине онтогенеза в структуре куртины и в системе парциальных кустов и побегов. В результате раскрытия спящей почки, расположенной на любом модуле КО I, формируется типичный корневищный полициклический побег. Вся ось побега сохраняется под землей, такой побег мы рассматриваем как длинный полициклический корневищный модуль (М IV). Угол его отхождения от материнского модуля составляет 60° . Рост модуля плагиотропный, на его основе строится корневищная ось (КО II). После полного развития М IV апикальная меристема отмирает, и корневищный модуль ветвится в дистальной части по типу монохазия. Замещающий модуль представляет собой дициклический модуль (М III) с большим числом метамеров, его рост ориентирован к поверхности субстрата. Угол расхождения замещающего модуля стремится к 30° . Приближаясь к поверхности субстрата, монохазияльная ось ветвится. Ветвление происходит обычно из 12 метамера дистальной части дицикличе-

ского модуля в результате раскрытия двух супротивных почек. Появившиеся дочерние модули длинные (М II). Угол расхождения дочерних модулей от материнского 30°. Нередко ветвление модуля происходит из почек двух разных метамеров. Каждый дочерний модуль надстраивает свою ось по типу дихазия/монохазия модулями М III и М II. Новые боковые оси развиваются из спящих почек, расположенных в медианной или проксимальной части любого модуля. Заканчивается рост любой дочерней оси короткими модулями (М I) по типу монохазия. Продолжительность жизни дочерней КО II не превышает 10 лет.

III тип корневищной оси. Такой тип оси формируется в конце онтогенеза в структуре парциального куста и побега. В целом, механизм построения такой оси подобен механизму построения КО II. Отличие заключается в том, что основой для построения этой оси вместо полициклического корневищного модуля выступает анизотропный моноциклический или плагиотропный дициклический модуль, возникший из спящей почки любой корневищной оси (КО n). Затем последовательное развитие М II и/или М III надстраивают ось корневища. Заканчивается ось, как и во всех случаях, симподиальной серией из модулей М I. Продолжительность жизни КО III не превышает 3–4 лет.

В целом у взрослых генеративных особей совокупность корневищных осей (КО I и КО II) формирует разветвленный *корневищный комплекс*. Корневищный комплекс в течение всего онтогенеза разрушается и надстраивается новыми корневищными осями по типу КО II. Стоит отметить, что у парциальных образований наблюдается частичная реитерация корневищных осей (в понимании Barthélemy, Caragleo, 2007), посредством развития разных корневищных модулей.

Таким образом, корневище *N. transiliensis* состоит из длинных и коротких модулей. В корневищной оси модули не сохраняют углы отхождения (60–30°), развитие модулей происходит с задержкой, а затем последовательно из ограниченного числа почек, ветвление изменчивое (по монохазальному/дихазальному типу), происходит в медианной или проксимальной части модуля.

Работа выполнена по проекту Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН №АААА-А21-121011290026-9.

Библиографический список

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1950. Сер. 3. С. 7–204.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67–81.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляции // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14–43.

Bell A. D. The Hexagonal Branching Pattern of Rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae) // Ann. Bot. 1979. No. 43. Pp. 209–223.

Bell A. D., Tomlinson P. B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. Journ. Linnees Soc. 1980. Vol. 80. No. 2. Pp. 125–160.

Chomicki G. Analysis of rhizome morphology of the Zingiberales in Payamino (Ecuador) reveals convergent evolution of two distinct architectural strategies // Acta Bot. Gallica: Botany Lettes. 2013. Vol. 160. Pp. 239–254.

ВЕГЕТАТИВНАЯ ПОДВИЖНОСТЬ У РАСТЕНИЙ: РАЗНООБРАЗИЕ, КЛАССИФИКАЦИЯ, ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

И. А. Савинов

*Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева, savinovia@mail.ru*

Обобщены современные данные относительно крайне интересного с биологической точки зрения явления у растений – их способности к вегетативной подвижности, тесно связанным с вегетативным размножением и нередко замещающим собой половое воспроизведение. Изложено разнообразие форм вегетативной подвижности, сделана попытка их классификации, приведено эволюционное и прикладное значение этого явления.

Ключевые слова: вегетативная подвижность, разнообразие, классификация, эволюционное значение.

VEGETATIVE MOBILITY IN PLANTS: DIVERSITY, CLASSIFICATION, EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE

I. A. Savinov

*Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy*

Modern data regarding an extremely interesting phenomenon in plants from a biological point of view – their ability to the vegetative mobility, which is closely related to vegetative reproduction and often replaces sexual reproduction are summarized. The variety of forms of vegetative mobility is described, an attempt is made to classify them, and the evolutionary and applied significance of this phenomenon is given.

Keywords: vegetative mobility, diversity, classification, evolutionary significance.

Движение – одно из фундаментальных свойств живого. Растения традиционно характеризуются как относительно неподвижные организмы, вследствие чего у них выработались особые формы движения, тесно связанные с процессами их роста и развития. Собственно говоря, способность к росту ве-

гетативного тела – это, по сути, проявление двигательной активности. Этими вопросами интересовались еще Ч. Дарвин в труде «Способность к движению у растений» (1880) и К. А. Тимирязев в своей научно-популярной книге «Жизнь растения» (1919). Одной из форм движения у растений (в дополнение к тропизмам, настиям и нутациям) можно рассматривать их способность к вегетативной подвижности.

Вегетативная подвижность – способность растений занимать новые территории и осваивать пространства за счет перемещения вегетативного тела или его частей. Она тесно связана с жизненными формами (и даже нередко используется как один из критериев их классификации), ритмами развития и биотическим окружением видов в фитоценозе; а также с разнообразием форм вегетативного размножения. В целом, она является проявлением поведения растений (plant behavior) на организменном и надорганизменном уровнях организации живого (если включать сюда случаи конкуренции и другие формы взаимоотношений видов в фитоценозах). Вегетативно-подвижные растения – это растения, у которых дочерние организмы вегетативного происхождения развиваются на каком-либо расстоянии от материнского организма, обеспечивая их распространение (Коровкин, 2013).

Поведение растений – способность растений реагировать на воздействие экзогенных и эндогенных факторов (Жмылёв и др., 2005); проявляется прежде всего в ростовых реакциях, обновлении адсорбирующих органов; а также различных видовых адаптациях, обеспечивающих размножение и расселение, физиологических реакциях на изменения внешней среды и взаимодействия с другими организмами. К сфере поведения у растений относятся, на наш взгляд, также особенности их опыления и диссеминации (своего рода стратегии привлечения абиотических и биотических агентов), явления гетерокарпии и гетероспермии, формирования банка семян в почве, особенности диаспор и другие аспекты биологии растений.

Вегетативная подвижность отражает общую способность растений к движению и является одним из его проявлений. Для начала следует отметить, что глубокий анализ морфологической природы ползучих побегов был дан одним из основоположников современной биоморфологии – Х. Раункиером (1934), который распределил ползучие травы среди хамефитов и гемикриптофитов, подчеркнув возможность различного происхождения их специализированных побегов (столонов и плетей). Первым группу вегетативно-подвижных растений выделил Г. Н. Высоцкий (1915). На важность учета их особенностей при классификации жизненных форм обратил внимание Г. М. Зозулин (1961, 1968); большое эволюционное значение вегетативной подвижности, ее интенсификацию по ходу филогенеза (вместе с интенсификацией смены осевых систем), а также классификацию форм подвижности (шкалу ее интенсификации) предложил А. П. Хохряков (1975). Им же уместно использован термин «вегетативно-неподвижные» растения, а интенсификацию подвижности через эволюцию этот автор связывает, в первую очередь, с появлением трав (во всяком случае, именно отсутствием трав у голосемен-

ных он объясняет факт наличия у них лишь малого числа вегетативно-подвижных форм). Классификацию форм вегетативной подвижности также предложил Е. Л. Любарский (1967). Т. И. Серебрякова (1981) подробно остановилась на особенностях наземно-ползучих трав и моделях их побегообразования; а О. А. Коровкин (2013) – на высокоспециализированной форме вегетативной подвижности у столонообразующих травянистых поликарпиков.

Вегетативная подвижность тесно связана с такими формами вегетативного размножения, как сарментация и вегетативная диаспория; тогда как партикуляцию можно считать лишь начальной, хотя и чрезвычайно распространенной формой вегетативной подвижности, поскольку здесь имеет место распадение материнской особи на несколько новых (дочерних), практически без или с незначительным перемещением их в пространстве.

Поскольку для всех вегетативно-подвижных растений характерна высокая способность к вегетативному размножению, то в результате все они рано или поздно начинают существовать в виде клона (Коровкин, 2013). Естественно, при их классификации важно учитывать особенности структуры их клонов. Классификация клонов была предложена О. В. Смирновой (1987) на основании глубины омоложения вегетативных потомков и вегетативной подвижности клонов, а для столонообразующих травянистых поликарпиков – О. А. Коровкиным (2013).

Способы вегетативного размножения обычно классифицируют по морфологической природе органа, обеспечивающего размножение. Также можно поступать и в случае вегетативной подвижности. Однако с биологической точки зрения существенны не столько морфологическая характеристика процесса размножения, сколько иные его особенности, такие, как подвижность зачатков, последовательность их укоренения и обособления от материнской особи, степень ювенильности («юности») возникающих особей (Левина, 1981). Эти признаки, очевидно, имеют большое значение и при характеристике вегетативной подвижности, хотя последняя, безусловно, может и не сопровождаться вегетативным размножением (Хохряков, 1975).

Ниже приведена шкала оценки (классификация) вегетативной подвижности растений, основанная, в первую очередь, на данных Е. Л. Любарского (1967), А. П. Хохрякова (1975), Т. И. Серебряковой (1981), О. А. Коровкина (2005, 2013), но модифицированная автором с учетом более поздних исследований (включая собственные).

1. Виды, совершенно лишенные приспособлений для подвижности («простые монофиты» по Хохрякову, 1975): однолетники, многие наземные (наземнорозеточные) однодольные (за исключением луковичных), большинство деревьев, одноствольные лианы, аэроксильные кустарники, стержнекорневые древесные, полудревесные и травянистые растения, стержнестеблевые эфемероиды типа *Corydalis* и *Cyclamen*.

2. Партикулирующие монофиты: рано или поздно формирующие систему укореняющихся побегов, но длительно сохраняющие связь с материнским организмом.

2 а Прямостоячие ортотропные: большинство стержнекорневых многолетников, некоторые аэроксильные кустарники, кустарнички и полукустарнички.

2 б Простратные плагиотропные: шпалерные кустарники и кустарнички (некоторые виды можжевельников, ив).

3. Партикулирующие дернинообразующие полифиты: дерновинные злаки (рост дернины за счет внутривлагалищного ветвления); кочкообразующие осоки; большинство геоксильных кустарников, многоствольные лианы, кистекарневые многолетники, деткообразующие луковичные и клубнелуковичные без столонов.

4. Куртинообразующие полифиты: со смыканием наземных частей вследствие наличия коротких горизонтальных побегов, образующих куртины. Короткокорневищные кустарники и кустарнички, короткокорневищные многолетники. А. П. Хохряков (1975) относит к этой группе также многие стланики, которые логичнее, на наш взгляд, перенести в группу 6.

Parnassia palustris L., гемикриптофит, вид с коротким эпигеогенным ползучим корневищем и розеточной моноподиальной моделью побегообразования, обладает вегетативной подвижностью за счет формирования дочерних укореняющихся побегов в пазухах чешуевидных листьев главного корневища (Савинов, 2020). Формирует, по-видимому, клоны III типа в понимании О. А. Коровкина (2005, 2013). Парциальные клоны возникают за счет партикуляции; в итоге образуются сравнительно компактные куртины.

5. Длиннокорневищные травянистые растения (часть группы «расползающихся» по Хохрякову, 1975). Большая группа, представителей которой можно встретить среди различных таксонов высших растений, обладающих длинным ползучим корневищем, выносящим дочерние особи далеко от материнской (*Equisetum arvense* L., длинокорневищные папоротники, *Achillea salicifolia* Besser, *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, *Bistorta major* S. F. Gray, *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и мн. др.).

6. Корнеотпрысковые и ветвеукореняющиеся стланиковые формы («расползающиеся» – у Хохрякова, 1975, но без ползучих и столонообразующих трав; среди них кустарники и деревья). Примеры: *Phellodendron amurense* Rupr., многие виды *Euonymus* (Савинов, 2020). Усиление вегетативной подвижности у стелющихся, стланиковых форм уже было отмечено в литературе (Мазуренко, 1978). Стланиковые формы древесных растений, очевидно, являются своего рода аналогом наземно-ползучих многолетних трав.

Крайне интересный пример ветвеукореняющегося вечнозеленого полукустарника (стланика) или многолетнего ползучего травянистого растения – *Vinca minor* L. Это пример переходной формы между группами 6 и 7.

Про форму стлаников (*Euonymus verrucosus* Scop.), облигатных стланичков (*E. nanus* M. Vieb.), стелющихся кустарников (факультативные лесные стланцы/стланички, – *E. pauciflorus* Maxim., *E. maximowiczianus* Prokh.), облигатного стланичка из Средней Азии – *E. koopmannii* Lauche – пишут М. Т. Мазуренко и А. П. Хохряков (1977) и М. Т. Мазуренко (1978). Лианы также мо-

гут образовывать форму факультативного стланика в условиях затенения – *Celastrus orbiculatus* Thunb. (также *Tripterygium regelii* Sprague et Takeda).

7. Наземно-ползучие травянистые растения (Серебрякова, 1981; «расползающиеся» – у Хохрякова, 1975, но без представителей групп 4, 5 и 6) без специализированных побегов-столонов или «плетей».

7 а «Ползущие всем телом» с неспециализированными удлинёнными укореняющимися побегами и листьями срединной формации (*Glechoma hederacea* L., *Veronica officinalis* L., *Trifolium repens* L., *Lysimachia nummularia* L.).

7 б Со специализированными плагиотропными (анизотропными – О. А. Коровкин) побегами и листьями срединной формации – «плетьми» (*Galeobdolon luteum* L., *Hieracium pilosella* L., *Lithospermum purpureo-coeruleum* L.). *Ajuga reptans* L., по сути, является уже столонообразующим видом. Жизнеспособными остаются дочерние особи вместе с материнской. Переходная группа к следующей.

8. Столонообразующие (обоснование этой группы дано О. А. Коровкиным, 2013). Это группа растений, образующие специализированные наземные (иногда подземные или водные – И. С.) столоны с укореняющимися дочерними розетками. Она очень полиморфна и формируется на базе полурозеточной и моноподиально-розеточной моделей побегообразования. Кроме того, сами столоны имеют различную морфологическую природу. Так, в эту группу вошли растения с различными по происхождению органами вегетативного размножения, не являющиеся полными гомологами: видоизменения всего побега целиком (*Ranunculus repens* L.); видоизменённые соцветия (*Potentilla reptans* L., *P. anserina* L., *Duchesnea indica* (Andrews) T. Wolf); преобразуется лишь часть побега – *Fragaria*, *Saxifraga* (Серебрякова, 1981; Коровкин, 2013).

Столон – структура недолговечная (чаще всего один вегетационный сезон), направленная на решение конкретных задач – вегетативного расселения и снижения внутривидовой конкуренции. Интересный пример растения с зимующими столонами – *Oenothera fruticosa* L. (Черятова, 2006). Иногда столоны формируются и у водных растений, например, у водокраса, телореза, валлиснерии спиральной и др. Клубнеобразующие со столонами – *Sagittaria sagittifolia* L., *Solanum* L., *Helianthus tuberosus* L., *Oxalis tuberosa* Molina, *Trientalis europaea* L. и др. Луковичные растения широко представлены в сем. Alliaceae, Amaryllidaceae, Liliaceae и некоторых других (Артюшенко, 1970; Баранова, 1999), однако далеко не всегда у них формируются специализированные маложивущие побеги – столоны. Пример плотнорозеточного столонообразующего папоротника – *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (Храпко, 2010): вид поражает скоростью распространения дочерних розеток! Однако гораздо быстрее идет формирование столонов с дочерними луковичками у *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. f.: примерно за 15 дней (Кобозева, Шорина, 2010).

Наиболее яркими особенностями столонообразующих растений являются: 1) высокая способность к вегетативному размножению при помощи наиболее специализированных побегов – побегов вегетативного размноже-

ния; 2) стolonная часть этих побегов не только отделяет дочерний организм от материнского, но и гарантированно отдаляет их друг от друга, устраняя конкурентные отношения между ними; 3) наиболее высокая степень омоложения вегетативного потомства; 4) короткая продолжительность жизни вегетативных потомков; 5) нередко частичная или полная утрата способности к половому размножению (Коровкин, 2013).

О. А. Коровкин (2013) предложил группу столонообразующих травянистых поликарпиков разделить в зависимости от места формирования органов возобновления на **8 а столонообразующие геофиты** (среди них – клубневые, луковичные и клубнелуковичные) и **8 б столонообразующие гемикриптофиты**. Здесь остается добавить еще одну, третью подгруппу – **8 в столонообразующие гидрофиты и гелофиты**. Она оказывается довольно разнообразной по экологическим условиям (свободно плавающие на поверхности воды и прикрепленные к грунту водоемов), однако важнее здесь учитывать специфику структурной организации этих видов (Савиных, 2010), включая выявление природы столонов.

9. Вегетативно рассеивающиеся (вегетативная диаспория): вегетативные зачатки, рассеивающиеся подобно плодам и семенам. Сюда относятся «живородящие растения», с явлением вивипарии. Они обладают клубеньками, луковичками, выводковыми почками и другими структурами (Эмбриология..., 2000). Вегетативные зачатки (диаспоры) нередко расположены на столонах, что связывает растения этой группы с предыдущей. Многие водные и прибрежные растения, а также виды с вивипарией (*Saxifraga cernua* L., бриофиллум, каланхоэ, асплениум, некоторые злаки).

Очевидно, что короткочерневищные травянистые растения распределены в предлагаемой схеме между группами 3, 4, 7 (отчасти также 8). В пределах одного таксона часто можно наблюдать большое разнообразие типов подвижности. Так, среди черневищных видов рода *Allium* выделены рыхло- и плотнодерновинные, расползающиеся, короткочерневищные и длинночерневищнокустовые формы (Черемушкина, 1993). Сходную ситуацию можно выявить во многих других таксонах. Спектр выделенных типов и форм вегетативной подвижности вообще отражает различные адаптации растений к условиям среды и стратегии их расселения и возобновления.

Таким образом, вегетативная подвижность – эволюционно древнее приобретение растений. Склонность к нему, по-видимому, сформировалась еще у водорослей (разрастание нижней части таллома), а вот образование более специализированных структур для его осуществления (ползучие побеги) нужно отнести к высшим споровым растениям – плаунам, хвощам и папоротникам. Их подвижность, а А. П. Хохряков (1981) относит их к синтеломным и предпобеговым растениям, реализуется через ползучие плагиотропные побеги и черневища, что особенно ярко выражено у *Pteridium aquilinum* (Шорина, 1981). По ходу эволюции растений способность к вегетативной подвижности, безусловно, увеличивалась (Высоцкий, 1915, Зозулин, 1961, 1968; Хохряков, 1975, 1981 и др.). Эволюция ползучих трав в разных таксонах шла своими пу-

тями (они могли произойти от стелющихся древесных форм, от неползучих травянистых многолетников, от лиановидных растений), что было отмечено многими авторами (Голубев, 1965; Проханов, 1965; Гатцук, 1976; Серебрякова, 1981; Мазуренко, 1986; Нотов, 1991). Высшую степень эволюционной продвинутой вегетативной подвижности мы имеем у столонообразующих клубневых, луковичных и клубнелуковичных растений; а также вегетативно рассеивающихся растений, где вегетативные зачатки выступают своего рода аналогами плодов и семян. Сюда же можно включить интересные адаптации водных растений, способствующие занятию ими новых участков акваторий. Важно подчеркнуть, что различные варианты и формы вегетативной подвижности были реализованы в пределах одних и тех же таксонов (родов, семейств) неоднократно. Общая схема эволюции вегетативной подвижности выглядит следующим образом:

вегетативно-неподвижные растения → вегетативно-малоподвижные растения → вегетативно-подвижные растения

Прикладной аспект рассматриваемой проблемы – важность учёта способности отдельных видов растений к вегетативной подвижности при их тенденции к натурализации в новых регионах и даже возможности в будущем стать инвазионными растениями в новых условиях (скажем, при продвижении на север и северо-запад). Именно так, по нашим данным, ведут себя в Средней России такие виды бересклетов, как *Euonymus europaeus* L. и *E. nanus* M. Vieb. Это корнеотпрысковые геоксильные кустарники (первый вид иногда как небольшое деревце), часто со стелющимися побегами, которые способны далеко «уходить» от материнского растения, укореняться и захватывать новые территории. В южных регионах (Крым, Черноморское побережье Кавказа) к таким видам можно отнести *E. japonicus* Thunb. и *E. fortunei* (Turcz.) Hand.-Mazz.

Библиографический список

- Артюшенко З. Т. Амариллисовые СССР. Л.: Наука, 1970. 167 с.
- Баранова М. В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб.: Наука, 1999. 229 с.
- Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 8. Вып. 10–11. С. 1113–1443.
- Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. Т. 42. С. 55–130.
- Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 288 с.
- Жмылёв П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. Изд. 2-е. М.: Биол. ф-т МГУ, 2005. 256 с.
- Зозулин Г. М. Система жизненных форм высших растений // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 3–20.
- Зозулин Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семян растений // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 2. С. 223–233.
- Кобозева Е. А., Шорина Н. И. К вопросу о вегетативном размножении некоторых луковичных растений в связи с их жизненной формой (на примере *Tulipa biebersteiniana* и

Lilium martagon) // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 222–228.

Коровкин О. А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений. М.: Изд-во МСХА, 2005. 354 с.

Коровкин О. А. Биоморфологические особенности вегетативно-подвижных растений // Известия ТСХА. 2013. Вып. 6. С. 57–67.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.

Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во КГУ, 1967. 184 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.

Мазуренко М. Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 593–603.

Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с.

Нотов А. А. Некоторые варианты структуры побеговой системы в роде *Alchemilla* L. (Rosaceae) и их вероятные эволюционные взаимосвязи // Филогения и систематика. М.: Наука, 1991. С. 71–73.

Проханов Я. И. Возникновение двудольных многолетних трав (факты и гипотезы) // Проблемы филогении растений. М.: Наука, 1965. С. 111–123.

Савинов И. А. Архитектурный анализ представителей порядка Celastrales: структура и ритм развития побегов в связи с адаптациями видов к различным условиям среды // Сибирский экологический журнал. 2020. Т. 27. № 3. С. 375–385. doi: 10.15372/SEJ20200310

Савиных Н. П. О подходах к классификации водных растений // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 179–185.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–179.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.

Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 108 с.

Храпко О. В. Место дальневосточных папоротников в системе жизненных форм Х. Раункиера // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». Киров: Изд-во ВятГГУ, 2010. С. 104–110.

Черемушкина В. А. Корневищные виды рода *Allium* (Alliaceae): сравнительно-морфологический анализ // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 12–23.

Черятова Ю. С. Сравнительный морфогенез и структура вегетативных органов растений хозяйственно ценных видов рода *Oenothera* L.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 20 с.

Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–231.

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Ред. Т. Б. Батыгина. СПб.: Мир и семья, 2000. 639 с.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

ЦВЕТОРАСПОЛОЖЕНИЕ И СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ В РОДАХ *ATRAPHAXIS*, *BACTRIA* И *PERSEPOLIUM* (POLYGONACEAE, POLYGONOIDEAE) И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

*О. В. Юрцева*¹, *М. В. Костина*^{2,3}

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
olgayurtseva@yandex.ru

²Московский педагогический государственный университет,

³Севастопольский государственный университет,
mkostina@list.ru

Показано, что у всех исследуемых видов элементарным соцветием является тирс, который у *Bactria* и *Atraphaxis* занимает терминальное положение, а у *Persepolium* – интеркалярное или псевдотерминальное. У *Atraphaxis* исходный тип побеговых систем формировался на основе генеративных побегов. Независимо в разных субкладах рода *Atraphaxis* в результате терминальной аббревиации происходила дифференциация побегов на вегетативные и генеративные и передача функции формирования стволиков к вегетативным побегам.

Ключевые слова: соцветие, система побегов, эволюция, систематика.

FLOWER ARRANGEMENT AND SHOOT SYSTEMS IN *ATRAPHAXIS*, *BACTRIA* AND *PERSEPOLIUM* (POLYGONACEAE, POLYGONOIDEAE) AND THEIR EVOLUTIONARY TRANSFORMATIONS

*O. V. Yurtseva*¹, *M. V. Kostina*^{2,3}

¹*Lomonosov Moscow State University,*

²*Moscow Pedagogical State University,*

³*Sevastopol State University*

It was shown that all the studied species have the thyrses as an elementary inflorescence, which occupies a terminal position in *Bactria* and *Atraphaxis*, and intercalary or pseudoterminal position in *Persepolium*. In the genus *Atraphaxis*, the shoot system formed by generative shoots is a plesiomorphic state. Independently, in different subclades of the genus *Atraphaxis*, differentiation of shoots into vegetative and generative ones occurred as a result of terminal abbreviation, and vegetative shoots started to form axial system.

Keywords: synflorescence, shoot system, evolution, taxonomy.

Согласно молекулярным данным, роды *Atraphaxis* L., *Persepolium* Yurtseva & Mavrodiev и *Bactria ovezinnikovii* (Czukav.) Yurtseva & Mavrodiev образуют монофилетическую группу, сестринскую по отношению к роду *Polygo-*

num L. s.str. (Yurtseva et al., 2016; Yurtseva et al., 2017; Yurtseva & Mavrodiev 2019). S. Tavakkoli et al. (2014) понимают эту группу таксонов как *Atraphaxis* L. s. l., O. V. Yurtseva et al. (2016) придерживаются узкого понимания рода *Atraphaxis*. Виды *Atraphaxis* – небольшие кустарники или полукустарники, *Bactria ovczinnikovii* – мелкий кустарничек, *Polygonum* представлен многолетними и однолетними травами, а *Persepolium* – мелкие полукустарнички или кустарнички.

Система рода *Atraphaxis* традиционно строилась на мерности околоцветника и плода. Согласно системе О. Л. Ловелиус (1979), род *Atraphaxis* включает три секции: 1) *Atraphaxis* с димерными плодами и цветками; 2) *Tragopyrum* с тримерными плодами и околоцветниками с 5 листочками; 3) *Phytopyrum* с тримерными плодами и 5 вогнутыми листочками околоцветника. Н. В. Павлов (1936) и О. Л. Ловелиус (1979) использовали признаки побеговых систем и соцветий для выделения секций, описывая соцветия как пучки цветков или кисти. О. Л. Ловелиус обратила внимание на разное положение соцветий в побеговой системе и в секции *Tragopyrum* выделила три подсекции с соцветиями, завершающими генеративные побеги или занимающими латеральное положение на побегах прошлого года.

Цель настоящего исследования – выявить разнообразие строения соцветий, побеговых систем и положения соцветий в побеговых системах в роде *Atraphaxis* и у близких родов, а также основные направления их эволюционных преобразований. Были поставлены следующие задачи: 1) выявить разнообразие побеговых систем и соцветий у видов *Atraphaxis*, *Persepolium* и *Bactria ovczinnikovii*; 2) используя молекулярно-филогенетическое дерево и матрицу состояний морфологических признаков, методом максимальной экономии проанализировать возможные пути эволюции признаков в этой группе; 3) выяснить соответствие распределения признаков соцветий и побеговых систем по субкладам на филогенетическом дереве внутривидовому делению по системе О. Л. Ловелиус (1979).

Для этого был проведен структурно-морфологический анализ соцветий, побегов и побеговых систем для 37 видов рода *Atraphaxis*. Для каждого вида были определены состояния 15 признаков: 1) максимальная длина генеративного побега: (0) до 60 см; (1) до 20 см; (2) до 2 см; 2) максимальная длина тирса: (0) >10 см; (1) 1,5–10 см; (2) < 1,5 см; 3) число цим в тирсе: (0) >12; (1) 7–11; (2) 2–6; 4) максимальное число цветков в циме: (0) >3; (1) 1–2; (2) 1; 5) компактность тирса: (0) рыхлый; (1) от компактного до рыхлого; (2) компактный; 6) олиственность тирса: (0) фрондозно-брактеозный; (1) фрондозный; (2) брактеозный; 7) наличие паракладиев длиной < 1 см: (0) нет; (1) есть; 8) порядок развития паракладиев: (0) акропетальный; (1) базипетальный; (2) паракладиев нет; 9) силлептический вегетативный побег под синфлоресценцией: (0) нет; (1) есть; 10) флоральная зона, образованная пазушными цветоносными побегами: (0) нет; (1) есть; 11) максимальная длина вегетативного побега: (0) нет или до 5 см; (1) до 15 см; (2) до 60 см; 12) колючие побеги: (0) отсутствуют; (1) присутствует; 13) тип нарастания побегов: (0) бази-, мезосимпо-

диальный; (1) акро-, мезосимподиальный; 14) побег формирования, дающий начало стволику: (0) генеративный побег; (1) вегетативный побег; (2) генеративный и вегетативный побеги; 15) положение тирса: (0) интеркалярное и псевдотерминальное; (1) терминальное.

Затем был проведен Maximum Parsimony (MP) анализ молекулярных данных в программе WinClada, version 1.00.08. (Nixon, 2002). Для этого использовали матрицу последовательностей из трех объединенных участков cpDNA (*rpl32-trnL* (UAG) region and cpDNA *trnL* intron (UAA) + *trnL-trnF* IGS region), включающую 37 видов *Atraphaxis*, *Bactria ovczinnikovii*, 5 видов рода *Persepolium*, и *Polygonum aviculare* в качестве внешней группы. Методы выделения ДНК и получения последовательностей описаны О. В. Yurtseva et al. (2022). Для анализа трансформации признаков была использована матрица состояний 15 признаков, которые были оптимизированы на молекулярном филогенетическом дереве методом MP в программе WinClada (Nixon, 2002). Для оптимизации признаков была взята топология первого самого короткого дерева, сгенерированного при MP анализе молекулярных данных. Узлы, не имевшие поддержки, были коллапсированы. Состояния признаков *A. suaedifolia* были помечены как неизвестные. Все признаки, включенные в анализ, рассматривали как неупорядоченные.

Результаты исследования показали, что у всех исследуемых видов элементарное соцветие – тирс из многочленных монохазиев, сидящих в пазухах развитых листьев (фрондозный тирс) или брактей, иногда редуцированных до раструба (брактеозый тирс), или происходит постепенная редукция листьев (фрондо-брактеозный тирс). В зависимости от размеров тирса и числа цим, расстояния между ними, тирсы бывают рыхлые или компактные, а число цветков в цимах варьирует от 1 до 3 и более. При этом, если у *Polygonum aviculare* и *Persepolium* тирсы занимают интеркалярное и (или) псевдотерминальное положение и начинаются от самого основания генеративного побега, то у *Bactria* и *Atraphaxis* формируются только терминальные тирсы. Вероятно, *Atraphaxis* произошли от предков с интеркалярным или псевдотерминальным цветорасположением.

Структурный анализ побеговых систем *Atraphaxis* показал, что у одних видов основные скелетные оси, в том числе и стволики, образуются на основе генеративных побегов. Эти побеги, помимо функции семенного размножения, выполняют ассимилирующую функцию и функцию омоложения побеговой системы. У других видов степень участия генеративных побегов в построении куста может значительно варьировать, но функцию основных скелетных осей (стволиков) выполняют наиболее мощные вегетативные побеги, развивающиеся из приземно или подземно расположенных почек. Кроме того, существуют виды, у которых основные скелетные оси могут формироваться на основе как генеративных, так и вегетативных побегов.

У *Polygonum*, *Bactria*, *Persepolium* и у части видов *Atraphaxis* из секции *Tragopyrum* побегами формирования служат генеративные побеги. Поскольку представители внешней группы (*Polygonum*), *Persepolium* и виды *Atraphaxis*,

занимающие положение в базальных субкладах клады *Atraphaxis*, имеют именно этот тип побеговой системы, он может считаться плезиоморфным состоянием для *Atraphaxis*. Становление форм с дифференциацией побегов на вегетативные и генеративные, которое наблюдается параллельно и независимо в разных субкладах клады *Atraphaxis* (у части видов секции *Tragopyrum* и в секции *Physopyrum*) произошло путем выпадения последней стадии развития наиболее мощных генеративных побегов, выполняющих функцию стволиков – стадии образования терминального соцветия (терминальная аббревиация). На следующий год из образующихся на этих побегах почек регулярного возобновления развивались генеративные побеги, имеющие меньшие размеры, чем материнский. Уменьшение размеров генеративных побегов, компактизация тирсов путем сокращения числа цим способствовали более быстрому и раннему цветению, что немаловажно в районах с засушливым климатом.

Ассимиляционная функция коротких генеративных побегов может усиливаться за счет развития под соцветием силлептических вегетативных побегов. Появление таких побегов наблюдается параллельно и независимо у видов разных субклад (т. е. гомопластически) с вегетативными побегами формирования.

Колючие побеги возникают параллельно в разных субкладах рода *Atraphaxis*, за исключением субклад, объединяющих виды, у которых функцию побегов формирования выполняют только генеративные побеги (часть видов секции *Tragopyrum*). Колючие генеративные побеги с интеркалярным положением тирса присутствуют и у *Persepolium spinosum*.

Дифференциация побегов на вегетативные и генеративные может быть отмечена как основная тенденция в преобразовании побеговых систем в роде *Atraphaxis*. Она создает возможности для построения жизненной формы кустарника (кустарничка). У видов с генеративными побегами формирования после отмирания объемного терминального соцветия в составе многолетней осевой системы нередко сохраняется лишь базальная часть побега. В связи с этим виды, обладающие генеративными побегами формирования, имеют жизненную форму полукустарничка или полукустарника.

Виды секции *Atraphaxis*, образующей отдельную субкладу, формируют стволики на основе как генеративных, так и вегетативных побегов, имеют параклады менее 1 см в длину, очень короткие тирсы из 4–6 цим, число цветков в которых нередко редуцировано до 1. Наличие флоральной зоны из силлептических пазушных побегов, несущих тирсы, характерно только для видов секции *Atraphaxis* и *A. kamelinii*, который предположительно является гибридом с участием видов секции *Atraphaxis* (Yurtseva et al., 2022).

Для видов секции *Tragopyrum*, которая не является монофилетической группой, побегами формирования могут служить как генеративные, так и вегетативные побеги. Подсекции, описанные О. Л. Ловелиус в секции *Tragopyrum*, имеют либо первый, либо второй тип побеговых систем и образуют на пластидном дереве отдельные субклады. Для первых характерны

рыхлые длинные тирсы, для вторых – компактные тирсы с монохазиями из двух и более цветков, под которыми могут формироваться паракладии длиной более 1 см.

По строению побеговой системы *A. teretifolia* из секции *Physopyrum* сходен с видами секции *Tragopyrum*, имеющими вегетативные побеги формирования, однако тирсы здесь компактные и фрондозные.

Bactria ovczinnikovii имеет побеговую систему, образованную генеративными побегами, и по характеру роста и строению генеративных побегов близка к некоторым видам *Atraphaxis*.

Виды *Persepolium* отличаются от *Bactria ovczinnikovii* и *Atraphaxis* строением генеративных побегов, которые имеют крайне редуцированную вегетативную зону и интеркалярное или псевдотерминальное положение фрондозного или фрондо-брактеозного тирса.

Авторы благодарят Д. Д. Соколова за помощь в осуществлении МР анализа. Работа была поддержана РФФИ, проект 20-04-00033.

Библиографический список

Ловеллус О. Л. Систематический обзор рода *Atraphaxis* L. (Polygonaceae) // Новости систематики высших растений. 1979. Т.15. С. 114–128.

Павлов Н. В. *Atraphaxis* L. // Флора СССР. Т. 5. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1936. С. 501–527.

Nixon K. C. WinClada, version 1.00.08. Computer program published and distributed by the author, Ithaca. 2002. Available at: <http://www.cladistics.com>

Tavakkoli S., Kazempour Osaloo S., Mozaffarian V., Maassoumi A. A. Molecular phylogeny of *Atraphaxis* and the woody *Polygonum* species (Polygonaceae): taxonomic implications based on molecular and morphological evidence // Plant Systematics and Evolution. 2014. Vol. 301(4). Pp. 1157–1170. <http://doi.org/10.1007/s00606-014-1140-7>

Yurtseva O. V., Kuznetsova O. I., Mavrodiya M. E., Mavrodiya E. V. What is *Atraphaxis* L. (Polygonaceae, Polygoneae): cryptic taxa and resolved taxonomic complexity instead of the formal lumping and the lack of morphological synapomorphies // PeerJ 4. 2016. e1977. Pp. 1–50. <http://doi.org/10.7717/peerj.1977>

Yurtseva O. V., Severova E. E., Mavrodiya E. V. *Persepolium* (Polygonaceae): a new genus in Polygonaceae based on conventional maximum parsimony and three-taxon statement analyses of a comprehensive morphological dataset // Phytotaxa. 2017. Vol. 314. Pp. 151–194. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.314.2.1>

Yurtseva O. V., Mavrodiya E. V. *Caelestium* genus novum (Polygonaceae, Polygoneae): evidence based on the results of molecular phylogenetic analyses of tribe Polygoneae, established with consideration of the secondary structure of the ITS nrDNA regions // Новости систематики высших растений. 2019. Vol. 50. Pp. 47–79. <https://doi.org/10.31111/novitates/2019.50.47>

Yurtseva O. V., Deviatov A. G., Sokoloff D. D. Exocarp structure in the genus *Atraphaxis* (Polygonaceae, Polygoneae) // Plant Systematics and Evolution. 2022. Vol. 308. Pp. 1–25. <https://doi.org/10.1007/s00606-022-01824-0>

ВАЖНО ЛИ СОЧЕТАТЬ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ С ТРАДИЦИОННЫМИ ПОДХОДАМИ К МИКРОСИСТЕМАТИКЕ?

Е. А. Беляков^{1,2}, О. А. Капитонова^{1,3}

¹*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,*

²*Череповецкий государственный университет,
euganybeliakov@yandex.ru*

³*Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, kapoa.tkns@gmail.com*

Исключение морфологического подхода при решении вопросов таксономии только на молекулярном уровне (при применении классических, широко используемых праймеров), может способствовать необоснованному укрупнению таксонов в результате слияния одних видов с другими.

Ключевые слова: Phragmites, Typha, Sparganium, молекулярная систематика, морфология.

IS IT IMPORTANT TO COMBINE MOLECULAR PHYLOGENETIC ANALYSIS WITH TRADITIONAL APPROACHES TO MICROSYSTEMATICS?

E. A. Belyakov^{1,2}, O. A. Kapitonova^{1,3}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS,*

²*Cherepovets State University*

³*Tobolsk Complex Scientific Station of Ural Branch of the RAS*

The exclusion of the morphological approach in solving problems of taxonomy only at the molecular level (when using only classical, widely used primers) may contribute to the unreasonable enlargement of taxa as a result of the merger of some species with others.

Keywords: Phragmites, Typha, Sparganium, molecular systematics, morphology.

Считается, что проведение генетических исследований видового разнообразия и видового полиморфизма с использованием различных ДНК-маркеров – это наиболее эффективный инструмент при исследовании сложных групп растений (Кутлунина, Ермошин, 2017; Нигматуллина и др., 2018). Между тем, именно сочетание этого метода с традиционными подходами к микросистематике по-прежнему остаётся наиболее перспективным подходом к достижению поставленных целей (Синюшин, 2010). Однако тренд на автоматизацию систематики, наблюдаемый в настоящее время, в дальнейшем может привести «...не к смерти этой научной дисциплины, но к драматическому обеднению ее содержания, примитивизации, а также полной утрате творче-

ского, «персоналистского» начала в ней...» (Винарский, 2022, с. 219). Это подтверждается тем, что в современных обобщающих ботанических работах морфологическое знание используется все слабее для широких сравнений, поэтому общие морфологические тенденции и закономерности выпадают из поля зрения исследователей, а работы все больше становятся похожими на сводки по таксономии (Мейен, 2014). В настоящее время, такой подход широко распространён и при изучении целого ряда сложных групп растений вод, нередко характеризующихся фенотипической пластичностью, полиплоидией и межвидовой гибридизацией (Lambertini et al., 2006; Kim, Choi, 2011; Koutecky et al., 2022). Примером сказанному выше служат практически космополитичные роды *Phragmites* Adans. (Lambertini et al., 2006; Носов и др., 2020), *Typha* L. (Guisinger et al., 2010; Zhou et al., 2016, 2018 и др.) и *Sparganium* L. (Sulman et al., 2013; Pířová, Fér, 2020). На примере их мы и попытаемся рассмотреть применимость классических методов молекулярно-филогенетического анализа.

Установление видовой принадлежности конкретного образца не всегда помогает решить исследование участков ядерной и хлоропластной ДНК при помощи широко применяемых праймеров. Так, например, в рамках рода *Phragmites* давно велись споры о самостоятельности *P. altissimus* Mabilie по отношению к *P. australis* (Cav.) Steud. Ряд исследователей (Цвелев, 1976; Папченков, 2008; Цвелёв, Пробатова, 2019) рассматривают оба таксона в качестве отдельных видов, в то время как другие (Скворцов, 2006; Lambertini et al., 2006; Маевский, 2014) считают *P. altissimus* внутривидовой единицей *P. australis*, не имеющей большой таксономической ценности.

Недавно проведенное исследование образцов *P. altissimus* и *P. australis* показало, что последовательности района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 различаются большим числом однонуклеотидных замен и делеций (Носов и др., 2020). При этом, по хлоропластным последовательностям trnL–trnF оба вида не показали значимых отличий между собой (Носов и др., 2020). Нами (Капитонова и др., 2020), в свою очередь, были показаны статистически достоверные морфологические отличия (по высоте, числу узлов и толщине репродуктивного побега у основания и под соцветием, длине соцветия, ширине и длине листьев) *P. altissimus* от *P. australis*. Основываясь на молекулярно-филогенетических и морфологических данных, мы считаем эти таксоны самостоятельными видами.

У другого нашего объекта исследования – представителей рода *Sparganium*, дела с определением таксономического статуса отдельных таксонов обстоит несколько сложнее, чем у тростников. По-прежнему у ряда авторов имеется неоднозначное отношение к некоторым таксонам секции *Erecta* Aschers. et Graebner подрода *Sparganium*. Одними исследователями они возводятся в ранг видов (Юзепчук, 1934; Цвелев, 2000 и др.), а другими – в ранг подвидов или форм (Rothert, 1910; Cook, Nicholls, 1987; Pířová, Fér, 2020 и др.). В последнем случае, в рамках *S. erectum* s.l. нередко рассматриваются три подвида (*S. erectum* subsp. *erectum* L., *S. erectum* subsp. *microcarpum* (Neu-

man) Domin; *S. erectum* subsp. *neglectum* (Beeby) K. Richt.). Эти таксоны могут быть идентифицированы только по зрелым плодикам (Юзепчук, 1934; Cook, Nicholls, 1987; Pířová, Fér, 2020).

Сравнительный анализ исследованных образцов у *S. erectum* subsp. *erectum*, *S. erectum* subsp. *microcarpum* и *S. erectum* subsp. *neglectum* показал, что изученные таксоны оказались близки по ITS-региону (ITS1-5.8SpPHK-ITS2). Аналогичные результаты по представителям этого подрода были получены нами и при секвенировании участка межгенного спейсера trnL-trnF (использовали праймеры TabC и TabD). В ходе сравнительного анализа образцов разного географического происхождения нами было обнаружено лишь три переменных позиции и ни одной парсимонично информативной замены. Это также указывает на близость образцов по данному генетическому маркеру. Таким образом, мы не смогли собрать убедительные доказательства видового статуса данных таксонов. При этом, кроме различия в морфологических характеристиках плодиков, все указанные подвиды имеют более-менее очерченный ареал и, не смотря на его перекрытие у некоторых таксонов, они смогли занять свои собственные экологические ниши (Беляков, 2016).

Позднее чешские исследователи S. Pířová и T. Fér (2020) путем изучения полиморфизма длины амплифицированных фрагментов данных (AFLP-анализ) установили четыре группы таксонов с различными размерами генома, в значительной степени соответствующие морфологическим особенностям трех указанных нами подвидов и одного гибрида – *S. erectum* subsp. *oocarpum* (*S. erectum* subsp. *erectum* × *S. erectum* subsp. *neglectum*). Однако данные исследователи (Pířová, Fér, 2020) так и не решились рекомендовать перевести указанные подвиды в статус отдельных видов.

Мы с коллегами из лаборатории биосистематики и цитологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН попытались установить таксономический статус исследованных представителей секции *Erecta* путем применения методов секвенирования нового поколения (Next-Generation Sequencing, NGS). В нашем случае подготовку библиотеки ITS1 и секвенирование вели на Illumina MiSeq (Центр «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» Всероссийского научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии (Санкт-Петербург, Россия)). Установлено, что каждый исследованный таксон имел свой набор и соотношение риботипов (данные не опубликованы). При этом, некоторые, казалось бы, специфичные риботипы для одного таксона могли встречаться у других таксонов в меньшем количестве. Таким образом, морфологические особенности плодиков, проявляющаяся экологическая и географическая дифференциация, а также различия в размерах генома, индивидуальном наборе и соотношении риботипов, наталкивает нас на мысль о том, что *S. erectum* s.l. необходимо разделить на три вида. Однако полученные нами данные по NGS-секвенированию не позволяют нам с высокой вероятностью утверждать о необходимости перевода подвидов *S. erectum* s.l. в статус видов, так как можно

предположить, что мы имеем дело с активно продолжающимися процессами видообразования в этой группе таксонов.

Еще одним интересным видом является *S. rothertii*, выделенный Н. Н. Цвелевым (1984) на базе узколистных популяций *S. emersum* из Забайкалья, юга Хабаровского края, Приморья, Курильских островов, Японии и Северо-Восточного Китая (Цвелев, 1984; Бобров, Мочалова, 2014; Bobrov et al., 2021). В отличие от *S. emersum* (в его классическом понимании), *S. rothertii* имеет более узкие килеватые листья (2–3,5 мм шириной), пыльники 1–1,3 мм длиной (дл.), рыльцевую часть столбика 1–1,7 мм дл., широковеретеновидные плодики (на ножке) 3–3,8 см дл. (Цвелев, 1984). Несмотря на указанные морфологические различия, европейские, китайские и японские исследователи определяют его как *S. emersum* (Cook, Nicholls, 1986; Takakashi, 2015 и др.). Наши ученые также считают *S. rothertii* критическим таксоном, самостоятельность которого от *S. emersum* сомнительна (Бобров, Мочалова, 2014; Бобров и др., 2021). Между тем, А. А. Бобров с соавт. (2021) изучили полученные ими молекулярно-генетические данные (не опубликованы) с образцов из о-ва Сахалин, которые по морфологическим характеристикам соответствовали *S. rothertii*. Оказалось, что исследованные образцы «...не имели гибридного происхождения и принадлежат к какой-то особой генетической линии, близкой к *S. emersum*...» (Бобров и др., 2021, с. 905). Мы провели генетический анализ ITS-района (ITS1-5.8SpPHK-ITS2) образца *S. rothertii* с территории Иркутской области. В результате этого нами также была подтверждена близость исследованного нами образца к *S. emersum*. Различия между прибайкальским образцом *S. rothertii* и европейскими образцами *S. emersum* были связаны с наличием двух нуклеотидных замен и одной делеции (данные не опубликованы). Кроме того, нами было выполнено NGS-секвенирование на образце *S. emersum* из европейской части России и двух образцах *S. rothertii* из Прибайкалья. Оно выявило существенные различия в наборе и комбинации имеющихся риботипов (данные не опубликованы) у исследованных европейского и прибайкальских (последние оказались сходны) образцов. На основании полученных нами данных по NGS-секвенированию и имеющихся морфологических различий, полагаем, что *S. rothertii* должен быть отделен от *S. emersum* и признан самостоятельным видом.

Сложности в подтверждении видовой принадлежности ряда таксонов есть и в роде *Typha*. Так, П. А. Волкова и А. А. Бобров (Volkova, Bobrov, 2022) считают, что современная таксономия рогозов, построенная на морфологических признаках, сбивает с толку и вводит в заблуждение исследователей. Выполнив секвенирование целого ряда таксонов (секвенировали межгенный спейсер *trnL* cpDNA), они лишь вновь подтвердили наличие четырех видов рогозов (*T. shuttleworthii*, *T. laxmannii*, *T. angustifolia* и *T. latifolia*), принятых ранее в Европе (Cook, 1980). Заметим, что к аналогичному заключению пришли ранее и другие исследователи (Kim, Choi, 2011; Ciotir, Freeland, 2016; Zhou et al., 2016, 2018). Указанное выше исследование (Volkova, Bobrov, 2022) показало, что *T. caspica*, *T. elata*, *T. incana*,

T. krasnovae, *T. rossica* оказались генетически идентичны *T. latifolia*, а *T. foveolata*, *T. austro-orientalis*, *T. elatior*, *T. angustata*, *T. linnaei* – генетически идентичны *T. angustifolia* (Volkova, Bobrov 2022). Отметим, что монофилия *T. domingensis* была ранее доказана (Zhou et al., 2018).

По нашему мнению, оценка таксономического разнообразия рода *Typha* только на основе молекулярной систематики выглядит не совсем корректно, т. к. исследователями часто не учитывается весь спектр диагностических признаков (Kronfeld, 1889; Мавродиев, 1999; Капитонова и др., 2012; Мавродиев, Капитонова, 2015). В этой связи показательным является недавний пример. Так, в текущем году на базе последовательностей гена (*rpl32* и *rpl32-trnL*) *cpDNA* был описан новый вид – *T. lepechinii*, близкий к *T. shuttleworthii* (Kapitonova et al., 2022). Работа была проведена на имеющихся в генбанке образцах (Guisinger et al., 2010; Zhou et al., 2018; Volkova, Bobrov, 2022). С кладистической точки зрения *T. lepechinii* представляет собой не что иное, как исходное родство/близость, полученное из кладистического анализа данных последовательности *cpDNA*: вид отличается от родственного ему *T. shuttleworthii* четырьмя однонуклеотидными позициями и двумя вставками гена *rpl32* и межгенным спейсером *rpl32-trnL* (*cpDNA*), в то время как с морфологической точки зрения он отличается от всех рогозов *sect. Ebracteolatae* по внешней форме, а также по географическому распространению (Kapitonova et al., 2022).

Показанные примеры говорят о том, что, занимаясь молекулярной систематикой, надо знать, уметь видеть и различать морфологические признаки исследуемой группы растений. Современный пул методов молекулярной систематики должен быть лишь инструментом доказательства видовой принадлежности и родства того или иного таксона, а не кладистическим диагнозом, на основе которого нам нередко демонстрируется «низкая поддержка» нашей теории.

Благодарим за помощь Ю. В. Михайлову, Э. М. Мачса, П. М. Журбенко, А. В. Родионова (лаборатория биосистематики и цитологии БИН РАН), Е. В. Мавродиева (Музей естественной истории Университета Флориды) и А. Г. Лапирова (лаборатория высшей водной растительности ИБВВ РАН).

Библиографический список

Беляков Е. А. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Typhaceae): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2016. 23 с.

Бобров А. А., Волкова П. А., Иванова М. О., Тихомиров Н. П. Дополнения к списку водных сосудистых растений острова Сахалин // Бот. журн. 2021. Т. 106. № 9. С. 902–907. doi: 10.31857/S0006813621090039

Бобров А. А., Мочалова О. А. Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам якутских гербариев // Новости сист. высш. раст. 2014. Т. 45. С. 122–144.

Винарский М. В. Систематика наших дней: путь к новому синтезу или бесконечный тупик? // Успехи соврем. биол. 2022. Т. 142. № 3. С. 213–222. doi: 10.31857/S0042132422030097

Капитонова О. А., Платунова Г. Р., Беляков Е. А. К морфологии *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilie (Poaceae) // Гидрботаника 2020: материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам. Ярославль: Филигрань, 2020. С 70–71.

Капитонова О. А., Платунова Г. Р., Капитонов В. И. Рогозы Вятско-Камского края: монография. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. 190 с.

Кутлунина Н. А., Ермошин А. А. Молекулярно-генетические методы в исследовании растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2017. 142 с.

Мавродиев Е. В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1999. 19 с.

Мавродиев Е. В., Капитонова О. А. Таксономический состав рогозовых (Typhaceae) флоры европейской части России // Новости сист. высш. раст. 2015. Т. 46. С. 5–24.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е исправл. и доп. изд-е. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.

Мейен С. В. Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // *Lethaea rossica*. 2014. Т. 9. С. 35–42.

Нигматуллина Н. В., Кулуев А. Р., Кулуев Б. Р. Молекулярные маркеры, применяемые для определения генетического разнообразия и видоидентификации дикорастущих растений // Биомика. 2018. Т. 10. № 3. С. 290–318. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-39

Носов Н. Н., Гнутиков А. А., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Конечная Г. Ю., Родионов А. В. О различии видов тростника (*Phragmites*, Poaceae) по молекулярно-филогенетическим данным // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2020. Т. 19. № 1. С. 8–13. doi: 10.14258/pbssm.2020002

Папченков В. Г. О распространении *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabilie (Poaceae) // Российский журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 36–41.

Синюшин А. А. Современные подходы к идентификации видов на примере высших водных растений // Гидрботаника 2010: материалы I(VII) Междунар. конф. по водным макрофитам. Ярославль: «Принт-Хаус», 2010. С. 38–43.

Скворцов А. К. Флора нижнего Поволжья. Т. 1. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 435 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. М.: Наука, 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 232–242.

Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХВА, 2000. 781 с.

Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. Злаки России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2019. 646 с.

Юзепчук С. В. Сем. XVI. Ежеголовниковые – Sparganiaceae Engl. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. I. С. 219–229.

Ciotir C., Freeland J. R. Cryptic intercontinental dispersal, commercial retailers, and the genetic diversity of native and non-native cattails (*Typha* spp.) in North America // *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 768. Pp. 137–150. doi: 10.1007/s10750-015-2538-0.

Cook C. D. K. Typhaceae // *Flora Europaea*. Vol. 5. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. Pp. 275–276.

Cook C. D. K., Nicholls M. S. A Monographic Study of the Genus *Sparganium*. Part 1: Subgenus *Xanthosparganium* // *Bot. Helv.* 1986. Vol. 96. № 2. Pp. 213–267.

Cook C. D. K., Nicholls M. S. A Monographic Study of the Genus *Sparganium*. Part 2: Subgenus *Sparganium* // *Bot. Helv.* 1987. Vol. 97. № 1. Pp. 1–44.

Guisinger M. M., Chumley T. W., Kuehl J. V., Boore J. L., Jansen R. K. Implications of the plastid genome sequence of *Typha* (Typhaceae, Poales) for understanding genome evolution in Poaceae // *J. Mol. Evol.* 2010. Vol. 70. No. 2. Pp. 149–166.

Kapitonova O. A., Muldashev A. A., Platonova G. R., Mavrodiev E. V. *Typha lepechinii* Mavrodiev et Kapit. sp. nov. (Typhaceae Juss.) – A New Endangered Endemic Cattail in the

Outmost East of European Russia // Taxonomy. 2022. Vol. 2. No. 2. Pp. 180–195. doi: 10.3390/taxonomy2020014

Kim C., Choi H. K. Molecular systematics and character evolution of *Typha* (Typhaceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequence data // Taxon. 2011. Vol. 60. No. 5. Pp. 1417–1428. doi: 10.1002/tax.605017

Koutecky P., Prancl J., Kosnar J., Koutecká E., Hanzlíčková J., Lucanová M., Nejedlá M., Kaplan Z. Waking up from a taxonomist's nightmare: emerging structure of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) in central Europe based on molecular data and genome sizes // Bot. J. Linn. Soc. 2022. Vol. 198. Is. 4. Pp. 417–437. doi: 10.1093/botlinnean/boab063

Kronfeld M. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. (Typhinae Agdh., Typhaceae Schur – Engl.) // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1889. Bd. 39. Ss. 89–192.

Lambertini C., Gustafsson M. H. G., Frydenberg J., Lissner J., Speranza M., Brix H. A phylogeographic study of the cosmopolitan genus *Phragmites* (Poaceae) based on AFLPs // Pl. Syst. Evol. 2006. Vol. 258. Pp. 161–182. doi: 10.1007/s00606-006-0412-2

Pišová S., Fér T. Intraspecific differentiation of *Sparganium erectum* in the Czech Republic: molecular, genome size and morphometric analysis // Preslia. 2020. Vol. 92. No. 2. Pp. 137–165. doi: 10.23855/preslia.2020.137

Rothert W. A. Übersicht der Sparganien des Russischen Reiches (zugleich Europas). Труды Ботанического сада Юрьевского университета. 1910. Т. 11. No. 1. С. 11–32.

Sulman J. D., Drew B. T., Drummond C., Hayasaka E., Sytsma K. J. Systematics, biogeography, and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): diversification of a Widespread, aquatic lineage // Am. J. Bot. 2013. Vol. 100. No. 10. Pp. 2023–2039. doi: 10.3732/ajb.1300048

Takahashi H. Plants of the Kuril Islands. Sapporo: Hokkaido University Press, 2015. 78 pl. + x + 509 p.

Volkova P. A., Bobrov A. A. Easier than it looks: Notes on the taxonomy of *Typha* L. (Typhaceae) in East Europe // Aquat. Bot. 2022. Vol. 176. No. 7. Pp. 103453. doi: 10.1016/j.aquabot.2021.103453

Zhou B., Tu T., Kong F., Wen J., Xu X. Revised phylogeny and historical biogeography of the cosmopolitan aquatic plant genus *Typha* (Typhaceae) // Sci. Rep. 2018. Vol. 8. No. 1. Pp. 8813. doi: 10.1038/s41598-018-27279-3

Zhou B., Yu D., Ding Z., Xu X. Comparison of genetic diversity in four *Typha* species (Poales, Typhaceae) from China // Hydrobiologia. 2016. Vol. 770. Pp. 117–128. doi: 10.1007/s10750-015-2574-9

РАЗДЕЛ II БИОМОРФОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ И ПОЛУДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

АРХИТЕКТУРНАЯ ЕДИНИЦА У *QUERCUS ROBUR* L. И ПУТИ ЕЕ РЕАЛИЗАЦИИ

М. Н. Стаменов
ФГБУ «Заповедник «Воронинский»,
mstv-eiksb@inbox.ru

В работе обобщены промежуточные результаты исследований архитектурной единицы (АЕ) у *Quercus robur* L. Показано, что АЕ реализуется в виде серии архитектурных типов (АТ), которые различаются по особенностям конфигурации, нарастания и ветвления основных осей кроны. АТ обладают различной экотопической привязкой и набором вариаций в зависимости от природной зоны. Выявлено 10 путей преобразования исходных АТ в онтогенезе.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., архитектурная единица, архитектурный тип, побеговая система.

ARCHITECTURAL UNIT IN *QUERCUS ROBUR* L. AND THE WAYS OF ITS REALIZATION

M. N. Stamenov
Voroninsky nature reserve

The intermediate results of studying of the architectural unit (AU) in *Quercus robur* L. are summarized. It is shown that AU realizes with a range of the architectural types (AT). The ATs differ in configuration, increment and branching patterns of the main axes of crown. Depending on the biome the ATs correspond to various types of communities and form a specific set of variations. 10 ways of ontogenetic transformation of the initial ATs are detected.

Keywords: *Quercus robur* L., architectural unit, architectural type, shoot system

Габитус столь сложного объекта биоморфологического исследования, как дерево, можно проанализировать через серию приближений. На уровне жизненной формы (ЖФ) можно определить направление роста главной оси и

число таких осей (Серебряков, 1962; Восточноевропейские..., 2004). На уровне архитектурной модели (АМ) определяются самые общие параметры, характеризующие нарастание и ветвление осей, а также расположение генеративных органов (Hallé et al., 1978). Архитектурная единица (АЕ) показывает видоспецифическую реализацию АМ (Barthelemy, Caraglio, 2007). Фактически на уровне АЕ распознаются те признаки, которые делают геометрию расположения и соподчинения осей и систем осей особи узнаваемыми. Интересен вопрос «диапазона» АЕ, иными словами, того, какова экологически и онтогенетически обусловленная изменчивость структур в ее пределах. Многолетние исследования коллектива под руководством И. С. Антоновой (Антонова и др., 2001; Антонова, Шаровкина, 2011) показывают, что у ряда видов варьирование внутри АЕ носит прежде всего количественный характер. В частности, к таким видам относятся представители рода *Tilia*. Вместе с тем, у такого лесообразователя, как *Quercus robur* L., издавна отмечено большое разнообразие форм (Царев и др., 2003). Они представлены не только широко известными фенологическими разностями, но и морфологическими вариациями (Иванова, Мазуренко, 2013). Поэтому важно исследовать соотношение между качественной и количественной вариабельностью у особей *Q. robur* в пределах его огромного ареала. Закономерным становится и вопрос о выраженности дискретных подразделений АЕ у данного вида. В связи с этим автор хотел бы представить перед биоморфологической общественностью результаты многолетних исследований по организации габитуса у *Q. robur* на различных иерархических уровнях побеговых систем и их динамику в онтогенезе.

На основе архитектурного анализа свыше 200 виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur*, произрастающих в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов на юге Московской области и в заповеднике «Калужские Засеки» в Калужской области, была предложена типология габитусов у данного вида (Стаменов, 2020). Было введено понятие архитектурного типа (АТ). АТ объединяет особи с общими характеристиками конфигурации, нарастания и ветвления осей, прежде всего на уровне ствола и ветвей от ствола. При этом было установлено, что АТ приурочены к определенным диапазонам освещенности сообщества. В связи с этим названия для АТ были даны по экотопическому признаку:

- 1) «Луговой» (мезофитные луга);
- 2) «Опушечный» (разреженные березняки и сосняки);
- 3) «Лесные» (1 и 2) (сомкнутые сосняки и березняки). Индексы 1 и 2 связаны с биоморфологическими различиями между типами при, в целом, общей экотопической приуроченности (табл.).

Как можно увидеть, в ряду от «Лугового» к «Лесным» АТ снижается доля гемисимподиальных цепочек в составе скелетных осей и упрощается ветвление основных конструктивных единиц кроны. Вместе с тем, при наибольшем затенении наблюдается и образование сложных надпобеговых сим-

подиальных комплексов в системах разного ранга – от фрагментов ветви до кроны в целом.

Таблица

Характеристики архитектурных типов *Quercus robur* в природных зонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов

Признак	Архитектурные типы			
	«Луговой»	«Опушечный»	«Лесной 1»	«Лесной 2»
Форма кроны	Яйцевидная, эллиптическая	Неправильно-цилиндрическая	Неправильно-цилиндрическая	Определяется формой осей, замещающих ствол
Ствол	Ортотропный гемисимподиальный ярусы ветвей	Ортотропный гемисимподиальный Ярусы ветвей редки	Ортотропный с сочетанием гемисимподиальных и симподиальных участков Ярусы ветвей редки	Базально ортотропный, затем образует Y-, T-, L-образные структуры и/или их сочетания
Скелетные ветви от ствола	Нижние – плагиотропные гемисимподиальные и симподиальные средние и верхние – косо-направленные гемисимподиальные	Крона не зонирована Плагиотропные и косо-направленные гемисимподиальные	Крона не зонирована Сочетание ветвей всех вариантов ориентации Гемисимподиальные и симподиальные с ложнодихотомическими структурами в кроне одной особи	
Многолетняя побеговая система	Регулярные гипотонные на косо-направленных ветвях в том числе на основе рДПС	Нерегулярные с разной ориентацией гемисимподиальные и симподиальные		
Двухлетняя побеговая система	Нижние ветви – зДПС, нДПС, оДПС Средние и верхние ветви – оДПС и рДПС с разным числом б. п. (до 14)	зДПС, нДПС, оДПС рДПС редки обычно до 5 б. п.		

Примечание: нарастание дано по Е. Л. Нухимовскому (1997); иерархические уровни побеговых систем взяты по И. С. Антоновой и Е. В. Фатьяновой (2016) с авторскими дополнениями (Стаменов, 2020); з-, н-, о- и рДПС – заполняющие, несущие, основные и ростовые ДПС соответственно; б. п. – боковые побеги

Впоследствии мы проследили онтогенетические преобразования выделенных АТ (Стаменов, 2021, 2022) на примере особей генеративного периода онтогенеза, произрастающих в нагорных и байрачных дубравах северной лесостепи Куликова поля и в засечных лесах Ясной поляны. С учетом количественной и качественной трансформации побеговых систем исходный АТ устанавливали по определенным диагностическим признакам:

1) «Луговой» АТ – гемисимподиальный ствол и ветви от ствола; ветви ориентированы косо; возможно наличие «ложных» мутовок и отмирающих или отмерших плагиотропных ветвей в нижней части ствола;

2) «Опушечный» АТ – в целом гемисимподиальный ствол с небольшими «волнами»; сочетание косонаправленных и плагиотропных гемисимподиальных ветвей;

3) «Лесные» АТ – устойчивое симподиальное нарастание скелетных осей с образованием различных надпобеговых симподиальных комплексов.

Количественные и качественные трансформации были систематизированы с выделением 10 путей трансформации. В зависимости от доли скелетных осей, которые были затронуты соответствующим путем трансформации, пути относили к основным или неосновным. У особи выделяли один основной путь трансформации, в то время как число неосновных путей не ограничивалось. Перечислим выделенные пути с кратким их описанием.

1. Акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола. Отмирание затрагивает как ветви нижней зоны кроны у солитеров и в разреженных насаждениях, так и ветви второй зоны кроны.

2. Снижение частоты ветвления ствола.

3. Базипетальное отмирание побеговых систем, в отличие от акропетального отмирания, заключается в центростремительном усыхании вершин ствола, скелетных ветвей и замещающих их осей.

4. Образование вторичной кроны на стволе и скелетных ветвях.

5. Отклонение ствола от ортотропного роста. Определенная часть ствола меняет ортотропное направление роста на косое, косое с выгибом или плагиотропное. Ствол также может расти по диагонали с дугообразным выгибом от основания.

6. Усиление полиархического плана организации ствола. Ствол последовательно и неоднократно разделяется на дочерние оси, которые могут обладать различной ориентацией, либо переходит к устойчиво симподиальному нарастанию с волнисто-извилистым контуром.

7. Тенденция к пониканию ветвей. Контур ветви принимает форму арки или свода различной степени выпуклости, при этом ветвь ориентирована плагиотропно либо косо. Также наблюдается переход ветви к росту «вниз» по диагонали.

8. Нарушение зонирования кроны отмечается у особей исходно «Лугового» АТ. Оно заключается в образовании ветвей, характерных для нижней зоны кроны, во второй зоне кроны.

9. Усиление полиархического плана организации ветвей реализуется через образование сложных симподиальных комплексов побеговых систем, в том числе с утратой главной оси и выраженного направления роста ветви.

10. Проявление процессов немедленной реитерации. Одна скелетная ветвь или их группа растут ортотропно, фактически дублируя ствол и организуемую им крону.

В дальнейшем мы распространили исследования за пределы бассейна верхней Оки и Дона. Была проанализирована архитектура виргинильных и генеративных особей в пойменных дубравах южной тайги (Новгородская, Ярославская и Костромская области) и зоны хвойно-широколиственных лесов (Московская и Нижегородская области), в елово-широколиственных лесах (Московская и Ивановская области), в зандровых сосняках зоны хвойно-широколиственных лесов (окрестности г. Казани) и южной лесостепи (окрестности г. Воронежа), в луговых степях, примыкающих к байрачным и нагорным дубравам Среднерусской возвышенности (Воронежская и Тамбовская области), в сосняках и сосново-широколиственных лесах разных типов на Приволжской возвышенности (Пензенская область). Пока получены только предварительные результаты. На данной стадии исследований они позволяют сделать несколько заключений.

1) В природных зонах в диапазоне от южной тайги до южной лесостепи особи *Q. robur* развивают такие типы габитусов, которые на уровне крупных скелетных осей соответствуют выделенным для бассейна Верхней Оки АТ. При этом данные АТ не отличаются явной приуроченностью к определенным условиям освещения. Например, особи «Лугового» АТ в остепненных сосняках лесопарковой зоны г. Воронежа могут произрастать не только на вырубках, но и под пологом древостоя. В свою очередь, особи с широким развитием симподиев на всех скелетных осях произрастают по открытым склонам балок в лесостепи. Тем не менее, для сохранения однообразия терминологии было решено сохранить первоначально предложенные названия АТ.

2) В лесостепной зоне значительная часть особей представляет собой переходные состояния между «Луговым» АТ, с одной стороны, и «Опушечным» либо «Лесными» АТ, с другой стороны. От «Лугового» АТ у них сохраняется градиент по постепенному уменьшению угла отхождения ветви от ствола, от «Опушечного» АТ – упрощенное ветвление и образование протяженной условно «переходной» зоны между нижней и второй зонами кроны. Если же это состояние является промежуточным между «Луговым» и «Лесными» АТ, то такая особь характеризуется либо устойчиво гемисимподиальным или моноподиальным нарастанием осей между вильчатыми структурами, либо, напротив, выраженным симподиальным нарастанием с сохранением функционально главных осей и зонирования кроны.

3) В пределах предложенных АТ в виргинильном и начале молодого генеративного онтогенетических состояний в условиях лесостепной зоны можно выделить устойчивые вариации. Так, у «Лугового» АТ отмечены особи с протяженной нижней зоной кроны и с упрощенной ярусностью из двухпобе-

говых ложных мутовок либо из однопобеговых ДПС с укороченным годичным побегом. У «Опушечного» АТ описаны особи с монотонной плагиотропной либо поникающей ориентацией ветвей, которые также могут быть собраны в упомянутые выше «упрощенные ярусы». Кроме того, особи «Опушечного» АТ могут отклоняться от ортотропной ориентации уже в виргинильном состоянии. Для особей АТ «Лесной 2» отмечено большее, чем в зоне хвойно-широколиственных лесов, разнообразие геометрических вариантов структур, замещающих ствол.

4) В пойменных дубравах южной тайги и бассейна Нижней Оки, а также на северо-восточной границе зоны хвойно-широколиственных лесов у части виргинильных особей «Лугового» АТ отмечены «вставки» плагиотропных длинных ветвей в массив ветвей, растущих по диагонали, т. е. реализуется фактически характерное для генеративного периода онтогенеза нарушение зонирования кроны. У взрослых особей, вышедших в ярус древостоя, часто наблюдается массовая реитерация в форме соцветия «щиток», совмещенная с образованием полиархических структур и поникающих осей, замещающих ствол. Эти три явления приводят к утрате функционально главного ствола.

Выявленные уровни изменчивости архитектуры особей *Q. robur* – внутри- и межценотической в пределах одной природной зоны, внутритиповой между разными природными зонами, онтогенетической – требуют дальнейшего тщательного изучения. Очевидно, что их нельзя отнести только к количественным реакциям АЕ на условия местообитания. Также на данной стадии исследований предварительно понятно, что у данного вида существует большое разнообразие модулей, различными сочетаниями которых он может реагировать на изменение климатических и почвенных условий. При этом одни и те же модули могут формироваться у особей, произрастающих в далеких друг от друга физико-географических провинциях.

Библиографический список

Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Ю. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2001. Вып. 2 (11). С. 67–77.

Антонова И. С., Шаровкина М. М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2011. Вып. 4. С. 52–62.

Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботан. журн. 2016. Т. 101. № 6. С. 628–649. doi: 10.1134/S000681361606003X

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.

Иванова А. В., Мазуренко М. Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 8. С. 1014–1030.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 380 с.

Стаменов М. Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66–90. doi: 10.24411/2072-8816-2020-10066

Стаменов М. Н. Архитектура кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области // Разнообразие растительного мира. 2021. № 2 (9). С. 5–39. doi: 10.22281/2686-9713-2021-2-5-39.

Стаменов М. Н. Архитектура кроны генеративных особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в фитоценозах Тульских Засек // Разнообразие растительного мира. 2022. № 1 (12). С. 5–27. doi: 10.22281/2686-9713-2022-1-5-27

Царев А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. Селекция и репродукция лесных древесных пород: учебник. М.: Логос, 2003. 520 с.

Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. 2007. Vol. 99. Pp. 375–407. doi: 10.1093/aob/mcl260

Hallé, F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1978. 445 p.

О СТРУКТУРЕ «КРУЖЕВА КРОНЫ» *ULMUS GLABRA* HUDS.

В. А. Барт, И. С. Антонова

*Санкт-Петербургский государственный университет,
ulmaceae@mail.ru*

Крона особи *Ulmus glabra* состоит из двух принципиальных частей: из «скелета» и «кружева кроны». Основное деление между ними происходит на третьем и четвертом порядке ветвления побегов и связано с геометрией пространства. Жизнь этих двух побеговых комплексов основана на разных пространственно-временных принципах.

Ключевые слова: крона дерева, побег, структурные единицы кроны, порядок ветвления.

ON THE STRUCTURE OF “THE LACE OF CROWN” OF *ULMUS GLABRA* HUDS.

V. A. Bart, I. S. Antonova
St Petersburg University

The crown of an *Ulmus glabra* individual consists of two principal parts: the “skeleton” and the “crown lace”. The main division between them occurs in the third and fourth order of branching and is associated with the geometry of space. The life of these two shoot complexes is based on different spatio-temporal principles.

Keywords: tree crown, shoot, crown structural units, branching order.

If you want to find the secrets of the universe,
think in terms of frequency and vibration.
Nikola Tesla

Ранее обсуждалось принципиальное различие свойств и функций двулетних побеговых систем (2ПС) с материнскими побегами у третьего и четвертого порядков ветвления. В качестве материала были выбраны пять виргинильных особей *Ulmus glabra* Huds., произраставших в условиях естественных местообитаний нагорной лесостепной дубравы. Всего были собраны и подробно измерены все 5158 побегов с пяти деревьев. Побегов четвертого порядка было существенно больше по количеству, чем третьего порядка, однако, суммарная характеристика длины оказалась больше у побегов третьего порядка (Antonova et al., 2021).

Это свойство порядков было косвенным подтверждением следующей модели образования побегов разных порядков у вида *U. glabra*, подробно описанной в упомянутой статье (Antonova et al., 2021). Из-за необходимости отсутствия затенения боковое ветвление происходит в плоскостях ортогональных к плоскостям всех предыдущих 2ПС. Возможность провести только три взаимно ортогональных плоскости в пространстве означает, что именно при ветвлении четвертого порядка впервые появляются побеги, с управляемыми метрическими свойствами. Иными словами, общая программа развития кроны дерева должна заранее учитывать максимальную длину, а значит и время жизни побегов порядка 4 и выше. До третьего порядка включительно у побега всегда есть возможность вырасти неограниченно длинным.

В целом, метрические возможности расположения побега в кроне при увеличении его порядка ветвления очень быстро сталкиваются с размерами листовой пластинки или цветка на нем или другими его функциональными характеристиками. Это ограничивает максимальное количество порядков в кроне и резко замедляет общее количество побегов, не давая дереву превратиться в «экспоненциальный веник» (Антонова, Барт, 2014).

Так, если представить десятилетнее дерево, каждый побег которого, кроме последнего поколения, имел бы по 4 боковых побега, насчитывало бы всего более миллиона побегов. В реальности мы видим, конечно, намного меньшее увеличение численности побегов, и надо подчеркнуть, что основным параметром, контролирующим этот рост, является число возможных порядков. Ограничение порядка ветвления в дереве переводит зависимость от времени общего количества побегов на нем из экспоненциальной (показательной) в степенную. На важность учета порядка ветвления для обрезки обратил внимание Лури (Lauri, Corelli Grappadelli, 2014). В изучаемых кронах побегов пятого порядка оказалось в разы меньше, чем четвертого, а шестого порядка, вообще, были единицы.

В то же время ясно, что структурные единицы, представляющие «скелетную» часть дерева, все же не могут обойтись без побегов четвертого и более высоких порядков в своем составе. Ясно, что «скелетные» функции у та-

ких мало живущих побегов по сравнению с побегами первых трех порядков не могут быть выражены также ярко. Обычно, являясь частями структурных единиц кроны дерева, в его «скелете» они выполняют именно временные функции.

Модель распространяется и на все прочие структурные единицы: побег, 2ПС, эпсион, ветвь от ствола, крона дерева, система крон.

Так, ветвь от ствола, исходно начинающая развитие со второго порядка, уже не может иметь в своем развитии сколь угодно больших вертикальных фрагментов. «Скелет» ветви от ствола имеет плагиотропный вид, вид «лапы». И причина этого не просто в удобной форме для фотосинтеза, а в геометрической проблеме затенения или даже пересечения побегов в пространстве.

Особого внимания именно в структурном смысле заслуживает введенное нами «кружево кроны», представляющее большую часть побегов кроны и регулярно за несколько лет полностью меняющее свой состав (Антонова и др., 2012).

В системе пространственно-временных единиц кроны самыми мелкими двулетними побеговыми системами являются «заполняющие». Это огромный класс малых по размерам и почти бесформенных 2ПС, собирающий в себе подавляющее количество от всех побегов в разных частях дерева (Антонова, Фатьянова, 2016). Именно они в основном и формируют самую «внешнюю» часть кружева кроны. Они являются наиболее короткоживущими единицами (2–4 года, редко до 6 лет).

В кружеве кроны есть и представители «основных» 2ПС. По форме и функциональным качествам они похожи на 2ПС того же класса, находящихся внутри кроны, но слегка уступают им по размерам (Antonova et al., 2019). Все вместе они образуют «скелет кружева кроны», который состоит из очень похожих друг на друга побеговых систем, каждая из которых живет тоже не очень долго.

В итоге, кружево кроны вместе со «скелетом» образует долгоживущую основную пространственно-временную структурную единицу – крону дерева. «Скелет» кроны дерева состоит из 2ПС с материнскими побегами до третьего порядка включительно, не имеющими пространственных ограничений на свои размеры. Он устойчив в обычном времени, времени наблюдателя, за счет грубых механических строительных возможностей клеточных агрегатов. На его построение тратится почти вся фотосинтетическая энергия и вспомогательных побегов, в частности, и листьев на побегах больших порядков чем 3, то есть тех, которые сами в итоге в «скелет» не войдут.

Для поддержания жизни «кружева кроны» таких усилий дереву прилагать не надо. Устойчивость кружева кроны проявляется за счет частотных свойств физического пространства. Этот побеговый комплекс живет за счет выравнивания метрической структуры входящих в него побегов и периодического самообновления.

Если ставить вопрос о продолжении иерархической системы структурных единиц со скелетной части кроны на ее кружево, то следует, по-

видимому, начинать уже с классификации временных, а не пространственных характеристик модулей. Цикличность – именно так называл свой подход к описанию развития как организма в целом, так его частей Н. П. Кренке (1940). Цикличность и ритмичность – свойства кроны, успешно выявляющиеся на высоких надпобеговых иерархических уровнях.

Библиографический список

Антонова И. С., Барт В. А. О признаках морфологического строения кроны деревьев умеренной зоны и их использовании в практике моделирования // *Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. уч. (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества)*. Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2014. С. 54–59.

Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // *Ботан. журн.* 2016. 101 (6). С. 628–649.

Антонова И. С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю. В., Гниловская А. А. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразии, классификация, терминология) // *Актуальные проблемы современной биоморфологии / Под ред. Н. П. Савиных*. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 390–403.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 136 с.

Antonova I. S., Bart V. A., Televinova M. S. The branching orders of the crown of virginal tree of *Ulmus glabra* Huds // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2021. 876 012007. Pp. 1–7. doi:10.1088/1755-1315/876/1/012007

Antonova I. S., Televinova M. S., Kremeneckaia M. V., Bart V. A. On The Structure Of Tree Crown On The Example Of Biennial Shoot Systems Of *Ulmus Glabra* Huds // *IOP Conf. Ser: Earth and Environmental Science: IV scientific-technical conference “Forests Of Russia: Policy, Industry, Science And Education”*. 2019. Pp. 012–028.

Lauri P.-E., Corelli Grappadelli L. Tree architecture, flowering and fruiting – thoughts on training, pruning and ecophysiology // *Acta Horticulturae*. 2014. 1058. Pp. 291–298. <http://dx.doi.org/10.17660/ActaHortic.2014.1058.34>

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВА *ULMUS GLABRA* (ULMACEAE) В ПРЕГЕНЕРАТИВНОМ ПЕРИОДЕ

М. С. Телевинова, И. С. Антонова

Санкт-Петербургский государственный университет, m_s_t@list.ru

Прегенеративный этап важен для становления и реализации дальнейшей структуры кроны. Крона прегенеративного дерева вяза шершавого охарактеризована на основе конкретного фактического материала двулетних побеговых систем различных морфофункциональных типов.

Ключевые слова: *Ulmus glabra* Huds., прегенеративный период онтогенеза, особь, двулетняя побеговая система, структура кроны.

FEATURES OF THE CROWN STRUCTURE OF THE *ULMUS GLABRA* (ULMACEAE) TREE IN THE PREGENERATIVE PERIOD

M. S. Televinova, I. S. Antonova
Saint Petersburg State University

The pre-generative stage is important for the formation and implementation of the further structure of the crown. The crown of the pre-generative elm tree is characterized on the basis of specific factual material of biennial shoot systems of various morphological and functional types.

Keywords: *Ulmus glabra* Huds., pregenerative period of ontogenesis, individual, biennial shoot system, crown structure.

При исследовании живых объектов вопрос о соотношении части и целого является одним из важнейших. Крона эффективно развивается во времени и пространстве, что предполагает наличие, с одной стороны, структурных составных элементов, с другой – координирующего фактора. Во многом основу целостного взгляда на древесное растение, как единый структурный организм заложили фундаментальные работы Г. Ф. Морозова (1940), И. Г. Серебрякова (1952, 1962), Т. И. Серебряковой (1972), А. А. Чистяковой (1979). Дерево – целостная система, длительно существующая в процессе закономерной последовательной смены онтогенетических состояний. При этом структура кроны целостна на каждой из стадий онтогенеза.

До достижения генеративной стадии древесное растение – отличный модельный объект, так как именно здесь все структурные элементы взрослой кроны уже присутствуют. Пространство кроны заполняется посредством несущих листья побегов, которые представляют один из важнейших уровней в иерархической структуре кроны. Полная реализация свойств побега происходит не ранее, чем на следующий год, когда из пазушных почек развиваются боковые побеги, образуется двулетняя побеговая система. Двулетние побеговые системы – дискретные единицы, которые формируются за определенный период времени, обладают определенными морфологическими и функциональными свойствами и в силу этого четко выделяются в кроне, что позволяет методически подойти к пониманию структурных особенностей кронового комплекса (Антонова и др., 2012; Гниловская и др., 2012).

Ранее для зрелых генеративных растений вяза шершавого были предложены следующие типы двулетних побеговых систем: «Ростовая», «Суперростовая», «Основная», «Заполняющая», «Узкоконтурная», «Вертолет» (Антонова, Фатьянова, 2016). Согласно этой методике, типы двулетних побеговых систем выделяются в кроне в соответствии со следующими группами признаков: 1) тип нарастания и листорасположения материнского и боковых побегов; 2) время заложения и разворачивания почек, периодичность роста побегов; 3) длина, диаметр, количество листьев и почек на материнском побе-

ге; 4) соотношения длины материнского побега и боковых побегов из разных положений на нем; 5) углы отхождения боковых побегов; 6) длительность жизни двулетней побеговой системы в целом и боковых побегов в ее составе.

С использованием материала двулетних побеговых систем прегенеративных особей, собранного в естественных условиях нагорной лесостепной дубравы Белгородской области, была проведена классификация двулетних побеговых систем для виргинильных растений *U. glabra* по морфофункциональным типам согласно выше указанной методике. Мы воспользовались названиями, которые были приняты авторами классификации для взрослых растений. Классификация показала, что такие типы можно успешно выделять не только для взрослых особей, но и в кронах виргинильных растений *U. glabra*. Разделение на типы двулетних побеговых систем было подтверждено при помощи метода анализа главных компонент и дискриминантного анализа.

Для *U. glabra* в виргинильном состоянии были отмечены некоторые особенности выделяемых типов двулетних побеговых систем.

«Суперростовые» побеговые системы встречаются в кроне у единичных виргинильных особей, а могут и совсем отсутствовать. Их наличие свидетельствует о большой интенсивности роста кроны, материнские побеги имеют более одного периода роста, чаще 2. Побеговые системы этого типа входят прежде всего в оси первого и реже второго порядка. Они имеют от 11 до 19 боковых побегов, в среднем – 14–15. Отношение длины максимального бокового к материнскому побегу составляет от 0,4 до 0,7. В сравнении с остальными типами эти системы имеют материнский побег с наибольшим диаметром.

Материнские побеги «Ростовых» двулетних побеговых систем составляют оси первого, второго и редко третьего порядков. В основном системы этого типа располагаются в верхней и средней частях кроны. Количество боковых побегов на материнском побеге «Ростовой» побеговой системы составляет в среднем 6–7 штук, в редких случаях до 9–11. Материнский побег имеет один период роста. Отношение длины максимального бокового к материнскому побегу составляет от 0,4 до 0,6. Было отмечено, что «Ростовые» системы наиболее полно отражают программу развития двулетней побеговой системы, как единицы структуры кроны. В соответствии с этим, «Суперростовые» отражают вариант удвоения некоторых частей программы. Остальные типы двулетних побеговых систем представляют собой недоразвитие этой программы.

Материнские побеги «Основных» двулетних побеговых систем составляют в основном оси 2 и гораздо чаще 3 порядков. Количество боковых побегов – от 4 до 5, в среднем 4. Отношение максимального бокового к материнскому побегу составляет 0,3.

«Заполняющие» побеговые системы характеризуются меньшими размерами материнского и боковых побегов в сравнении с другими типами систем. В кроне виргинильного дерева *U. glabra* «Заполняющие» двулетние побеговые системы были разделены на две подгруппы. В первую подгруппу вошли

двулетние побеговые системы, обязательно имеющие боковые побеги (от 1 до 3). Во вторую были включены те системы, которые при меньшей длине материнского побега не имели сформировавшихся на второй год боковых. Для многолетних ветвей нижней части кроны выявлена важность чередования «Заполняющих» двулетних побеговых систем этих двух подгрупп при формировании так называемого «кружева кроны» (рис., поз. в).

«Кружево кроны» в кроне виргинильного дерева характеризуется следующими признаками: 1) состоит из заполняющих побеговых систем; 2) формируется в дистальной части взрослых ветвей на последних этапах их развития (рис., поз. а); 3) длительность жизни неразветвленных осей достигает 5–6 лет; 4) образует множество малолистных побегов; 5) в «кружеве кроны» не происходит видимого увеличения диаметров побегов. В ходе жизни ветви наблюдается смена элементов кружева кроны и поддержание определенной площади листовой поверхности в течение длительного времени. Отмирание «кружева кроны» завершает развитие ветви от ствола виргинильного дерева (рис., поз. а).

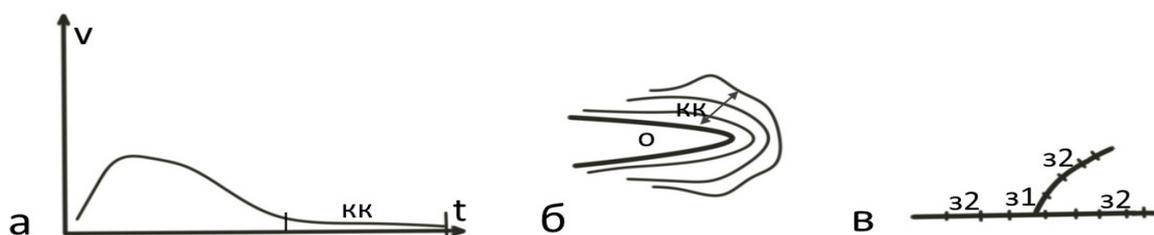


Рис. Особенности «кружева кроны» особи *Ulmus glabra* в

прегенеративном периоде: а – цикл развития ветви; б – схема развития кружева кроны; в – «Заполняющие» двулетние побеговые системы двух подгрупп при формировании кружева кроны; t – время развития ветви; v – объем фитомассы листьев; кк – «кружево кроны»; о – скелетная часть ветви; з1, з2 – «Заполняющие» двулетние побеговые системы первой и второй подгруппы соответственно

Двулетние побеговые системы типа «Вертолет» характеризуются коротким материнским побегом относительно большого диаметра, и боковыми побегами (от 3 до 5), превосходящими по длине материнский в 3–6 раз. Боковые побеги располагаются под большими углами по отношению к материнскому, чем это обычно наблюдается у других типов систем. Встречаются такие системы только в составе осей первого, редко второго порядков. В кронах виргинильных деревьев системы типа «Вертолет» достаточно редки (1–2 раза в кроне) и являются индикатором одного из внутренних ритмов дерева.

«Узкоконтурные» двулетние побеговые системы имеют материнские побеги малого диаметра при том, что их длины превосходят длины боковых побегов в 4–6 раз. Такие системы встречаются в составе осей 2 и 3 порядков и часто являются индикаторами недостаточности условий освещения. «Узкоконтурные» системы выполняют функцию вынесения фотосинтетической поверхности на периферию кроны.

По мере развития кроны у прегенеративных растений последовательно происходит формирование скелетной ее части на основе «Ростовых» двулетних побеговых систем; при этом по отношению ко всем побеговым системам кроны «Ростовые» составляют не более 5 %. Далее происходит освоение кронового пространства посредством «Основных» (до 10 % побеговых систем кроны) и «Заполняющих» (более 80 %) побеговых систем.

Разные типы побеговых комплексов появляются в кроне закономерно в пределах одного возрастного состояния. Одни побеговые системы имеют значение для формирования «скелета» кроны и ярусов ветвей, обладающих разной продолжительностью жизни в кроне, другие создают кроновую систему, обеспечивающую дерево ежегодным необходимым объемом листовой поверхности.

Библиографический список

Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. 2016. Т. 101. №. 6. С. 628–649.

Антонова И. С., Фатьянова Е. В., Зайцева Ю. В., Гниловская А. А. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 390–403.

Гниловская А. А., Антонова И. С., Фатьянова Е. В. Характеристики побеговых систем некоторых древесных растений в разных онтогенетических состояниях // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров: Радуга-ПРЕСС. 2012. С. 422–610.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Л., 1930. 440 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84–169.

Шитт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство. М.: Сельхозгиз, 1940. 659 с.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85–98.

РАЗНООБРАЗИЕ ВЕРХУШЕЧНЫХ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ *TILIA CORDATA* MILL., ПОДВЕРГАЮЩИХСЯ РЕГУЛЯРНОЙ ОБРЕЗКЕ В Г. САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

Ю. В. Зайцева

*Санкт-Петербургский городской дворец творчества юных,
juliashk@mail.ru*

Приведены попытки описания разных вариантов побеговых структур, формирующиеся в кроне деревьев после обрезки крон.

Ключевые слова: особь, система побегов, структура кроны, ветвь.

VARIETY OF TOP SHOOT SYSTEMS OF *TILIA CORDATA* MILL. WHICH ARE REGULARLY CUT IN SAINT PETERSBURG

Y. V. Zaitseva

Saint Petersburg City Palace of Youth Creativity

Presented are made to describe different variants of shoot structures that form in the crown of trees after pruning.

Keywords: crown structure, shoot system, brunch, tree pruning.

По данным многолетних исследований разнообразных древесных растений умеренной зоны двулетняя побеговая система (ДПС) в наилучшей степени раскрывает особенности строения крон деревьев в любом из исследованных возрастных состояний (Антонова, Фатьянова, 2016). Липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) неоднократно становилась объектом исследования побеговых систем (ПС) и крон в естественных условиях произрастания (Чистякова, 1979; Белостоков, 1980; Антонова, 1987 и др.). В нашем исследовании приведена попытка оценки побеговых комплексов деревьев, подверженных ежегодной стрижке в городских условиях Санкт-Петербурга (СПб).

Побеговые системы собраны рядом с деревьями, произрастающими в городских условиях СПб в момент формирования крон деревьев Городскими службами озеленения: на Суворовской набережной, в весенние периоды 2020-го и 2021-годов и вдоль трамвайных путей Новочеркасского проспекта в весенний период 2022 года (рис. 1).

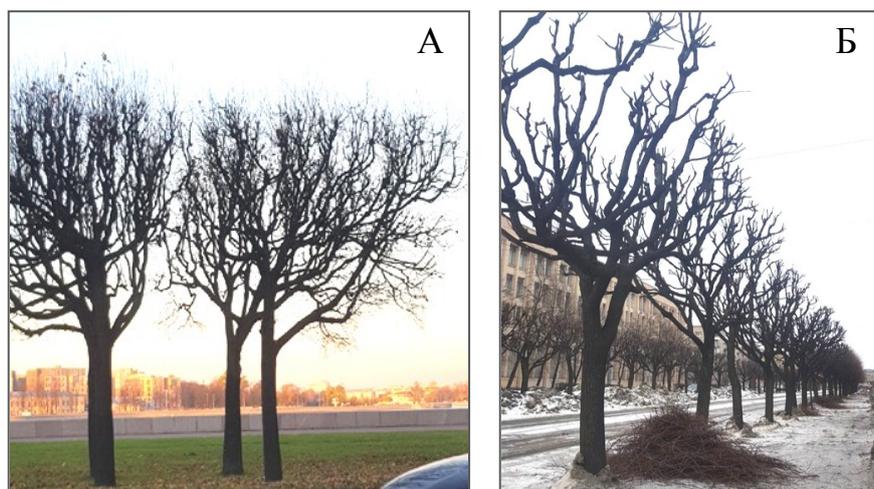


Рис. 1. Внешний вид особей *Tilia cordata* в городских условиях Санкт-Петербурга: А – Суворовская набережная, Б – Новочеркасский пр.

Из собранного материала в случайном порядке выбрано около 80 побеговых систем, срезанных из верхней части кроны деревьев, произрастающих в разных точках города. Далее, побеговые системы были разделены визуально на 3 категории: 1) двулетние побеговые системы длиной до 1,3 м в длину;

2) ДПС – «длинные» (от 1,5 м и более); 3) «комплексы», сформированные отдельными побегами и ПС, разной длины и разветвлённости (рис. 2).

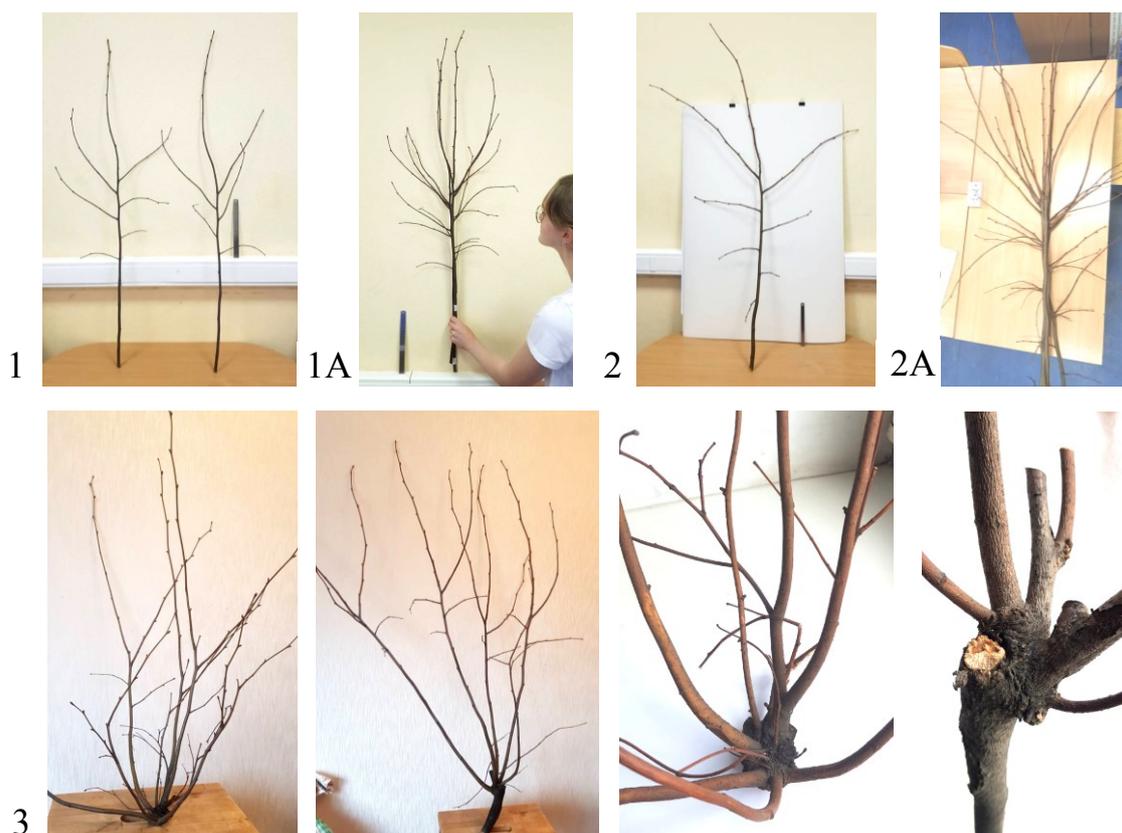


Рис. 2. Внешний вид выделенных побеговых комплексов *Tilia cordata* в городских условиях: 1 – двулетние побеговые системы длиной до 1,3 м; 1А – наложение и сходство побеговых систем (на фото до 5 шт.); 2 – двулетние побеговые системы «длинные» (от 1,5 м и более); 2А – наложение и сходство побеговых систем (на фото до 5 шт.); 3 – «комплексы», сформированные побегами и побеговыми системами, разной длины и разветвлённости

Описание ДПС длиной до 1,3 м. Данные побеговые системы состоят в основном из многолистных побегов (6 и более 10-листных). Олиственность материнских побегов составляет от 9 до 11 листьев. Диапазоны длин – от 430 до 650 мм. Характер изменения длин междоузлий по материнскому побегу, который является главной осью ДПС (Зайцева, Антонова, 2012), представлен на рисунке 3.

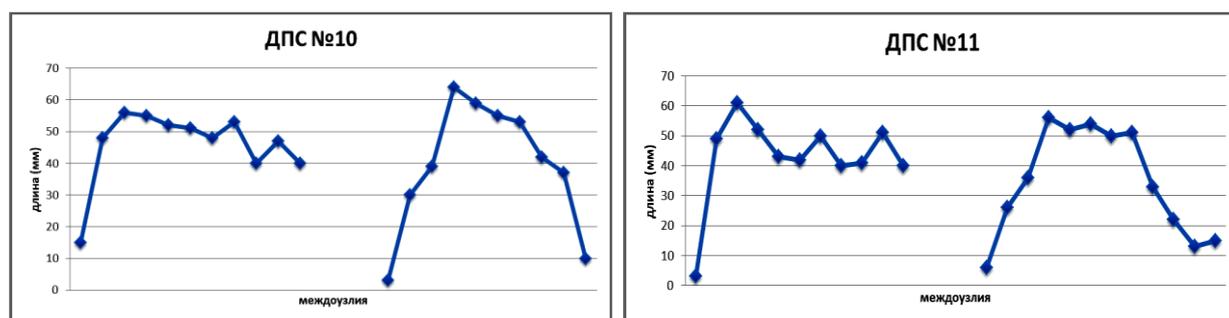


Рис. 3. Изменение длин междоузлий по главной оси ДПС (на рисунке выборочные варианты, из общего количества ДПС = 30 шт.)

На материнских побегах образуется от 3-х до 5-ти длинных дочерних побегов. Угол отхождения от главной оси составляет от 50 до 80°. Средних боковых побегов по количеству также от 3-х до 5-ти. Угол отхождения этих побегов увеличивается и составляет от 65 до 90°. Коротких дочерних побегов немного: от 1 до 3-х.

Описание ДПС длиной более 1,5 м в длину. Данные побеговые системы также состоят в основном из многолистных побегов (более 10-листных). Диапазоны длин материнских побегов – от 700 до 1100 мм; характер изменения длин междоузлий на выборочных вариантах, представлен на рисунке 4. Олиственность материнских побегов составляет от 12 до 17 листьев.

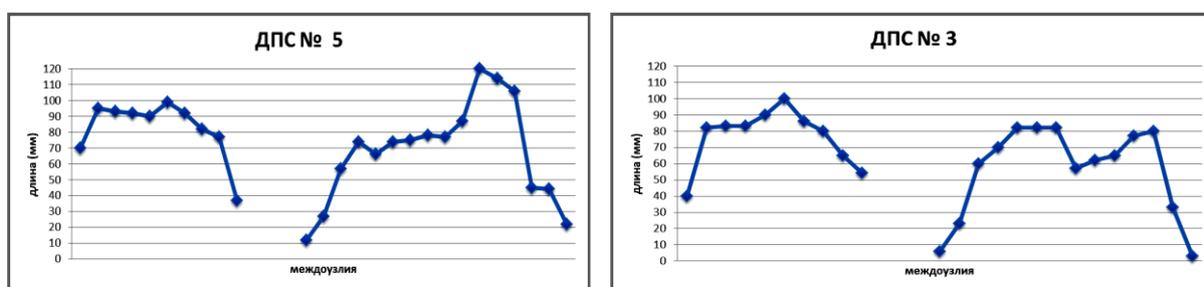


Рис. 4. Изменения длин междоузлий по главной оси ДПС (на рисунке выборочные варианты, из общего количества ДПС = 25 шт.)

Описание «комплексов» ПС, сформированные побегами и ПС, разной длины и разветвлённости. Вариант названия «комплекс» ПС, как видно на рисунке 2, происходит из-за того, что после регулярных обрезаний, побеги последующих лет развиваются из спящих почек, располагающихся близко друг к другу. Изначально, из спящей почки образуется одиночный побег, а далее, если он остается, в основании формируется ДПС. В результате, в «комплексе» можно видеть и одиночные побеги и ДПС, сформированные в разные годы. В целом, наблюдается «кучность» из одиночных побегов и побеговых систем разного года образования.

В кроне дерева липы мелколистной виргинильного онтогенетического состояния присутствует всё разнообразие двулетних побеговых систем, характерных виду (Зайцева, Антонова, 2017):

- 1) «заполняющие» ДПС, сформировавшиеся на 3–4-х листовых материнских побегах, с одной (двумя) порядками ветвления;
- 2) «основные» ДПС, развившиеся на 5–6-ти или 7–8-ми листовых материнских побегах;
- 3) «ростовые» ДПС – на 10–12-ти листовых материнских побегах.

Рассмотренные побеговые системы, собранные после обрезки из крон деревьев СПб, имеют вариант строения «ростовых» ПС, характерных (выделенных ранее) для *T. cordata*.

Тем не менее, разнообразный собранный материал требует детальных исследований, и, по возможности в дальнейшем, оценки состояния городских деревьев по особенностям строения побеговых систем (Фатьянова, Антонова, 2014).

Библиографический список

Антонова И. С. Структура ветвей и побегов *Tilia cordata* Mill. на разных фазах развития в различных экологических условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 22 с.

Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе иерархических уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботан. журн. 2016. Т. 101. № 6. С. 628–649.

Белостоков Г. П. Морфогенез кустовидного подростка липы сердцевидной // Лесоведение. 1980. № 6. С. 53–59.

Зайцева Ю. В., Антонова И. С. Характеристики побеговых структур на примере рода *Tilia* L. // Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 408–417.

Зайцева Ю. В., Антонова И. С. Структурная организация побеговых систем *Tilia cordata* Mill. // Биоморфологические исследования на современном этапе: материалы конф. с международным участием «Современные проблемы биоморфологии». Владивосток: Мор. гос. ун-т, 2017. С. 75–77.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85–98.

Фатьянова Е. В., Антонова И. С. К вопросу об оценке состояния городских древесных растений и насаждений // Ботан. журн. 2014. Т. 99. № 3. С. 250–267.

ИЗУЧЕНИЕ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ ИНВАЗИВНОГО ВИДА КЛЕНА ЯСЕНЕЛИСТНОГО (*ACER NEGUNDO* L.) В Г. ХАБАРОВСКЕ

Т. Г. Борзенкова

*Тихоокеанский государственный университет,
Детский эколого-биологический центр, borzenkovatg@gmail.com*

Изучено разнообразие жизненных форм североамериканского клена ясенелистного в г. Хабаровске. Обнаружены жизненные формы одноствольных и многоствольных деревьев, древовидные комплексы. Предположено, что наличие спектра жизненных форм – одна из причин инвазионного поведения вида при интродукции.

Ключевые слова: спектр жизненных форм, биометрический показатель, экотопическое распределение.

STUDY OF LIFE FORM OF AN INVASIVE SPECIES *ACER NEGUNDO* L. IN KHABAROVSK

T. G. Borzenkova

*Pacific State University,
Children's Ecological and Biological Center*

The diversity of life forms of the North American species of the *Acer negundo* L. in the city of Khabarovsk was studied. Life-forms of single-stemmed and multi-stemmed trees, tree-like complexes have been found. It is assumed that the

presence of a spectrum of life forms is one of the reasons for the invasive behavior of the species outside its natural range during introduction.

Key words: spectrum of life-forms, biometric indicator, ecotopic distribution.

Исследованиями последних десяти лет показано, что североамериканский клен ясенелистный (*Acer negundo* L.), широко используемый в озеленении г. Хабаровска, стал нежелательным интродуцентом, злостным древесным сорняком, инвазионным видом (Антонова, 2012, 2017; Аносов, 2016; Калита, 2018). Вне городских посадок, вид активно расселяется по антропогенно нарушенным территориям (пустырям, оврагам, заброшенным дворам, обочинам дорог и т. д.). Рекомендуют отказаться от дальнейшего использования вида в озеленении населенных пунктов и вести строгий контроль расселения.

Цель нашей работы – исследование разнообразия жизненных форм *A. negundo* в различных городских экотопах г. Хабаровска для понимания его инвазионного поведения.

Наблюдения проводили в апреле-мае 2022 года вдоль улиц, в скверах и парках, в оврагах и на пустырях в черте города. Всего визуально было обследовано 196 особей разных онтогенетических состояний: виргинильные, генеративные и сенильные. В работе использовали сравнительно-морфологический метод. У исследованных деревьев проанализированы следующие биометрические показатели: высота, число стволов, высота ветвления, порядок ветвления скелетных осей в безлистном состоянии, характер нарастания побегов в пределах кроны дерева в безлистном состоянии (табл.). Жизненные формы *A. negundo* названы согласно М. В. Костиной с соавт. (2013).

Таблица

Биометрические показатели *Acer negundo*

Жизненная форма	Высота, м	Число стволов, шт.	Высота ветвления, м	Видимый порядок ветвления скелетных осей	Характер нарастания побеговой системы
Одноствольное дерево лесного типа	12,7	9	–	4	Моноподиальное
Одноствольное дерево плодового типа	6,7	144	2,3	5	Моноподиальное, симподиальное, ложнодихотомическое
Немного- и многоствольное дерево	7,4	23	–	3	Моноподиальное
Древовидный комплекс	6,4	20	0,27	4	Симподиальное

Наши исследования показали, что преобладающая жизненная форма *A. negundo* в черте г. Хабаровска – одноствольное дерево.

Среди них в городских уличных и парковых насаждениях клена ясенелистного чаще всего встречаются деревья так называемого плодового типа (73,4% обследованных растений). Это, в основном взрослые генеративные растения, прочно удерживающие занятое жизненное пространство. Невысокие деревья (5–6 м) с раскидистой кроной. В кроне отмечается сочетание моноподиального, симподиального и ложнодихотомического типов нарастания. Потеря лидирующего положения главным стволом происходит рано: на высоте 0,5–2 м. Поэтому скелетную основу кроны составляют раздвоенные замещающие боковые побеги. Замещающие побеги отходят от ствола под небольшим углом и занимают почти вертикальное лидирующее положение в кроне. Раздвоение ствола дерева может повторяться неоднократно: 5–6 раз. Часто узлы раздвоения расположены на близком расстоянии друг от друга.

Наблюдения показывают, что отмирание верхушки побега, приводящее к раздвоению ствола, происходит чаще всего в результате обмерзания в зимний период. Предполагаем, что формирование у *A. negundo* жизненной формы дерева плодового типа в г. Хабаровске обусловлено климатическими факторами. Поэтому такая биоморфа преобладает в городских посадках клена ясенелистного вдоль улиц, в парках и скверах, и, по-видимому, она оптимальна для сохранения вида в урбанизированной среде.

Деревья плодового типа имеют вертикальный рост в разреженных посадках при благоприятных условиях освещения. При неравномерном освещении и в загущенных посадках отмечается отклонение ствола от вертикали под разными углами. В основании ствола отмечаются порослевые побеги, возникающие из спящих почек. Однако эти порослевые побеги недолговечны и не способны дать начало дочерним стволам. Можно также наблюдать и развитие небольших корневых отпрысков (на старых корнях) вблизи основания ствола.

В черте г. Хабаровска у *A. negundo* встречаются и одноствольные деревья лесного типа. Это в основном виргинильные прямостоячие деревья высотой до 3–5 м. Ствол сохраняет лидирующее положение и обладает длительным моноподиальным нарастанием. Боковые ветви занимают соподчиненное положение и располагаются под наклоном по отношению к главному стволу. Порядков ветвления до 5–7. Наблюдается акротонное ветвление.

Деревья с такой жизненной формой встречаются на пустырях, в оврагах, вдоль поймы малых рек города, образуя сплошным покровом чистые заросли. Особенно показательны они по оврагу вдоль ул. Лейтенанта Орлова. Следовательно, клен ясенелистный проявляет способность захватывать новые территории, благодаря высокой семенной продуктивности и высокой всхожести семян. По нашим наблюдениям, всхожесть семян из перезимовавших крылаток составила 50%. Надо отметить другую особенность вида – способность возобновляться рядом с материнским растением на уже освоенной территории. Нами в мае под материнским деревом отмечено 150–200 проростков. Таким образом, инвазионное поведение *A. negundo* в городских ландшафтах г. Хабаровска объясняется особенностями семенного возобновления.

Следует отметить, что клен ясенелистный образует чистые заросли в молодом возрасте. При переходе растений в генеративное онтогенетическое состояние эта способность ослабевает. Образование зарослей происходит в неухоженных увлажненных и переувлажненных городских экотопах. Следовательно, мерой борьбы против инвазии клена ясенелистного может стать рекультивация заброшенных земель в городе.

Немного- и многоствольные деревья *A. negundo* встречаются нечасто (11,7%), как правило, образуются после повреждения основного ствола. В г. Хабаровске деревья представленной жизненной формы образовались, вероятнее всего, после попытки вырубить дерево. Были отмечены на Уссурийском и Амурском бульварах, а также вдоль улицы Лейтенанта Орлова.

Древовидные комплексы *A. negundo* состоят из очень близко расположенных деревьев, соприкасающихся своими стволами. В г. Хабаровске отмечены особи с 3–7 стволами, сросшимися на высоте 0,2–0,5 м. Их немного: всего 10,3% из обследованных растений.

В половой структуре популяции *A. negundo* центральной части г. Хабаровска отмечены женские (34,6%) и мужские (65,4%) растения.

Таким образом, клен ясенелистный в городских экотопах г. Хабаровска представлен спектром жизненных форм: одноствольное и многоствольное дерево, древовидный комплекс. Разнообразие биоморф свидетельствует о большой морфологической пластичности вида, благодаря чему он может существовать в различных условиях городской среды. Инвазивная стратегия вида в условиях г. Хабаровска поддерживается и активностью семенного возобновления. Инвазивные ценопопуляции вида отмечаются преимущественно в пойменных местообитаниях, которых множество в черте города.

Выражаю благодарность Д. Ю. Цыреновой (ТОГУ, г. Хабаровск) и М. В. Костиной (МГПУ, г. Москва) за ценные консультации по теме исследования.

Библиографический список

Аносов Е. А. Мониторинг влияния урбанистической экосистемы на жизнедеятельность древесных растений. Проблемы, стоящие перед городом и их решение // Электронный журнал «Ученые заметки ТОГУ». 2016. Т. 7. № 4. С. 350–359.

Антонова Л. А. Современное состояние чужеродного компонента флоры Хабаровского края // Региональные проблемы. 2017. Т. 20. № 2. С. 2–15.

Антонова Л. А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. № 4. С. 2–9.

Калита Г. А., Калита О. Н. Клен ясенелистный (американский) – современное состояние интродукции // Философия современного природопользования в бассейне Амура. 2018. С. 70–72.

Костина М. В., Минькова Н. О., Ясинская О. И. О биологии клена ясенелистного в зеленых насаждениях Москвы // Рос. жур. биол. инвазий. 2013. № 4. С. 32–43.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В РОДЕ *SALIX* L. КАК РЕЗУЛЬТАТ ПРОЯВЛЕНИЯ МОДУСОВ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

И. А. Гетманец

Челябинский государственный университет, igetmanec@mail.ru

Представлен структурно-биологический и эколого-ценотический анализы биоформ *Salix* L. с учетом оценки экологических режимов фитоиндикации ив для выявления направления адаптивных зон, экологической эволюции и соматической радиации биоморф.

Ключевые слова: эколого-ценотическая группа, субстратно-экологическая группа, специфический набор биоморфологических адаптаций, морфологический модус, экологическая эволюция.

ECOLOGICAL DIVERSITY IN THE GENUS *SALIX* L. AS A RESULT OF MANIFESTATION OF MODES OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION

I. A. Getmanets

Chelyabinsk State University

The structural-biological and ecological-coenotic analysis of bioforms *Salix* L. is presented, considering the assessment of the ecological regimes of willow phytoindication to identify the direction of adaptive zones, ecological evolution and somatic radiation of biomorphs.

Keywords: ecological-cenotic group, substrate-ecological group, specific set of biomorphological adaptations, morphological modus, ecological evolution.

Древесный род *Salix* L. – один из наиболее габитуально полиморфных родов растений бореальной зоны Евразии. Экологическое разнообразие биоморф (одноствольное, многоствольное (геоксильное), стланиковое дерево, аэроксильное дерево-«куст», деревце, аэроксильный, геоксильный эпигеогенноксилоризомный кустарник, эпигеогенно-ксилоризомный факультативный полустланик, стланиковый стержнекорневой эпигеогенноксилоризомный кустарничек) обеспечивает большое средообразующее значение растений этой группы и устойчивость растительного покрова экосистем разного уровня организации (Гетманец, 2011).

Структурно-биологический анализ растительного покрова в динамике: изучение побегообразования, жизненных форм, онтоморфогенеза – объясняет специфику взаимодействия растительного организма и среды обитания, что

позволяет понять механизмы и направления морфоадаптивных преобразований в таксонах, способствуя решению общебиологических проблем.

Эколого-ценотический анализ выявляет адаптационные признаки и эволюционные преобразования в крупных таксонах. Для решения этих задач необходимо понимание интегрированной реакции растений на комплекс действующих на них факторов. Но совокупное воздействие абиотических факторов на ценопопуляции растений трудно оценить, так как не существует теоретического обоснования синергизма факторов, поэтому при биоморфологическом анализе целесообразно использование экологических подходов, к числу которых отнесена фитоиндикация биотопов, где в качестве фитомеров выступают растительные сообщества, ценопопуляции видов, фрагменты ценопопуляций, эколого-ценотические группы (Жукова, 2007).

С этих позиций проведено изучение биоморфологического и экологического разнообразия видов рода *Salix* для выявления направлений соматической эволюция биоморф. В ходе работы использованы как классические биоморфологические подходы, так и оригинальные, определяемые спецификой объектов исследования.

Биоморфологические подходы заключались в системном анализе объектов исследования с использованием методик И. Г. Серебрякова (1962), М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977, 1978), Л. Е. Гатцук (1994). Основным инструментом биоморфологического анализа явился годичный побег и его система.

Фитоиндикация экотопов сообществ ив проведена по списку ценопопуляций видов путем заложения стационарных площадок, размеры которых, как принято в популяционных исследованиях, определены размером фитогенных полей (Изучение ..., 1986). Оценка экологических режимов произведена с помощью средневзвешенной середины интервала по 9 амплитудным шкалам Д. Н. Цыганова (1983) (Грохлина, Ханина, 2006; Грохлина, 2008), а также количественных методов по расчету потенциальной и реализованной экологических валентностей, индексов толерантности по климатическим и эдафическим факторам.

На основе индексов толерантности, экспертных данных о приуроченности видов ив к микроместообитаниям выделены 4 эколого-ценотические группы (ЭЦГ): аркто-монтанная (*Salix arctica* Pall., *S. glauca* L., *S. lanata* L., *S. phylicifolia* L., *S. uralicola* I. Beljaeva); болотная (*S. aurita* L., *S. lapponum* L., *S. cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. pyrolifolia* Ledeb., *S. myrtilloides* L.); пойменная (*S. alba* L., *S. x fragilis* L., *S. acutifolia* Willd., *S. gmelini* Pall., *S. triandra* L., *S. pentandra* L., *S. vinogradovii* A. Skvorts., *S. viminalis*); лесная (*S. caprea* L., *S. rosmarinifolia* L., *S. starkeana* Willd., *S. bebbiana* Sarg.), статистически различающиеся по 8 факторам, кроме фактора освещенность-затенение. Это объясняется тем, что все ивы гелиофиты, располагаются в растительных сообществах в I ярусе или подлеске (с разрежением древесного яруса) и не испытывают затенения.

Экологическое разнообразие есть результат воздействия различных факторов среды на растения, что находит отражение в их морфологической структуре. Причем их действие взаимосвязано и в целом определяет жизнь растения с тем лишь уточнением, что влияние одних факторов проявляется довольно четко, а других сглажено. Одним из ведущих, особенно для бореальных видов, является эдафический, поэтому выделяют почвенно-экологические группы (Горышина, 1979). Но в некоторых случаях специфика субстрата настолько велика, что позволяет говорить о субстратно-экологических группах. Безусловно, субстрат, в комплексе с остальными факторами, определяет особенности биоморф.

Нами описаны субстратно-экологические группы ив, соответствующие вышеприведенным ЭЦГ: флювиафиты – пойменная (*S. alba*, *S. x fragilis*, *S. acutifolia*, *S. gmelini*, *S. triandra*, *S. pentandra*, *S. vinogradovii*, *S. viminalis*), петрофиты – аркто-монтанная (*S. arctica*, *S. glauca*, *S. lanata*, *S. phyllicifolia*, *S. uralicola*) и сфагнофилы – болотная (*S. aurita*, *S. lapponum*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. pyrolifolia*, *S. myrtilloides*) – особи которых характеризуются специфическими наборами биоморфологических адаптаций, представляющие своего рода индикаторы местообитаний и отражающие специфику местообитаний сообществ, что согласуется с правилом В. Тишлера (1955), согласно которому биологические свойства видов отражают специфику местообитаний сообществ.

Для сфагнофилов отмечена «этажированность» систем побегов формирования, некротическая и физиологическая партикуляция, интенсивное обновление корневой системы, вегетативная подвижность, погребение в моховой субстрат. Для петрофитов характерны: миниатюризация; нанизм; полимеризация; олигомеризация побеговых систем; преобладание подземных частей над надземными; бриофилизация. К адаптациям флювиафитов относятся: раннее формирование кустовидной формы роста; большое число прочных систем побегов формирования; полегание их базальных частей по направлению течения реки; образование опорных придаточных корней, удерживающих растение.

Анализ экотопической приуроченности ЭЦГ ив, специфические наборы биоморфологических адаптаций особей субстратно-экологических групп позволяют предположить, что соматическая радиация видов рода *Salix* протекала в поймах рек, переувлажненных биотопах, а также в условиях тундр и высокогорий, что приводило к поливариантности развития и образованию новых экобиоморф. Основываясь на положении синтетической теории эволюции, мы считаем, что модификация (в данном случае экобиоморфа) не создает новой наследственной формы, но имеет значение важного переходного этапа, показывающего направление микроэволюционных преобразований.

Завоевание высокогорий привело к трансформации кустарниковой формы роста в кустарничковую, сопровождающуюся рядом девиаций: сокращение длительности фаз онтоморфогенеза; перестройка побеговых

систем; их олигомеризация и миниатюризация. Показано, при освоении горных плато у петрофитов происходит отмирание $\frac{1}{3}$ длины ортотропной части годичного побега, сопровождающееся олигомеризацией; перемещение и погребение спящих почек базальных частей побегов в моховой субстрат (бриофилизация) и позволяет им находиться в благоприятных условиях высокогорного герпетобия и обеспечивать возобновление.

В процессе диверсификации и транслокации экологических ниш отдельные виды ив тундровых ценозов (*S. fuscescens*, *S. myrtilloides*) сохранились на олиготрофных болотах и приобрели адаптивные черты редуцированных древесных биоморф (Богдановская-Гиенэф, 1946). Для них характерны малоосность, миниатюризация, этажированное строение систем побегов формирования, интенсификация фаз онтоморфогенеза, партикуляция, активное формирование придаточных корней, ведущее, к интенсивному обновлению корневой системы и представляющее терминальную пролонгацию (Серебрякова, 1983).

На надпойменных террасах у ив сформировалась форма роста «низкокронное одноствольное дерево» (*S. albs*, *S. x fragilis*), но в условиях природного и антропогенного стресса она встречается крайне редко, чаще образуется переходная – дерево-«куст», сочетающая признаки обеих биоморф. Становление переходных форм роста связано с ранним пробуждением спящих почек у основания ствола (надземно или подземно), что представляет надставку онтоморфогенеза одноствольного дерева – терминальную пролонгацию. Этот морфологический модус привел к преобразованию жизненной формы дерево-«куст» в геоксилый кустарник с серией закономерно сменяющихся систем побегов формирования. Данная биоморфа наиболее типична для видов рода *Salix*.

Кустарниковые ивы, вышедшие за пределы речных долин, стали компонентами различных болотных комплексов (выработав приспособления к пониженному содержанию кислорода в почве), а также сообществ сосново-березовых лесов и в соответствии с экотопической приуроченностью сформировали ряд биоморф. Как при затоплении, так и в условиях сухости и бедности субстрата, у них утрачивается способность к последовательной смене систем побегов формирования в ходе онтоморфогенеза и наблюдается выпадение конечных этапов, то есть терминальные аббревиации, приводящие в первом случае к формированию биоморфы «одноствольное деревце» (*S. cinerea*, *S. rosmarinifolia*), во втором – «аэроксилый кустарник» (*S. aurita*, *S. bebbiana*, *S. starkeana*). Проявлением базальных аббревиаций можно считать формирование полупростратных форм роста – эпигеогенноксилоризомных факультативных полустланников в условиях сильного затенения (*S. glauca*, *S. rosmarinifolia*). Результатом освоения трех адаптивных зон в течение третичного и четвертичного периодов явилось разнообразие биоморф видов рода *Salix*.

Проведенный биоморфологический анализ ценопопуляций ив проведен системно с учетом структурно-биологических, эколого-ценотических,

ботанико-географических параметров, что и позволило получить теоретически значимые результаты.

Библиографический список

Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Мат. по истории флоры и растительности СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 425–468.

Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южно-Урала: дис. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 329 с.

Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 364 с.

Грохлина Т. И., Ханина Л. Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. мат. II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2006. С. 87–89.

Грохлина Т. И. Программа обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам EcoScaleWin: новые возможности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат. III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, Пушино: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2008. С. 467–469.

Жукова Л. А., Турмухаметова Н. В., Акиенцев Е. В. Экологическая характеристика некоторых видов растений // Онтогенетический атлас растений: науч. изд. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2007. Т.V. С. 318–331.

Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. М.: Изд-во МПГИ им. В. И. Ленина, 1986. 74 с.

Реймерс Н. Ф. Экология (законы, правила, принципы и гипотезы). М., 1994. 367 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойных широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОНЫ *SALIX STARKEANA* WILLD.

О. И. Недосеко¹, В. П. Викторов², М. В. Костина^{2,3}

¹Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Арзамасский филиал ННГУ,
nedoseko@bk.ru

²Московский педагогический государственный университет,
vpvictorov@mail.ru

³Севастопольский государственный университет, mkostina@list.ru

В кроне *Salix starkeana* Willd. описаны модули: 1 – метамер; 2 – одноосный побег; 3 – трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль); 4 – ветвь от ствола; 5 – крона в целом. В кроне выделены семь основных вариантов вегетативных побегов и двуэтапно-оппадающие вегетативно-генеративные побеги. В составе годовичного вегетативного побега отмечено семь вариантов метамеров.

Ключевые слова: *Salix starkeana*, крона, модуль, метамер, архитектурный модуль.

MODULAR CROWN ORGANIZATION OF *SALIX STARKEANA* WILLD.

O. I. Nedoseko¹, V. P. Viktorov², M. V. Kostina^{2,3}

¹*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod – National Research University (UNN), Arzamas Branch,*

²*Moscow State Pedagogical University,*

³*Sevastopol State University*

Modules were distinguished in the crown of the squat willow: 1 – metamere; 2 – uniaxial shoot; 3 – three-year-old shoot system (architectural module); 4 – branch from the trunk; 5 – crown as a whole. In the crown, 7 main variants of vegetative shoots and two-stage deciduous vegetative-generative shoots were identified. As part of the annual vegetative shoot, 7 variants of metameres were identified.

Keywords: *Salix starkeana*, crown, module, metamer, architectural module.

По мнению М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1991), дерево в надземной сфере состоит из двух основных частей: ствола и кроны. Ствол – постоянная и важнейшая часть кроны, ее начало, выполняет функцию освоения воздушного пространства, механическую, проводящую, фотосинтезирующую и генеративную. По мере формирования кроны происходит отдаление от ствола части кроны, выполняющей ассимиляционно-генеративные функции, а также распространение механических функций от ствола к периферии.

В литературных источниках нет единого подхода к определению понятия кроны. Так, по определению А. А. Федорова и др. (1979), крона – это сумма ветвей. По мнению М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1991), крона – неразрывное единство ствола и ветвей. Эти авторы считают, что крона состоит из ярусов, а ствол состоит из производных метамеров ярусов. По нашему мнению, крона – это совокупность ветвей различного порядка, отходящая от ствола. Это определение используется в данной работе для изучения структуры кроны.

По мнению М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977), скелетные оси кустарников, то есть их стволы, отличаются от скелетных осей (стволов) моноподиально-нарастающих деревьев не только меньшей продолжительностью жизни, но и более высокой степенью полимеризации побеговых систем. Если у моноподиально-нарастающих деревьев стволы образованы системой первичного побега, то стволы кустарников построены частями систем побегов формирования, то есть они не могут быть гомологами первых. Стволы кустарников – сложные стволы, похожие на стволы деревьев лишь внешне, поэтому они называются сложными или составными главными скелетными осями (Серебряков, 1962; Мазуренко, Хохряков, 1977). У симподиально-нарастающих деревьев, как и у кустарников, формируется сложная составная ось.

В связи с введением понятия «модуль» (Prevost, 1967) в конце XX века активное развитие получило направление биоморфологии по изучению модульной организации растений. Итогом этого изучения стало учение об архитектурных моделях (Hallé, Oldeman, 1970; Halle et al., 1978). С конца XX века в работах отечественных авторов чаще используется термин «модуль» (Мазуренко, Хохряков, 1991, 2004; Шафранова, 1994; Антонова, Азова, 1999; Савиных, 2004, 2008; Гетманец, 2011; Костина, 2008; Шаровкина, 2013), поскольку это понятие кроме структурных особенностей включает ритмичность и периодичность образования структурных элементов тела растения.

В работах некоторых авторов показано, что у большинства растений соцветия встраиваются в многолетнюю побеговую систему, определяя тем самым своеобразие конструкции. В связи с этим соцветия стали изучать как часть побеговой системы растения (Кузнецова, 1991; Хохряков, 1994; Костина, 2009).

Модульную организацию ив секции Incubaseae исследовала И. А. Гетманец (1999, 2011). В качестве основной структурной единицы ив она рассматривает двулетнюю побеговую систему, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И. С. Антоновой (2006) в кроне деревьев. В состав двулетней побеговой системы (трехосной системы) входят побеги последнего года вегетации и побег предыдущего года. По нашему мнению, основной структурной единицей у ив правильнее считать трехлетнюю побеговую систему (ТПС), которая состоит из трехлетнего, двулетнего (одного или нескольких) и годичных побегов (Недосеко, 2018). В трехлетних побеговых модулях по сравнению с двулетними можно более подробно проанализировать дальнейшую судьбу побегов нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения (Мазуренко, Хохряков, 2004).

В данной работе мы выделяем следующие модули: 1 – метамер; 2 – одноосный побег; 3 – трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль); 4 – ветвь от ствола; 5 – крона в целом. Объект исследования – ива приземистая (*Salix starkeana* Willd. из секции *Vetrix*), один из самых распространенных в лесной зоне бореальных видов.

Полевой материал собран в течение 2016–2018 гг. в нескольких районах Нижегородской области. Во взрослом состоянии *S. starkeana* представлена следующими жизненными формами: эпигеогенно-геоксильный, гипогеогенно-геоксильный кустарники, деревце, что свидетельствует о поливариантности развития. Особи *S. starkeana* с разными жизненными формами приурочены к разным экологическим условиям: эпигеогенно-геоксильные кустарники чаще встречаются в хорошо освещенных местообитаниях, по опушкам березовых или сосновых лесов; гипогеогенно-геоксильные кустарники хорошо развиваются в притенении, под пологом деревьев; деревца предпочитают сильное затенение (Недосеко, 2018).

При детальном изучении крон особей *S. starkeana* выделено семь основных вариантов побегов:

- 1 – однолетние неветвящиеся короткие побеги;
- 2 – многолетние неветвящиеся короткие побеги;
- 3 – многолетние ветвящиеся короткие побеги;
- 4 – однолетние неветвящиеся побеги средней длины;
- 5 – однолетние ветвящиеся побеги средней длины;
- 6 – многолетние неветвящиеся побеги средней длины;
- 7 – многолетние ветвящиеся побеги средней длины.

У растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния более детально исследован качественный и количественный состав побегов по частям кроны. В строении кроны особей *S. starkeana* всех жизненных форм преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7) (табл.). Из четырех вариантов побегов средней длины реже встречаются однолетние ветвящиеся.

У особей жизненных форм гипогенно-геоксильный кустарник и деревце в верхней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся короткие побеги (1, 4) и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7), в нижней части кроны – многолетние неветвящиеся побеги средней длины (6) (табл.).

Таблица

Качественный и количественный состав вариантов побегов *Salix starkeana* разных жизненных форм в различных частях кроны в средневозрастом генеративном онтогенетическом состоянии

Ветка \ Вариант побега	1	2	3	4	5	6	7
Жизненная форма – гипогенно-геоксильный кустарник							
Верхняя модельная ветка	178	22	37	78	5	5	53
% соотношение	47,08	5,83	9,79	20,63	1,32	1,32	14,03
Средняя модельная ветка	80	4	11	23	4	9	24
% соотношение	51,61	2,58	7,1	14,84	2,58	5,81	15,48
Нижняя модельная ветка	50	6	16	17	–	14	12
% соотношение	43,48	5,22	13,92	14,78		12,17	10,43
Среднее %	47,4	4,54	10,27	16,75	1,3	6,43	13,31
Жизненная форма – эпигенно-геоксильный кустарник							
Верхняя модельная ветка	7	–	–	32	4	5	21
% соотношение	10,14			46,38	5,8	7,25	30,43
Средняя модельная ветка	25	2	3	27	4	12	34
% соотношение	23,36	1,87	2,8	25,23	3,74	11,22	31,78
Нижняя модельная ветка	9	2	1	16	2	6	16
% соотношение	17,4	3,84	1,93	30,77	3,84	11,54	30,77
Среднее %	16,97	1,90	1,57	34,13	4,45	9,99	30,99
Жизненная форма – деревце							
Верхняя модельная ветка	63	3	3	42	3	7	45
% соотношение	37,95	1,8	1,8	25,31	1,8	4,23	27,11
Средняя модельная ветка	51	2	2	30	–	4	32
% соотношение	42,15	1,65	1,65	24,79		3,31	26,45

Таблица, окончание

Ветка \ Вариант побега	1	2	3	4	5	6	7
Нижняя модельная ветка	34	3	6	19	7	10	26
% соотношение	32,38	2,86	5,71	18,1	6,67	9,52	24,76
Среднее %	37,49	2,11	3,05	22,73	2,82	5,69	26,11
Жизненная форма – низкий длиннохлоризомный гипогенно-геоксилый кустарник							
Скелетная ось	57	5	11	21	4	33	
% соотношение	43,52	3,82	8,39	16,03	3,05	25,19	

У особей жизненной формы эпигенно-геоксилый кустарник в верхней и нижней частях кроны преобладают однолетние неветвящиеся и многолетние ветвящиеся побеги средней длины (4, 7); в средней части кроны преобладают однолетние неветвящиеся побеги короткие и средней длины (1, 4), а также многолетние ветвящиеся побеги средней длины (7) (табл.).

По процентному составу вариантов побегов наиболее близки жизненные формы гипогенно-геоксилый кустарник и деревце. В кронах этих жизненных форм наибольшее число коротких побегов: 62,17 % – у гипогенно-геоксилый кустарника, 42,64 % – у жизненной формы деревце. У особей жизненной формы эпигенно-геоксилый кустарник в кронах преобладают побеги средней длины (79,54 %), короткие побеги находятся в наименьшем числе (20,46 %).

В связи с меньшей высотой особей *S. starkeana* жизненной формы низкий длиннохлоризомный гипогенно-геоксилый кустарник (высота до 0,55 м) на их основной скелетной оси (стволике) нельзя выделить 3 части, поэтому у таких особей *S. starkeana* была детально изучена и зарисована основная скелетная ось, у которой были подсчитаны варианты побегов и их количественный состав (табл.).

В кроне особей жизненной формы низкий длиннохлоризомный гипогенно-геоксилый кустарник преобладают короткие побеги (55,71 %), как и у особей жизненной формы гипогенно-геоксилый кустарник (62,17 %) (табл.).

В составе годового вегетативного побега выделены семь вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек (рис. 1): 1) лист, узел, короткое междоузлие и вегетативная почка регулярного возобновления; 2) лист, узел, короткое междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 3) лист, узел, длинное междоузлие и вегетативная почка регулярного возобновления; 4) лист, узел, длинное междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 5) лист, узел, длинное междоузлие и генеративная почка регулярного возобновления; 6) лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка; 7) чешуевидный лист, узел, короткое междоузлие и спящая почка.

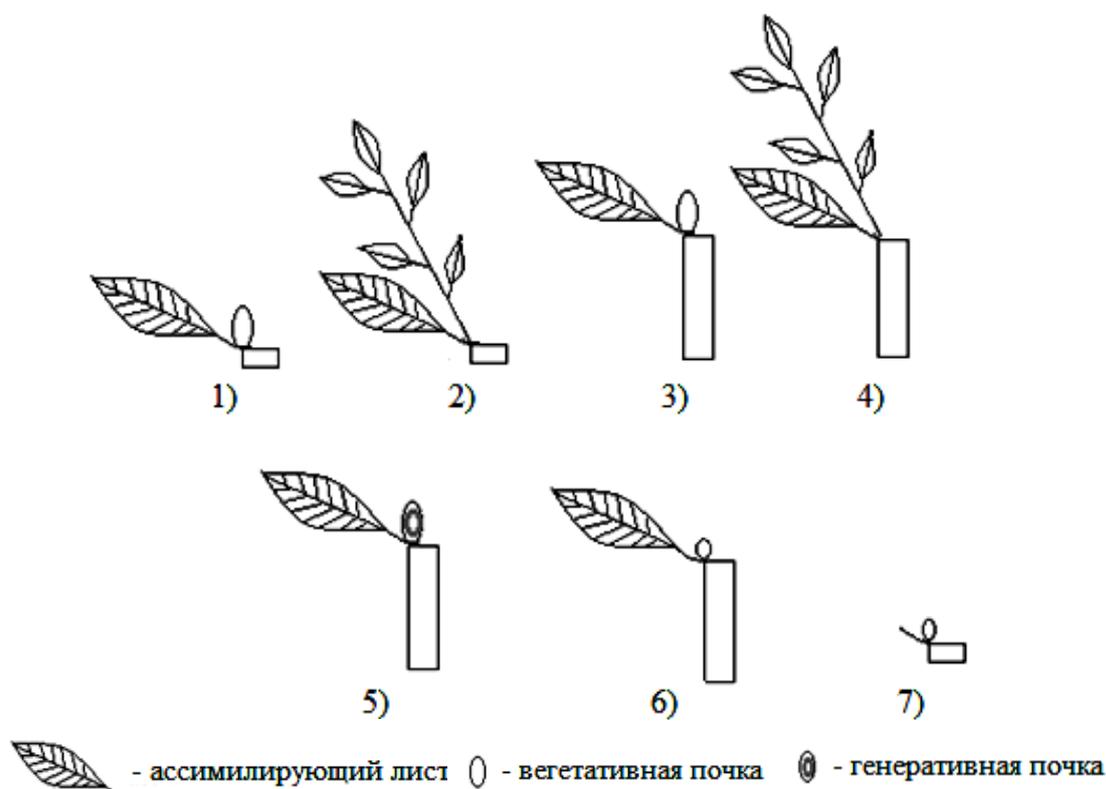


Рис. 1. Типы метамеров в составе годичных побегов *Salix starkeana*:
пояснения в тексте

S. starkeana цветет в мае, одновременно с распусканием листьев. Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и рассеивания семян. Опадение вегетативно-генеративных побегов *S. starkeana* происходит двуэтапно: сначала отмирает в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – остальная часть генеративного побега (вегетативная часть генеративного побега). Поэтому летом на двулетних побегах *S. starkeana* сохраняются остатки генеративных побегов – длиной 0,8–1,7–2,5 см, которые содержат 3–5 листочков длиной до 3,1 см и шириной 1,7 см. Нами не были встречены вторично цветущие особи ивы приземистой.

Так как вегетативно-генеративные побеги *S. starkeana* опадают в два этапа и их нижняя олиственная часть остается на двулетнем побеге до осени, то их, как и условно-неопадающие генеративные побеги, необходимо учитывать в составе ТПС. Учитывая долговечность вегетативных частей генеративных побегов, вариант ветвления и размер зоны отмирания вегетативных побегов у ивы приземистой можно выделить следующий архитектурный модуль – модуль, основанный на базитонии с двуэтапно-опадающими генеративными побегами (рис. 2).

Таким образом, в кроне *S. starkeana* описаны пять вариантов модулей; выделены семь основных вариантов вегетативных побегов и двуэтапно-опадающие вегетативно-генеративные побеги; в составе годичного вегетативного побега отмечено семь вариантов метамеров.

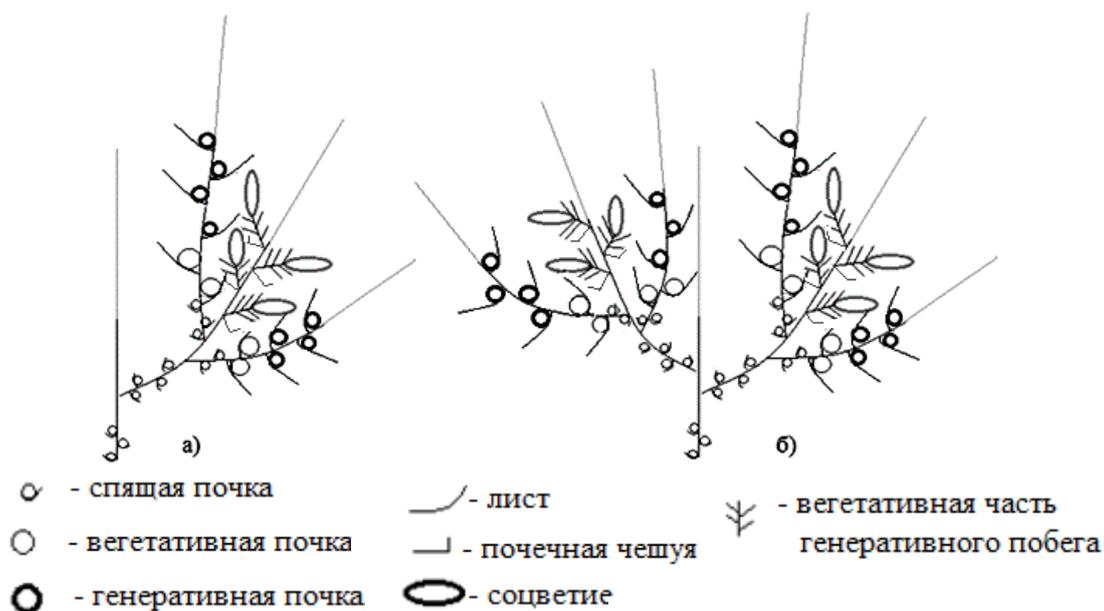


Рис. 2. Архитектурный модуль *Salix starkeana*

Библиографический список

Антонова И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства Ulmaceae Mirb. // Проблемы биологии растений: мат. Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Письяуковой. СПб.: Изд-во ТЕССА, 2006. С. 232–235.

Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 3. С.10–32.

Костина М. В. Иерархическая классификация конструктивных единиц (модулей) древесных растений умеренной зоны // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2008. Вып. 9. С. 114–118.

Костина М. В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 40 с.

Кузнецова Т. В. О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 2. С. 222–230.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С.409–421.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений: матер. X школы по теор. морфологии растений «Конструкционные единицы в морфологии растений» (Киров, 2–8 мая 2004 г.). Киров, 2004. С.10–12.

Недосеко О. И. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе: автореферат дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2018. 43 с.

Савиных Н. П. Поливариантность особей и ее эволюционное значение // Методы популяционной биологии: сб. материалов докладов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 186–187.

Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. С. 47–69.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.

Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.

Хохряков А. П. Биоморфология репродуктивных органов растений // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 121–122.

Шаровкина М. М., Антонова И. С. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2013. Сер. 3. Вып. 3. С.26–36.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 6–7.

Hallé F., Oldemann R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 210 p.

Hallé F., Oldemann R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and Forest: An architectural analysis. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

Prevost M. F. Architecture de quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr., 1967. Vol. 114. P. 23–36.

МОРФОГЕНЕЗ КУСТАРНИКОВ В ДЕНДРАРИИ ИМЕНИ Р. И. ШРЕДЕРА НА ПРИМЕРЕ КАЛИН (*VIBURNUM*, ADOXACEAE)

А. Н. Сахоненко, Д. Л. Матюхин

*Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева, alexs@mail.ru, botanika2@timacad.ru*

Работа демонстрирует трансформацию жизненных форм у видов в пределах одного рода. Также показано изменение жизненной формы особей одного вида в зависимости от календарного возраста, онтогенетического состояния и условий произрастания.

Ключевые слова: особь, онтогенетическое состояние, морфогенез, жизненная форма.

MORPHOGENESIS OF SHRUBS IN THE R. I. SCHROEDER'S ARBORETUM BY THE EXAMPLE OF *VIBURNUMS* (ADOXACEAE)

A. N. Sakhonenko, D. L. Matyukhin

*Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy*

The work demonstrates the transformation of life forms of species within the same genus. The paper also shows the change in the life form of individuals of one species, depending on the calendar age, ontogenetic state and growing conditions.

Keywords: individual, ontogenetic state, morphogenesis, life form.

В коллекции дендрологического сада имени Р. И. Шредера (далее дендрарий) в настоящее время произрастает 12 таксонов рода калина: *Viburnum carlesii*, *V. cassinoides*, *V. burejaeticum*, *V. dentatum*, *V. lantana*, *V. lentago*, *V. opulus*, *V. x rhytidophylloides*, *V. sargentii*, *V. setigerum*, *V. tinus*, *V. wrightii*.

Они представлены группами особей нескольких возрастов, растущими как в условиях культуры (на коллекционных участках), так и в естественных условиях (на буферных участках). Наличие особей нескольких возрастов и разных онтогенетических состояний у каждого вида, растущих во всех вариантах условий, позволяет проводить сравнение морфогенеза разных видов. При описании морфогенеза особей преимущественно использовали общепринятые методики (Савиных, 2014).

Три вида из перечисленных (*V. lantana*, *V. lentago*, *V. opulus*) растут в дендрарии более 100 лет и полностью адаптировались к местным условиям. На коллекционных участках этих видов имеются старовозрастные особи (более 50 лет) в старом генеративном и субсенильном онтогенетических состояниях и более молодые особи в состояниях, начиная с виргинильного. Особи как семенного, так и вегетативного происхождения (табл. 1).

Таблица 1

Возраст, онтогенетическое состояние и жизненная форма особей видов *Viburnum* в дендрарии имени Р. И. Шредера

Вид	Число особей в образце, шт.	Календарный возраст, лет	Онтогенетическое состояние	Расположение	Тип биоморфы
1	2	3	4	5	6
<i>V. lantana</i>	2	2–25	g ₂	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	1	25–30	g ₂	К	аэроксильно-геоксильный кустарник, неявно-полицентрический вегетативно слабо подвижный
	неопределено	неопределён	im–v	ЕУ	геоксильный кустарник, полицентрический, вегетативно подвижный
	16	3–10	v	ЕУ	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	8	12	g ₁	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. lentago</i>	3	неопределён	im	ЕУ	дерево (1 ствол)

Таблица 1, продолжение

1	2	3	4	5	6
<i>V. lentago</i>	5	15–20	v	ЕУ	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	2	15–20	v	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	6	45–50	g ₃	К	аэроксильно-геоксильный кустарник моноцентрический, вегетативно слабоподвижный (поросль)
	2	50–60	ss	К	геоксильный кустарник, моноцентрический, вегетативно слабоподвижный (поросль)
	3	50–60	ss	К	дерево
<i>V. opulus</i>	5	неопределен	v	ЕУ	геоксильный кустарник, неявно полицентрический, вегетативно слабоподвижный.
	10	50–60	g ₃	К	геоксильный кустарник, неявно полицентрический, вегетативно слабоподвижный.
	2	15–20	g ₂	ЕУ	аэроксильно-герксильный кустарник моноцентрический вегетативно неподвижный
	5	10	v	К	аэроксильно-герксильный кустарник моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. carlesii</i>	1	15–20	g ₁	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. wrightii</i>	2	11	g ₁	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	1	11	g ₁	К	дерево (1 ствол)
	6	11	g ₁	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. sargentii</i>	5	12	g ₁	К	аэроксильно-геоксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	3	12	g ₁	К	аэроксильно-геоксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	3	12	g ₁	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. x rhytidophylloides</i>	4	15–20	g ₂	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный

Таблица 1, окончание

1	2	3	4	5	6
<i>V. dentatum</i>	5	11	v	К	аэроксильно-геоксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
	5	11	v	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. burejaeticum</i>	2	20–25	g ₂	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. cassinoides</i>	1	12	v	К	аэроксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. setigerum</i>	5	10	v	К	аэроксильно-геоксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный
<i>V. tinus</i>	2	12	v	К	вечнозелёный геоксильный кустарник, моноцентрический вегетативно неподвижный

Примечание: расположение – К – в культуре; ЕУ – в естественных условиях

Также в большом количестве имеются самосевные особи этих видов в естественных условиях (описание некоторых представлено в табл. 1). Эти особи ярко демонстрируют стратегию морфогенеза того или иного вида. Так, для *V. lantana* на освещённых местах с самых ранних этапов характерно развитие аэроксильного куста. Переход к геоксильному типу развития наблюдали лишь в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии. При развитии в тени особи имматурного состояния переходят к геоксильному типу развития и могут существовать в таком состоянии длительное время до осветления местообитания.

Особь *V. lentago* развиваются как аэроксильный кустарник или дерево независимо от освещённости. В случае сильного затенения чаще всего формируется одноосная форма (деревце), при этом сильно замедляются (или полностью отсутствуют) приросты. Проявления геоксилии (корневая поросль) наблюдали только в старом генеративном и сенильном состояниях.

V. opulus наиболее быстро переходит к геоксильному типу развития, независимо от условий произрастания. Также, как *V. lantana*, этот вид на затенённых участках может длительное время существовать в виде вегетативно подвижной формы (стланник) и сохранять признаки имматурных особей. В случае осветления быстро переходит в виргинильное, а затем в генеративное состояние. Такую стратегию развития можно наблюдать у растений некоторых других родов (Савинов, 2017).

Другие виды представлены более молодыми особями, первые этапы онтогенеза которых были описаны детально ранее (Сахоненко, Матюхин, 2017). Современное состояние особей данных видов приведено в таблице 1.

Проведённый анализ коллекции видов рода *Viburnum* демонстрирует переход от кустарниковых форм к древесным в пределах одного рода (табл. 2).

Таблица 2

Разнообразие жизненных форм *Viburnum*

	Жизненная форма				
	геоксильный вегетативно-подвижный кустарник	аэроксильно-геоксильный вегетативно-подвижный кустарник	аэроксильно-геоксильный вегетативно-неподвижный кустарник	аэроксильный кустарник	дерево
ви- ды	<i>V. opulus</i> , <i>V. sargentii</i>	<i>V. lantana</i> , <i>V. opulus</i> , <i>V. sargentii</i>	<i>V. lantana</i> , <i>V. dentatum</i> , <i>V. setigerum</i> , <i>V. tinus</i>	<i>V. carlesii</i> , <i>V. len- tago</i> , <i>V. cassi- noides</i> , <i>V. burejae- ticum</i> , <i>V. x rhyti- dophylloides</i> , <i>V. setigerum</i> , <i>V. wrightii</i>	<i>V. lentago</i> , <i>V. wrightii</i>

The article was made with support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in accordance with agreement № 075-15-2020-905 date November 16, 2020 on providing a grant in the form of subsidies from the Federal budget of Russian Federation. The grant was provided for state support for the creation and development of a World-class Scientific Center “Agrotechnologies for the Future”.

Библиографический список

Сахоненко А. Н., Матюхин Д. Л. Особенности развития особой семенного происхождения на ранних этапах онтогенеза у некоторых видов калин // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию каф. ботаники ТвГУ / отв. ред. А. А. Нотов. Тверь : Твер. гос. ун-т, 2017. С. 360–363.

Савинов И. А. Современный подход к анализу жизненных форм представителей порядка Celastrales // Бюлл. Ботан. сада-института ДВО РАН. 2017. Вып. 18. С. 61–63.

Савиных Н. П. Фундаментальная биоморфология для прикладных исследований // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества). Киров: ООО «Радуга–ПРЕСС», 2014. С. 194–208.

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСТЕНИЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.) НА НАЧАЛЬНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ УРОВНЕЙ ЖИЗНЕННОСТИ

Т. Ю. Браславская, А. С. Ефименко, А. А. Алейников
 Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
t-braslavskaya@yandex.ru

На основе статистического многомерного анализа морфометрических показателей и моделирования хода линейного роста сформулированы диагно-

стические признаки онтогенетических состояний im_1 , im_2 , v_1 и уровней жизненности у пихты сибирской.

Ключевые слова: подрост, ход роста в высоту, многомерный анализ морфометрических признаков, онтогенетическое состояние, жизненность, *Abies sibirica*.

MORPHOMETRIC ANALYSIS OF SIBERIAN FIR (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.) UNDERGROWTH PLANTS TO DIAGNOSE THEIR VITALITY

T. Yu. Braslavskaya, A. S. Efimenko, A. A. Aleynikov

Center for Forest Ecology and Productivity of Russian Academy of Science

Resulting from multidimensional statistical analysis of morphometric features and height growth modeling, we described diagnostic criteria for early ontogeny stages (im_1 , im_2 , v_1) and vitality of Siberian fir undergrowth individuals.

Keywords: tree undergrowth, tree height growth, multidimensional statistical analysis of morphometric features, ontogeny stages, vitality, *Abies sibirica*.

В популяционной биологии растений придается большое значение диагностике уровней их жизненности (жизненного состояния), на основе которых оценивают перспективы онтогенетического развития, а обобщая эти оценки на популяционном уровне – перспективы динамики ценопопуляций (Подходы..., 1987; Диагнозы..., 1989). Для диагностики жизненности растений в каком-либо онтогенетическом состоянии проводится анализ их морфологии в сопоставлении с характерными особенностями наиболее благополучно развивающихся растений того же состояния у данного вида (Подходы..., 1987). У лесообразующих древесных видов важной закономерностью онтогенеза и индикатором его благополучного прохождения является ускорение линейного и радиального роста ствола в момент завершения имматурного онтогенетического состояния и последующий очень быстрый рост во время виргинильного и молодого генеративного состояний, а затем замедление роста при переходе дерева в зрелое генеративное состояние (Серебряков, 1962; Диагнозы..., 1989; Evstigneev, Korotkov, 2016). Однако подробный анализ хода роста деревьев – трудоемкий метод; в практике популяционных исследований лесообразующих видов уровни жизненности чаще всего диагностируют на основе морфологии кроны (см. ниже). Вопрос о том, насколько можно судить именно о перспективах развития растений подростка на основе морфологии их крон, обычно остается за рамками исследований.

Целью нашей работы было обосновать диагностику уровней жизненности у пихты сибирской в начальных онтогенетических состояниях (раннем и позднем имматурном, раннем виргинильном), сочетая анализ хода роста в высоту с анализом морфометрических показателей растений.

В лесоведении и популяционной биологии растений принято выделять онтогенетические состояния и оценивать качество (то есть жизненное состояние) подроста хвойных видов деревьев на основе анализа таких его морфометрических показателей как средняя длина годовичного линейного прироста ствола за несколько последних лет, общая форма кроны (как результат соотношения между скоростью удлинения ствола и боковых ветвей), относительная протяженность живой кроны, максимальный порядок ветвления, общее число живых ветвей II порядка или их среднее число в ежегодно формируемых хвойными видами мутовках на стволе (Савченко, 1965; Бебия, 1972; Злобин, 1975; Алексеев, 1978; Иванов, 1978; Диагнозы..., 1989; Махатков, 1991; Claveau et al., 2002; Комарова, 2011; Prévost et al., 2016; Ставрова и др., 2017). Отмечено, что при выделении уровней жизненности целесообразно использовать не все возможные показатели, а только самые информативные и тесно связанные с остальными (Злобин, 1989). В проведенном нами ранее исследовании подроста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) было установлено, что его дифференциация по онтогенетическим состояниям и по уровням жизненности – это взаимосвязанные процессы, поскольку и то, и другое в большой степени зависит от темпов развития растения и при этом может влиять на одни и те же морфометрические показатели (Браславская, Ефименко 2021).

Сбор материала проведен в среднетаежном малонарушенном лесном массиве Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника (Республика Коми, Троицко-Печорский район), в пихто-ельнике бореально-мелкотравном, расположенном на абсолютной высоте около 280 м, на склоне 5° южной экспозиции.

Для исследования были собраны 47 растений пихты высотой от 14 см (минимальная высота ветвящихся) до 3,5 м (более крупный подрост был в сообществе единичен), без хлорозов и некрозов хвои, усыхания ветвей в верхней части кроны. У каждого исследованного модельного растения была раскопана подземная часть; в результате раскопок у восьми растений обнаружили эпигеогенный ксилоризом, но почти у всех из них была также найдена корневая шейка – признак, свидетельствующий о семенном происхождении (у одного растения базальный участок ксилоризома отгнил и не сохранился). Формирование ксилоризома хорошо известно у пихты сибирской (Фалалеев, 1983; Давыдычев, Кулагин, 2009), но наиболее характерна для нее моноцентрическая биоморфа одноствольного дерева, и основное воздействие на окружающую среду растения этого вида оказывают своей надземной частью, растущей более активно, чем подземная, и несущей органы фотосинтеза и генеративного размножения. Поэтому в исследовании онтогенеза пихты мы применяли концепцию счетной единицы – элемента ценопопуляции, оказывающего воздействие на окружающую среду (Уранов, 1965; Ценопопуляции..., 1988), приняв в таком качестве надземную часть ствола (выше поверхности субстрата).

Методика сбора и анализа материала подробно описана ранее (Браславская, Ефименко, 2021; Браславская и др., 2021). В полевых условиях у каждо-

го модельного растения были определены доступные для быстрого измерения морфометрические показатели, используемые в диагностике онтогенетических состояний и жизненности подроста хвойных видов: высоты (от уровня поверхности субстрата) – общая и нижней границы живой кроны (уровня прикрепления к стволу самых нижних живых ветвей II порядка); 4 радиуса кроны на уровне ее нижней границы; длины годовых линейных приростов ствола за последние 5 лет (границы приростов определяли по расположению мутовок ветвей или рубцам от почечных чешуй); диаметр ствола у основания и на высоте груди (1,3 м). Кроме того, подсчитывали общее число живых ветвей II порядка, а на самых нижних из них – максимальный порядок ветвления. Для надземной части ствола проводили определение календарного возраста.

У модельных растений высотой более 0,5 м для анализа хода линейного роста надземной части ствола брали серии поперечных спилов, начиная от уровня субстрата. Во время камерального этапа работы для каждого из этих растений рассчитали путем интерполяции значения высот ствола при заданных значениях возраста с шагом 5 лет. Используя полученный ряд значений, провели для каждого растения моделирование хода роста в высоту на основе функции А. Митчерлиха (Кузьмичев, 1977) до 250 лет (максимального возраста, выявленного у деревьев пихты в Печоро-Ильчском заповеднике в сходных экологических условиях), чтобы оценить теоретические перспективы развития. Для индивидуального подбора наиболее точной функции использовали метод наименьших квадратов. Построенные по результатам моделирования графики хода роста модельных растений сравнили с высотами и возрастными генеративных деревьев пихты в данном сообществе (соответствующие им точки нанесли на диаграмму с графиками).

Также для всех модельных растений рассчитали дополнительные морфометрические показатели: относительную протяженность живой кроны; отношение длины кроны к её среднему диаметру внизу; среднее число ветвей II порядка в одной годичной мутовке живой кроны; среднюю за последние 5 лет длину годового линейного прироста ствола; отношение диаметра ствола на высоте груди к диаметру у основания. При помощи ординации методом неметрического многомерного шкалирования проанализировали дифференциацию модельных растений по сходству/различию комплекса морфометрических показателей. Мерой сходства/различия в ординации служило Евклидово расстояние; оно рассчитывалось с использованием нормированных значений тех морфометрических показателей, которые оказались не коррелирующими между собой: общей высоты, относительной протяженности живой кроны, среднего числа ветвей в мутовке живой кроны. По итогам ординации были сформированы группы наиболее похожих между собой модельных растений, проверена статистическая значимость межгрупповых различий (U-тест Манна–Уитни) по всем морфометрическим показателям, перечисленным выше, и по календарному возрасту. Эти группы были интерпретированы как уровни жизненности в разных онтогенетических состояниях; при интерпретации были также учтены результаты анализа и моделирования хода линейного

роста растений, отнесенных к разным группам. Вычисления, построение графиков и диаграмм проводили в программных пакетах Excel 2010 и PAST (Hammer et al., 2001).

По итогам обработки собранного материала были описаны диагностические признаки онтогенетических состояний у подростка пихты высотой до 3,5 м – раннего имматурного (im_1), позднего имматурного (im_2), раннего виргинильного (v_1) – и уровней жизненности. Значимые различия между онтогенетическими состояниями (без учета их дифференциации по жизненности) были выявлены только по размерным характеристикам растений – общей высоте, диаметру кроны, диаметру ствола и отношению диаметра ствола на высоте груди к диаметру у основания. Последний показатель (отношение диаметра ствола на высоте груди к диаметру у основания) важен для диагностики в связи с тем, что он меньше зависит от экологических условий произрастания, чем абсолютные размеры растений, так как является относительным. У подростка пихты в состоянии im_1 , который характеризуется высотой менее 1,3 м, этот показатель имеет нулевое значение. У подростка в состоянии im_2 значения этого показателя всегда меньше 0,5. У подростка в состоянии v_1 значения этого показателя обычно приближаются к 1.

У подростка пихты в состояниях im_2 и v_1 были выявлены различия уровней жизненности по морфометрическим показателям (среднему числу ветвей в мутовке живой кроны и среднему линейному приросту ствола за последние 5 лет), согласующиеся с различиями по календарному возрасту и (отчасти) – по прогнозам хода роста. Растения нормальной жизненности характеризуются наибольшим средним числом ветвей в мутовках живой кроны (по 3–4) и наибольшими средними приростами в высоту; при этом они являются наиболее молодыми по календарному возрасту (не старше 30 лет у im_2 и обычно не старше 40 лет у v_1). Кроме того, для всех растений v_1 нормальной жизненности моделирование хода роста прогнозирует, что они способны достичь высоты, наблюдаемой у генеративных деревьев, в сопоставимом с этими деревьями возрасте. Для особей im_2 нормальной жизненности хотя и не было получено такого благополучного прогноза (видимо, это было связано с молодым возрастом и коротким рядом рассчитанных высот, на основе которого подбирали функцию, описывающую рост), но была выявлена устойчивая тенденция ускорения роста, которая тоже может рассматриваться как признак благополучного развития.

Растения низкой жизненности в состояниях im_2 и v_1 , являясь самыми старыми по календарному возрасту (всегда более 70 лет и у im_2 , и у v_1), характеризуются слабым развитием мутовок в кроне (чаще всего расположение ветвей II порядка – очередное) и наименьшими значениями средней длины годовых линейных приростов ствола. При этом моделирование хода линейного роста таких растений прогнозирует, что они даже к 250 годам не достигнут высоты, наблюдаемой у генеративных деревьев в том же местообитании. У растений im_2 и v_1 пониженной жизненности длиннее годовые приросты ствола и в его ветвлении лучше выражена мутовчатость. У нескольких из

этих растений, имеющих календарный возраст не более 60 лет, выявлена значимая тенденция ускорения линейного роста или, даже несмотря на отсутствие такой тенденции, прогнозируется способность достичь высоты генеративных деревьев за время, оставшееся до предполагаемого предельного срока жизни пихты в данном местообитании.

Таким образом, диагностируемая по морфометрическим показателям дифференциация растений пихты im_2 и v_1 по жизненности действительно отражает их различия по темпам и перспективам развития, как это и подразумевает концепция жизненного состояния (Подходы..., 1987; Диагнозы..., 1989).

У подростка пихты в состоянии im_1 еще не выражена закономерная дифференциация по уровням жизненности. Такое заключение было сделано на основании того, что 1) никакие группы, на которые можно было различными способами подразделить подрост im_1 при визуальном анализе ординационной диаграммы, не различались значимо ни по морфометрическим показателям, ни по календарному возрасту; 2) анализ хода роста у растений im_2 и v_1 показал, что во многих случаях его тенденции резко менялись после достижения того календарного возраста, в котором обычно заканчивается состояние im_1 (то есть в этом начальном состоянии еще невозможно уверенно прогнозировать перспективы онтогенетического развития).

Библиографический список

- Алексеев В. И. Возобновление ели на вырубках. М.: Наука, 1978. 130 с.
- Бегия С. М. Выживаемость подростка пихты кавказской в окнах группово-выборочных рубок // Лесоведение. 1972. № 2. С. 51–57.
- Браславская Т. Ю., Ефименко А. С. Поливариантность развития подростка ели сибирской в темнохвойных лесах Северного Предуралья // Лесоведение. 2021. № 6. С. 627–644. doi: 10.31857/S0024114821060048
- Браславская Т. Ю., Ефименко А. С., Алейников А. А. Поливариантность начальных стадий онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в старовозрастных темнохвойных лесах Северного Предуралья // Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2021. С. 55–84.
- Давыдычев А. Н., Кулагин А. Ю. Особенности предгенеративного этапа онтогенеза *Abies sibirica* (Pinaceae) в подзоне хвойно-широколиственных лесов // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 5. С. 675–687.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Изд-во «Прометей», 1989. 102 с.
- Злобин Ю. А. Факторный анализ параметров морфогенеза подростка древесных пород // Известия высш. уч. заведений. Лесной журнал. 1975. № 1. С. 19–21.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Учебно-методическое пособие. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. 146 с.
- Иванов Н. Г. Критерии жизнеспособности подростка пихты кавказской // Лесоведение. 1978. № 5. С. 81–84.
- Комарова Т. А. Рост и развитие *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в Южном Сихоте-Алине // Растит. ресурсы. 2011. Вып. 4. С. 19–32.
- Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
- Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79–88.

Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. Методические разработки для студентов биологических специальностей. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1987. 78 с.

Савченко А. М. Признаки жизнеспособности подроста пихты сибирской // Лесное хозяйство. 1965. № 5. С. 10–12.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Ставрова Н. И., Горшков В. В., Мишко А. Е. Онтогенез ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. (Pinaceae) в малонарушенных северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах // Ботан. журн. 2017. Т. 102. № 2. С. 163–185.

Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы ботаники. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1965. Т. 2. С. 251–254.

Фалалеев Э. Н. Пихта. М.: Лесная промышленность, 1982. 86 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

Claveau Y., Messier C., Comeau P. G., Coates K. D. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height // Canadian J. of Forest Research. 2002. Vol. 32. No. 3. Pp. 458–468. doi: 10.1139/X01-220

Евстигнеев О. И., Коротков В. Н. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian J. Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 2. No. 2. Pp. 1–31. doi: 10.21685/2500-0578-2016-2-1

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. No. 1. Pp. 1–9. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

Prévost M., Dumais D., De Blois J. Morphological response of conifer advance growth to canopy opening in mixedwood stands, in Quebec, Canada // Trees. 2016. Vol. 30. No. 5. Pp. 1735–1747. doi:10.1007/s00468-016-1404-7

РОЛЬ ПРИДАТОЧНОЙ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ В МОРФОГЕНЕЗЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ *PINUS SIBIRICA* (PINACEAE)

С. Н. Велисевич

*Институт мониторинга климатических и экологических
систем СО РАН, s_n_velisevich@mail.ru*

Рассмотрена роль придаточных корней в морфогенезе лежащих и кустовидных форм сосны кедровой сибирской в условиях затенения и заболачивания. Высказано предположение об участии стеблевых спящих почек в формировании придаточных корней.

Ключевые слова: придаточный корень, спящая почка, морфогенез, *Pinus sibirica*.

THE ROLE OF THE ADVENTIVE ROOT SYSTEM IN THE MORPHOGENESIS OF *PINUS SIBIRICA* (PINACEAE) LIFE FORMS

S. N. Velisevich

Institute for Monitoring Climatic and Environmental systems SB RAS

The role of adventitious roots in the morphogenesis of lodging and bushy forms of Siberian stone pine under conditions of shading and swamping is considered. It has been suggested that dormant stem buds participate in the formation of adventitious roots.

Key words: adventitious root, dormant bud, morphogenesis, *Pinus sibirica*.

Сосна кедровая сибирская – важнейший в природном и хозяйственном отношении «орехоплодный» вид с площадью ареала более 5 млн. кв. км, эдификатор самых продуктивных лесных сообществ в бореальной зоне России. Огромные размеры ареала этого вида обусловлены, в том числе, его способностью занимать весьма разнообразные экологические ниши. На большей части своего ареала сосна кедровая произрастает в виде прямоствольного дерева, однако в высокогорье формирует кустовидные и стелющиеся формы (Горошкевич, Кустова, 2002). В условиях верховых болот Западной Сибири она встречается как в рямовой форме с вертикальным стволом (Городков, 1916), так и кустовидной (Храмов, Валуцкий, 1970; Велисевич, Чернова, 2014). Образование всех этих форм так или иначе связано с полеганием ствола и образованием придаточной корневой системы (Красильников, 1956). У сосны кедровой придаточные корни формируются выше гипокотилия, в стеблевой части растения на стволе и на ветвях при контакте с почвенным субстратом. Однако механизм этого явления до сих пор неясен. Высказывалось предположение, что их образование связано со спящими почками, поскольку место «выхода» корня соответствует расположению спящей почки на генетической спирали побега (Велисевич, Чернова, 2014). Справедливости такого предположения способствует большая продолжительность жизни спящих почек у этого вида (Велисевич, Горошкевич, 1997). В надземной среде они сохраняют меристематическую активность на протяжении 22 лет и более, поэтому при погружении в почвенный субстрат могут рассматриваться как орган, участвующий в формировании придаточных корней. Однако, согласно устоявшемуся взгляду, апикальная меристема побега не может превратиться в апикальную меристему корня. То есть, прямая трансформация побеговой апикальной меристемы в корневую маловероятна. Ранее было показано, что у голосеменных зачатки придаточных корней могут закладываться либо в межпучковой паренхиме, либо в лучевой паренхиме близ камбия (Sato, 1956; Эзау, 1980). Нет никаких сведений относительно участия стеблевых спящих почек в этом процессе, хотя у сосны кедровой этот орган, по-видимому, вовлечен в процесс корнеобразования. Выяснить происхождение придаточных корней у сосны кедровой сибирской и роль спящих почек в их морфогенезе – цель настоящей работы.

Исследования проводили в лесоболотном экотоне болота Таган, (северная часть междуречья рек Оби и Томи, юг Западной Сибири) на двух площадках: (1) суходол, кедровник кустарничково-зеленомошный, микробиотопы с различным освещением и (2) рямовая часть сосново-кедрового массива. Для

анализа отобрано по 20 особей в возрасте от 1 до 55 лет. Корни деревьев по-слойно освобождали от субстрата, в котором они находились, фотографировали и зарисовывали пространственное распределение. Корневая система считалась первичной, если располагалась ниже кольца семядольных листьев, на нижнем полюсе гипокотилья. Если корни развивались на побегах в стволовой части растения, то такая корневая система считалась придаточной. Основным объектом анализа являлись спящие почки, которые у сосны кедровой имеют строгую локализацию – на дистальном полюсе побега и закладываются после серии брахибластов (укороченных побегов). Продольные срезы спящих почек и корней выполнены с помощью замораживающего микротомы. Для анализа объектов использовали микроскоп AxioStar (Zeiss) со встроенной видеокамерой. Фрагменты изображений сшивали в графическом редакторе Adobe Photoshop.

Анализ результатов показывает, что на полном или почти полном освещении корневая система формировалась исключительно как система главного корня (рис. 1 А). При рассеянном освещении, начиная с 6–9 лет, основание ствола начинало изгибаться и погружалось в мох, стимулируя при этом формирование придаточных корней. Первые из них образовывались на ювенильном побеге (рис. 1 Б). При значительном затенении зона полегания могла составлять более половины длины всего стволика (рис. 1 В).

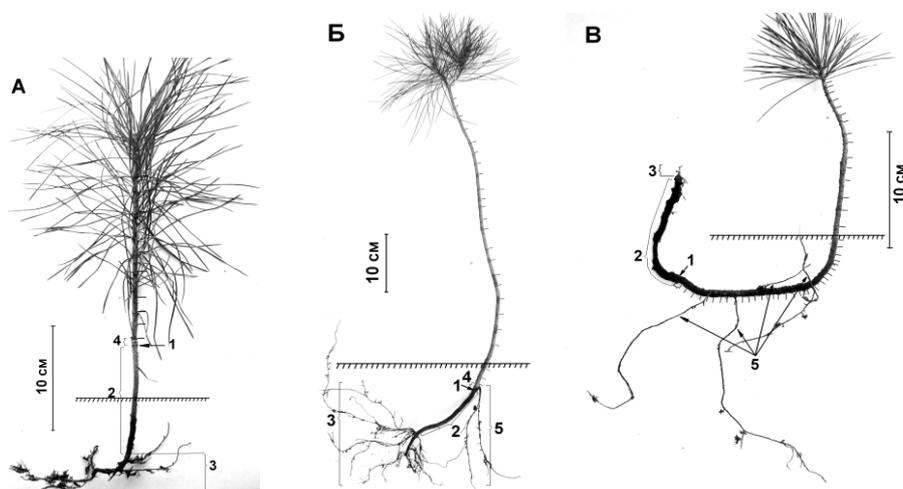


Рис. 1. Деревья сосны кедровой сибирской в условиях различного затенения под пологом суходольного кедровника кустарничково-зеленомошного: А – небольшое затенение, возраст 9 лет; Б – среднее затенение, возраст 29 лет; В – сильное затенение, возраст 48 лет; 1 – кольцо семядольных листьев; 2 – гипокотиль; 3 – первичная корневая система; 4 – ювенильный побег; 5 – придаточные корни. Черточками обозначены границы годичных приростов ствола

На рямовых буграх по мере роста деревьев и параллельного нарастания сфагнома нижняя часть стволика оказывается погруженной в моховой субстрат (рис. 2 А, Б). Происходит стимуляция роста придаточных корней уже на 6–12-м году жизни дерева. Далее в этот процесс вовлекаются вышерасположенные побеги, которые по мере нарастания сфагнома переходят из воздушной среды во влажный моховой субстрат. Примерно к 25 годам система пер-

вичного корня отмирает, ее функция переходит к придаточной корневой системе.

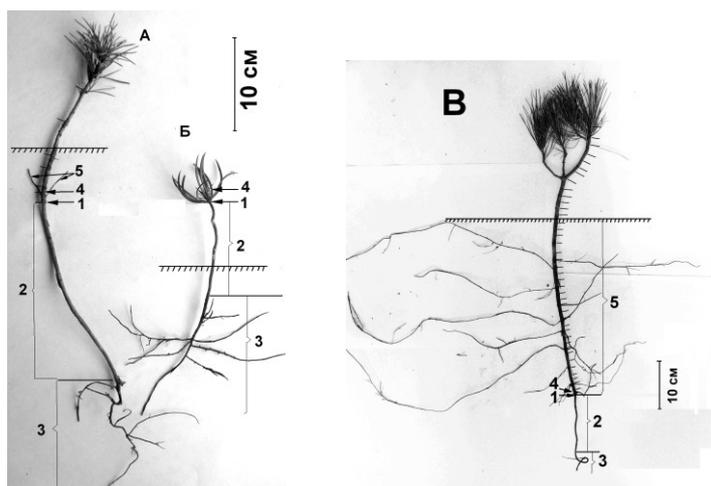


Рис. 2. Деревья сосны кедровой сибирской, растущие на рямовых буграх:
 А – 8-летнее; Б – 1-летний сеянец; В – 42-летнее;
 остальные обозначение те же, что и на рис. 1

Анализ структуры побегов с придаточными корнями, показал, что абсолютно все они приурочены к месту изначального расположения спящих почек. По мере изоляции побегов от солнечного света первыми появляются корни на ювенильном побеге, затем – на расположенных выше. Например, при погружении в сфагновый очес ювенильного побега на нем образуются зачатки будущих придаточных корней на месте спящих почек (рис. 3). Почка, расположенная выше, на следующем годичном приросте ствола, сохраняет латентное состояние, поскольку находится в воздушном пространстве.

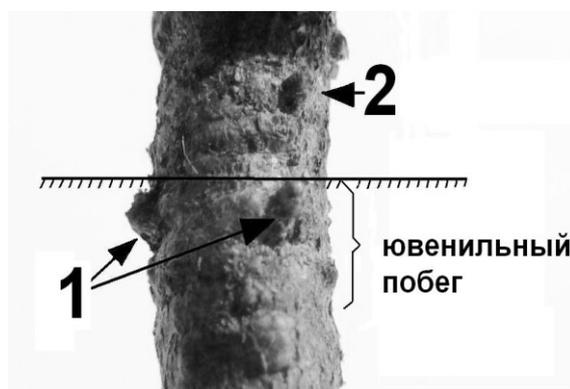


Рис. 3. Формирование придаточных корней на ювенильном побеге (1), спящая почка в латентном состоянии на вышерасположенном годичном приросте (2) у 8-летнего дерева сосны кедровой сибирской, растущего на сфагновом бугре

Поперечные срезы верхушки развивающегося придаточного корня (рис. 4) и вышерасположенной спящей почки (рис. 5) показали, что это два разных типа органов, несмотря на небольшое расстояние между ними (рис. 3).

Спящая почка сохраняет гистологическую зональность, характерную для всех стеблевых почек, в то время как придаточный корень, несмотря на то, что он сформирован на месте заложения спящей почки, имеет зональность корня.

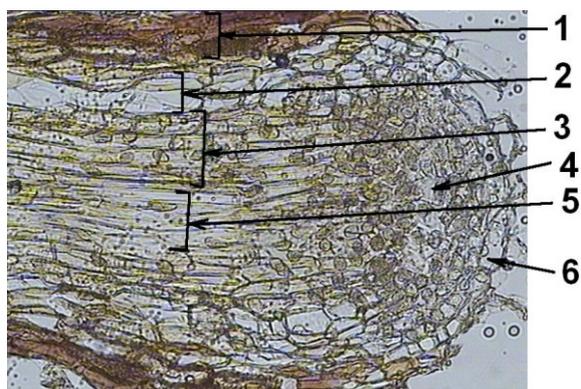


Рис. 4. Продольный срез верхушки придаточного корня на ювенильном побеге: 1 – эпидерма; 2 – протодерма; 3 – первичная кора; 4 – инициальные клетки конуса нарастания; 5 – центральный цилиндр; 6 – корневой чехлик

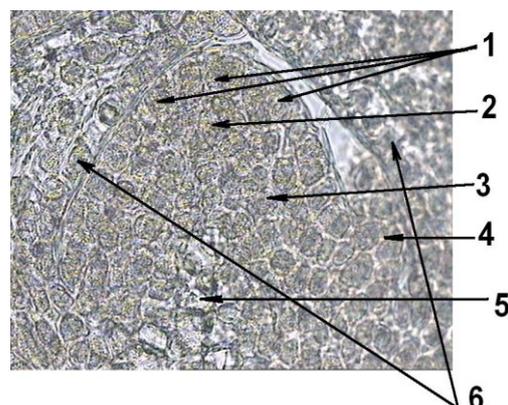
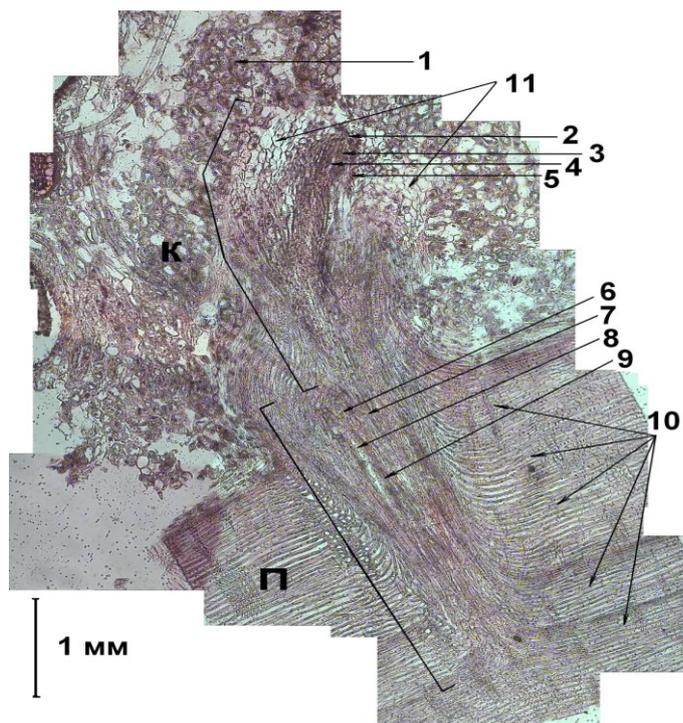


Рис. 5. Продольный срез верхушки спящей почки: 1 – слой инициальных клеток; 2 – центральные материнские клетки; 3 – периферическая зона; 4 – пазушный примордий; 5 – колончатая меристема; 6 – лист

Спящая почка и корень оказались ориентированными под разными углами по отношению к материнскому побегу (рис. 6).



1 – паренхима коры побега; 2 – апикальная меристема корня; 3 – первичная кора корня; 4 – центральный цилиндр корня; 5 – эпидерма корня; 6 – апикальная меристема латентной почки; 7 – зона образования придаточного корня; 8 – сердцевина латентной почки; 9 – ксилема латентной почки; 10 – годовичные слои ксилемы материнского побега; 11 – полость из гидролизованных клеток коры вокруг корня

Рис. 6. Продольный срез через спящую почку (П) и придаточный корень (К)

Из анализа фотографии следует, что придаточный корень берет свое начало в непосредственной близости от тканей спящей почки, но не является

ее прямым продолжением. То есть, корень не возникает вследствие прямой трансформации апикальной меристемы спящей почки в меристему корня. Судя по месту расположения, он может возникнуть либо из недифференцированной меристемы пазушного примордия спящей почки, либо из клеток камбиального слоя, которые сохраняют меристематическую активность. Косвенно на это указывает тот факт, что точка начала роста корня находится на пересечении камбиальных слоев самой спящей почки и побега, на котором она расположена.

Ранее сообщалось о возможности инициации корневых примордиев в широком диапазоне тканей, которые содержат клетки (паренхиму или камбий), способные к дедифференцировке и, следовательно, к закладке корневых зачатков. Например, появление придаточных корней возможно на границах проводящей системы, из камбия и клеток лучевой паренхимы (Haissig, 1973), в местах локализации следов почек и ветвей (Satoo, 1955). В нашем случае можно предположить, что при попадании спящей почки в безвоздушную и лишенную света среду происходит инициация корневых примордиев из клеток камбия спящей почки. Возможно также, что не последнюю роль в этом процессе играет близость камбиального слоя самого побега и тогда наиболее вероятным местом инициации будет сближение камбиальных слоев спящей почки и побега, на котором она расположена. Это предположение косвенно подтверждается местом выхода корня на рисунке 6.

Изучение фитохромной регуляции развития корневых почек у *Convolvulus* показало, что инициация роста корня регулируется механизмом георцепции (статолитами) и светорецепторной системой (фитохромами), которая улавливается корнем при его случайном приближении к поверхности почвы (Bonnett, 1972). Как следует из анализа рисунка 6, спящая почка развивалась на протяжении 5 лет, на что указывает связь ее ксилемы с ксилемой материнского побега. Затем произошла остановка ее развития, по-видимому, спровоцированная затенением и/или соприкосновением с почвенным субстратом, но при этом начал развиваться придаточный корень. Об остановке развития спящей почки свидетельствует ее погружение в паренхиму коры, хотя живая спящая почка должна находиться на поверхности материнского побега. При жизни спящая почка имела все ткани, присущие побегу: апикальную меристему с характерной для побегов гистологической зональностью, сердцевину и ксилему (рис. 6). У придаточного корня различимы три основных гистологических зоны – центральный цилиндр, первичная кора и эпидерма. Корневой чехлик еще плохо выражен, но продвижение корня в толще паренхимы коры материнского побега облегчается формированием хорошо различимой полосы из гидролизованных клеток вокруг верхушки корня.

Как известно, ткани дифференцируются по мере того, как зачаток корня прорастает через кору. Дифференциация начинается с центрального цилиндра и первичной коры, затем эпидермы и в конце – корневого чехлика (Romberger, 1963; Esau, 1980). Корневые зачатки развиваются путем деления исходных клеток, их дочерних клеток и путем включения соседних клеток.

Продвигающиеся зачатки корней избавляются от тканей, блокирующих их путь наружу, сначала путем гидролиза, затем их сминания или разрывания. На верхушке корня образуются полости или карманы (Bell, McCully, 1970). Клетки после ферментативного «переваривания», т.е. расщепления разрушенных клеточных макромолекул паренхимы коры на рост корня, становятся лишенными белков и нуклеиновых кислот, хотя клеточные стенки остаются, поскольку целлюлоза в них сложно гидролизуется. На рисунке 6 хорошо заметны гидролизованные клетки вокруг корня.

Таким образом, полученные результаты позволяют предположить, что в инициации зачатков придаточных корней у сосны кедровой сибирской могут участвовать меристематически активные ткани спящей почки – недифференцированные инициалы пазушных органов и, что более вероятно, клетки ее камбия. В любом случае, наши результаты показали опосредованное участие спящих почек в морфогенезе придаточных корней у этого вида.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FWGR-2021-0007).

Библиографический список

Велисевич С. Н., Горошкевич С. Н. Особенности развития латентных почек кедрового (Pinus sibirica Du Tour) // Украинский ботан. журн. 1997. Т. 54. № 3. С. 261–266.

Велисевич С. Н., Чернова Н. А. Морфогенез жизненных форм Pinus sibirica (Pinaceae) на олиготрофных болотах юга Западной Сибири // Ботан. журн. 2014. Т. 99. № 9. С. 988–1001.

Городков Б. Н. Наблюдения над жизнью кедрового (Pinus sibirica Mayr) в Западной Сибири // Тр. Ботан. музея Императорской академии наук. 1916. Вып. 16. С. 153–172.

Горошкевич С. Н., Кустова Е. А. Морфогенез жизненной формы стланца у кедрового на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.

Красильников П. К. Придаточные корни и корневая система у кедрового в Центральном Саяне // Ботан. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1194–1206.

Храмов А. А., Валуцкий В. И. Необычная форма Pinus sibirica (Rupr.) Mayr на верховом болоте // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 280–284.

Эзау К. Анатомия семенных растений. Пер. с англ. Кн. 1–2. 1980. 560 с.

Bell J. K., McCulley M. E. A histological study of lateral root initiation and development in Zea mays // Protoplasma. 1970. Vol. 70. Pp. 179–205.

Bonnett H. T. Phytochrome regulation of endogenous bud development in root cultures of Convolvulus arvensis // Planta. 1972. Vol. 106. Pp. 325–330.

Haissig B. E. Origins of adventitious roots // New Zealand Journal of Forestry Science. 1973. Vol. 4. No. 2. Pp. 299–310.

Romberger J. A. Meristems, growth and development in woody plants // U. S. Dept. Agric. Tech. Bull. 1963. P. 1293.

Satoo S. Origin and development of adventitious roots in layered branches of 4 species of conifers // J. Jap. Forestry Soc. 1955. Vol. 37. Pp. 314–316.

О НЕОБЫЧНОМ ВАРИАНТЕ АПИКАЛЬНОГО ДОМИНИРОВАНИЯ В ПРИРОСТАХ У ARAUCARIACEAE И CUPRESSACEAE

Д. Л. Матюхин

*Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева, d.matukhin@rgau-msha.ru*

Рассмотрены структурные особенности систем ортотропных побегов у некоторых родов хвойных. Показано наличие сходных по строению приростов у араукарий и некоторых архаичных кипарисовых. Предложена гипотеза объясняющая такое сходство.

Ключевые слова: хвойные, система побегов, прирост, силлептическое ветвление.

ON AN UNUSUAL VARIANT OF APICAL DOMINANCE IN INCREMENTS IN THE ARAUCARIACEAE AND CUPRESSACEAE

D. L. Matyukhin

*Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy*

The structural features of orthotropic shoot systems in some coniferous genera are considered. The presence of similar growths in the structure of araucaria and some archaic cypress trees is shown. A hypothesis explaining this similarity is proposed.

Keywords: conifers, shoot system, increment, silleptic branching.

Известно, что араукарии обладают очень необычным обликом: ортотропные побеги имеют четкую ярусность, возникающую при образовании «ложных» мутовок боковых ветвей. Эти боковые побеги продолжают рост после того как ортотропная ось прекращает видимый рост, завершаясь открытой почкой. Боковые побеги при этом располагаются горизонтально и имеют существенную длину, но перевершиневания не происходит. В следующий период роста последовательность явлений повторяется. Такой рост ортотропных побегов характерен и для некоторых других родов хвойных.

Объект и методика. Объектом исследования послужили экземпляры *Araucaria angustifolia*, *A. araucana*, *A. bidwillii*, *A. heterophylla* (Araucariaceae) и *Glyptostrobus pensilis*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Sequoia sempervirens*, *Taxodium distichum*, *T. mucronatum* (Cupressaceae) из коллекций отечественных ботанических садов. Рассматривались системы побегов, образующихся за один период внепочечного роста. Для ортотропных побегов перечисленных

видов в качестве приростов характерны силлептически ветвящиеся системы побегов. Учитывались взаимное расположение боковых ветвей, порядок ветвления, наличие специализированных трофических побегов (филломорфных ветвей), а также особенности роста, связанные с усиленным удлинением, по сравнению с материнской осью.

Результаты. У видов *Araucaria* боковые побеги на ортотропной оси (чаще всего это главный побег, но могут быть боковые, возникшие в результате реитерации) растут плагиотропно или косо вверх, у части видов (*A. angustifolia*, *A. araucana*) не ветвятся, большинство же (которое в отечественных садах представляют *A. bidwillii*, *A. heterophylla* и ряд других видов) образует боковые ветви, расположенные двурядно. У Томлинсона (Tomlinson, 2004) они обозначены ax_0 , ax_1 , ax_2 , где ax_0 – главный побег, ax_1 , ax_2 – боковые побеги первого и второго порядков ветвления, у *Araucaria cunninghamii* порядок ветвления может быть еще больше, но представители этого вида нам оказались недоступны.

Дифференциация побегов очень существенная: имеются ростовые и трофические ортотропные и плагиотропные побеги. Трофические побеги формально не являются укороченными, но имеют ограниченный рост и продолжительность жизни. Очень древняя конструкция, побеги с таким строением известны с карбона – *Lebachia piniformis* (Тимонин, 2009).

Листья представлены только срединной формацией. Встречаются либо шиловидные, либо широкие листья со многими жилками (Laubenfels, 1953; Мейен, 1987). У *A. bidwillii* наблюдается гетерофиллия, когда листья в пределах прироста побегов последнего порядка различаются размером и ориентацией относительно оси побега. В течение одного периода роста ортотропных ростовых побегов (ax_0 и реитерантов), боковые плагиотропные побеги (ax_1) успевают сформировать несколько приростов и состоят из нескольких элементарных побегов, границы между которыми сформированы зонами треугольных коротких зеленых листьев, верхушки которых образуют поверхность цилиндра. Вне этих границ листья имеют различную длину, и их верхушки не образуют цилиндрической поверхности. Побеги следующего порядка ветвления (ax_2) у взрослых деревьев не ветвятся, часто уплощены и опадают целиком, формируя функциональные подобию филломорфных ветвей.

У *Araucaria* описано эндогенное заложение боковых почек (Burrows 1986, 1987, 1989, 1990). Активация этих почек происходит в случае повреждения верхушечных почек, в результате реитерации образуются ортотропные побеги с прерывистым ростом и ложными мутовками боковых побегов, структурно сходные с ax_0 . При повреждении плагиотропных боковых побегов первого порядка реитерация происходит за счет эндогенных боковых почек, но побеги эти плагиотропные, с непрерывным ростом и рассеянным боковым ветвлением (подобны ax_1 и ax_2 по Tomlinson, 2004). У *A. angustifolia* в случае реитерации часто образуются почти супротивные вегетативные побеги, по расположению весьма сходные с микростробилами.

Для *Glyptostrobus pensilis* также характерны силлептически ветвящиеся системы побегов. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные. Трофические побеги представлены брахибластами, которые лишены оформленных верхушечных и боковых почек. Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах. Боковые почки на ростовых побегах образуются в пазухах чешуевидных листьев. Брахибласты несут 30–50 зелёных очередных листьев, расположенных двурядно. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отделительного слоя. Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Tsuga* (Hallé et al., 1978), но имеют детерминированный рост и живут один сезон.

Боковые побеги первого порядка ветвления по длине и массе существенно превосходят вышерасположенные части материнских побегов.

Metasequoia glyptostroboides. Системы побегов представлены силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка, либо неразветвленными элементарными побегами. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, приподнимающиеся или плагиотропные. Мощные ростовые побеги способны к силлептическому ветвлению, образуют боковые ростовые побеги следующего порядка ветвления. Трофические побеги представлены брахибластами. Они имеют оформленную боковую почку в базальной части побега. Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних побегах. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отделительного слоя и зимующей почки в пазухе почечной чешуи. Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Tsuga*, но имеют детерминированный рост и живут один сезон. Билатеральносимметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвлённых филломофных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они опадают целиком, оставляя веточные рубцы. При этом возможно опадание разветвленной системы побегов не только целиком, подобно рассеченному простому листу, но и по частям: сначала опадают отдельные брахибласты, затем оси, на которых они располагались, подобно рахисам дважды перистосложных листьев.

Боковые почки яйцевидно-конические, развиваются либо в пазухах листьев, либо сериально по отношению к боковым побегам, как ростовым, так и брахибластам. На ростовых побегах расположены рассеянно, на брахибластах компактно – в пазухе одной из верхней пары почечных чешуй.

Sequoia sempervirens. На ортотропных ростовых побегах наблюдается прерывистый рост (как на а0 у *Araucaria*) с образованием боковых силлептических побегов первого порядка, собранных в «ложную» мутовку. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, приподнимающиеся или пла-

гиотропные. Трофические побеги силлептические и пролептические, представленные билатеральными филломорфными ветвями типа *Tsuga* с верхушечными почками, и при изменении условий существования побеги могут становиться ортотропными и радиальносимметричными. Филломорфные ветви могут нарастать несколько лет. Почки закрытые, яйцевидные или яйцевидно-конические. Почечные чешуи килеватые. Часто встречаются сериальные почки, реже – комплекс побегов из них. Боковые почки и силлептические побеги расположены рассеянно по всей длине побега, очень редко компактно в верхушечной ложной мутовке.

Taxodium distichum, *T. mucronatum*. Ростовые побеги радиально симметричные, ортотропные, приподнимающиеся или плагиотропные. Трофические побеги представлены брахибластами. Билатеральные листостебельные брахибласты образуются либо на растущих удлинённых побегах в результате силлептического ветвления, либо из зимовавших боковых почек на многолетних ростовых побегах. Боковые почки, из которых весной отрастают пролептические брахибласты скрыты под корой (Doak, 1935). Брахибласты несут 30–50 зелёных очерёдных листьев, расположенных двурядно. Стебель у них тонкий и, возможно, не имеет вторичного утолщения. При отрастании верхушка брахибласта полностью расходуется, не образуя верхушечной почки. Побег живет один вегетационный период, затем отмирает и опадает с образованием отделительного слоя. Эти побеги сходны с филломорфными ветвями *Tsuga*, но имеют детерминированный рост и живут один сезон. Билатерально симметричные укороченные побеги часто входят в состав разветвлённых филломорфных ветвей, подобных дваждыперистым листьям. Они опадают целиком, оставляя веточные рубцы. При этом возможно опадание разветвленной системы побегов не только целиком, подобно рассеченному простому листу, но и по частям: сначала опадают отдельные брахибласты, затем оси, на которых они располагались, подобно рахисам дважды перистосложных листьев.

Обсуждение результатов. У всех рассмотренных видов обнаруживаются следующие особенности роста: на мощных ортотропных побегах образуются боковые силлептические ветви, которые продолжают рост плагиотропно. При этом рост исходного ортотропного побега тормозится без отмирания апекса. Перевершинивания при этом не происходит: крупная верхушечная почка, чаще всего открытая, продолжает формирование следующего прироста внутрпочечно. Это явление свойственно не только араукариям, но и другим родам архаичных хвойных. Граничным условием этого явления является длинный безморозный вегетационный период: нужно время для отрастания ортотропной части системы побегов, а затем еще время для разворачивания горизонтальных плагиотропных частей прироста, которые обеспечивают наращивание ассимилирующей поверхности, над уже развернутыми предыдущими приростами. У араукарий формирование ортотропных систем побегов также связано с очень своеобразным, почти адвентивным, геммогенезом в пазухах листьев (Burrows, 1986, 1987, 1989, 1990).

У изученных Cupressaceae обнаружены аналогичные системы побегов. Выяснение особенностей структуры побеговых систем затрудняется малой доступностью на верхушках крупных особей. Порослевые побеги у *Sequoia sempervirens* и верхушки относительно молодых особей *Glyptostrobus pensilis*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium distichum* и *T. mucronatum* не показывают всех возможных структур, а лишь демонстрируют наличие некоторых тенденций в морфогенезе побегов. Апикальное доминирование у верхушечных систем побегов выражается в иерархическом преимуществе в виде сохранения особых систем побегов.

Библиографический список

- Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 380 с.
- Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б. Древнейшие хвойные // Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений. Кн. 2. М.: «Академия», 2009. С. 57–63.
- Burrows G. E. Axillary meristem ontogeny in *Araucaria cunninghamii* Aiton ex D. Don. // Australian Journal of Botany. 1986. Vol. 34. Pp. 357–375.
- Burrows G. E. Leaf axil anatomy in the Araucariaceae // Australian Journal of Botany/ 1987. Vol. 35. Pp. 631–640.
- Burrows G. E. Developmental anatomy of axillary meristems of *Araucaria cunninghamii* released from apical dominance following shoot apex decapitation in vitro and in vivo // Botanical Gazette. 1989. Vol. 150. Pp. 369–377.
- Burrows G. E. The role of axillary meristems in coppice and epicormic bud initiation in *Araucaria cunninghamii* // Botanical Gazette. 1990. Vol. 151. Pp. 293–301.
- Del Tredici P. Lignotubers in *Sequoia sempervirens*: Development and ecological significance // Madroflo. 1998. Vol. 45. Pp. 255–260.
- Doak C. C. Evolution of foliar types, dwarf shoots, and cone scales of *Pinus*, with remarks concerning similar structures in related forms // Illinois biological monographs. 1935. Vol. 13. No. 3. Pp. 7–95.
- Hallé F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. Tropical Trees and Forests. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.
- Laubenfels D. J. The external morphology of coniferous leaves // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. Pp. 1–20.
- Tomlinson P. B. Crown structure in Araucariaceae // Available at website Proceedings of the International Dendrology Society. Araucariaceae. Auckland, 2003. 16 p.

СТРУКТУРА ПОБЕГОВ У РАСТЕНИЙ *JUNIPERUS VIRGINIANA* L. СЕМЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Р. К. Павлова, Д. Л. Матюхин, А. Н. Сахоненко
Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева, pavlovarada@mail.ru
d.matukhin@rgau-msha.ru, sahonenko@rgau-msha.ru

Приведены результаты по получению сеянцев из семян можжевельника виргинского (*Juniperus virginiana*). Рассмотрены развитие и характер ветвления трехлетних растений этого вида, дана обработка результатов анализа ветвления.

Ключевые слова: можжевельник виргинский, семена, стратификация, ветвление.

THE STRUCTURE OF SHOOTS IN *JUNIPERUS VIRGINIANA* L. PLANTS OF SEED ORIGIN

R. K. Pavlova, D. L. Matyukhin, A. N. Sakhonenko
Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy

Are presented the results of obtaining seedlings from the seeds of the *Juniperus virginiana*. Are considered the development and nature of branching of three-year-old juniper plants, the results are processed.

Keywords: *Juniperus virginiana*, seeds, stratification, branching.

Изучены особенности прорастания и развития особей можжевельника виргинского (*Juniperus virginiana* L.) в первые годы жизни. Семена в количестве 594 штук извлечены из шишкочегод 20-летнего экземпляра в дендрологическом саду имени Р. И. Шредера в ноябре 2018 г.

Предпосевная подготовка семян можжевельника проводилась четырьмя способами по стандартным методикам (Николаева и др., 1985; Рунова, Васечкина, 2014) в ноябре 2018 г. – апреле 2019 г. в ботаническом саду имени С. И. Ростовцева:

- 1) стратификация семян при температуре +3°C с замачиванием их в 1%-ном растворе лимонной кислоты;
- 2) стратификация семян при температуре +3°C без замачивания в растворе лимонной кислоты;
- 3) стратификация семян при температуре +20°C с замачиванием в 1%-ном растворе лимонной кислоты;
- 4) стратификация семян при температуре +20°C без замачивания в растворе лимонной кислоты.

В таблице 1 приведены результаты всхожести семян можжевельника виргинского.

Таблица 1

Число проростков *Juniperus virginiana* в зависимости от варианта обработки

Вариант опыта	Температура +3°C	Температура +20°C
С обработкой, шт.	29	15
Без обработки, шт.	60	7

В результате проведенных исследований установлено, что применение стратификации семян при температуре +3°C без предварительного их замачивания в растворе лимонной кислоты привело к максимальной всхожести се-

мян можжевельника. В этом варианте учитываемый показатель был в несколько раз выше по сравнению с другими вариантами.

В июне 2020 г. растения были пересажены в открытый грунт питомника дендрологического сада имени Р. И. Шредера. После этого в течение трех лет проводили наблюдения за развитием побеговой системы *J. virginiana*.

Для каждого растения составлена схема ветвления, отображающая расположение побегов и их приростов за период с осени 2020 г. по лето 2021 г. (рис.):

- прирост растений по сентябрь 2020 г. изображен толстой линией;
- прирост растений с сентября 2020 г. по третью декаду июня 2021 г. – линией средней толщины;
- прирост растений с июля по первую декаду сентября 2021 г. – тонкой линией.



Рис. Побеговая система трехлетней особи *Juniperus virginiana*:
А – внешний вид; Б – схема

Из общих закономерностей формирования растений можно отметить следующее, частично описанное ранее (Матюхин, Манина, 2006; Киричок, 2016):

- 1) в первый год жизни у опытных растений развивается главный побег, у преобладающей части особей наблюдали ветвление;
- 2) первое ветвление отметили в нижней и средней частях побега, максимально – в 9 узле от основания;
- 3) побеги второго порядка, имеющие в своем составе до четырех метамеров, развивались к осени 2020 года, на втором году жизни; в это же время единично наблюдали начало формирования побегов третьего порядка;
- 4) побеги третьего порядка в основном развиваются закономерно: наиболее мощные и наиболее длинные формируются ближе к основанию побега второго порядка, далее по направлению к верхушке побега второго порядка длина побегов третьего порядка уменьшается;

5) отмечено сходство характера ветвления побегов третьего порядка, образовавшихся на побегах второго порядка, растущих из почек одного узла главного побега;

б) при отмирании верхушки побега или бокового побега второго порядка доминирующий характер в развитии приобретают побеги третьего порядка.

Представлен характер развития двадцати двух растений можжевельника: соотнесено образование побегов 1, 2, 3 и 4 порядков за сентябрь 2020 г., июнь 2021 г. и сентябрь 2021 г. и высот растений.

Анализируя характер ветвления особей, можно отметить, что наибольшее число побегов (преимущественно второго порядка) образуется на третий год жизни растений. У экземпляров под номерами 21, 20 и 22 число побегов второго порядка на третий год жизни составляет 196, 228 и 354 при общих приростах 137,5 мм, 42 мм и 108 мм до высоты 357 мм, 295 мм и 354 мм соответственно. Среднее число побегов второго порядка всех растений за этот период (на третий год жизни) составляет 128 при среднем приросте 118 мм и средней высоте 261 мм. Данные о числе побегов и высоте опытных растений представлены в таблице 2.

Таблица 2

Особенности развития растений *Juniperus virginiana*

Временной период	Порядок ветвления				Высота, мм
	I	II	III	IV	
1	2	3	4	5	6
Растение 1					
Сентябрь 2020 г.	8	6	–	–	122
Июнь 2021 г.	12	28	–	–	230
Сентябрь 2021 г.	22	144	24	–	308
Растение 2					
Сентябрь 2020 г.	12	3	–	–	116
Июнь 2021 г.	21	26	3	–	171
Сентябрь 2021 г.	33	134	8	–	306
Растение 3					
Сентябрь 2020 г.	6	3	–	–	115
Июнь 2021 г.	10	16	2	–	124
Сентябрь 2021 г.	20	94	5	–	254
Растение 4					
Сентябрь 2020 г.	7	1	–	–	95
Июнь 2021 г.	13	19	–	–	113
Сентябрь 2021 г.	20	86	2	–	222
Растение 5					
Сентябрь 2020 г.	6	3	–	–	111
Июнь 2021 г.	9	25	2	–	160
Сентябрь 2021 г.	25	155	64	–	276

Таблица 2, продолжение

1	2	3	4	5	6
Растение 6					
Сентябрь 2020 г.	4	1	–	–	38,7
Июнь 2021 г.	10	4	–	–	110
Сентябрь 2021 г.	15	44	7	–	195
Растение 7					
Сентябрь 2020 г.	6	1	–	–	96
Июнь 2021 г.	13	6	–	–	124
Сентябрь 2021 г.	29	130	23	–	265
Растение 8					
Сентябрь 2020 г.	7	2	–	–	144
Июнь 2021 г.	10	4	–	–	146
Сентябрь 2021 г.	23	79	25	–	276
Растение 9					
Сентябрь 2020 г.	7	6	–	–	124
Июнь 2021 г.	10	25	13	–	181
Сентябрь 2021 г.	26	183	–	–	376
Растение 10					
Сентябрь 2020 г.	9	7	–	–	135
Июнь 2021 г.	14	40	13	–	181
Сентябрь 2021 г.	13	126	111	19	350
Растение 11					
Сентябрь 2020 г.	7	4	–	–	97
Июнь 2021 г.	10	11	4	–	141
Сентябрь 2021 г.	23	102	26	–	244
Растение 12					
Сентябрь 2020 г.	7	3	–	–	122
Июнь 2021 г.	14	28	1	–	222
Сентябрь 2021 г.	24	179	25	–	302
Растение 13					
Сентябрь 2020 г.	10	–	–	–	78
Июнь 2021 г.	15	23	–	–	124
Сентябрь 2021 г.	22	55	10	–	296
Растение 14					
Сентябрь 2020 г.	5	2	–	–	72
Июнь 2021 г.	8	15	4	–	159
Сентябрь 2021 г.	19	88	39	9	289
Растение 15					
Сентябрь 2020 г.	8	6	–	–	105
Июнь 2021 г.	12	41	3	–	159
Сентябрь 2021 г.	21	131	65	–	297

Таблица 2, окончание

1	2	3	4	5	6
Растение 16					
Сентябрь 2020 г.	5	–	–	–	87
Июнь 2021 г.	13	22	–	–	176
Сентябрь 2021 г.	21	89	7	–	303
Растение 17					
Сентябрь 2020 г.	7	9	–	–	116
Июнь 2021 г.	11	19	2	–	162
Сентябрь 2021 г.	21	70	6	–	260
Растение 18					
Сентябрь 2020 г.	8	–	–	–	86
Июнь 2021 г.	14	4	–	–	117
Сентябрь 2021 г.	25	16	–	–	150
Растение 19					
Сентябрь 2020 г.	7	4	–	–	120
Июнь 2021 г.	15	29	–	–	241
Сентябрь 2021 г.	24	139	–	–	373
Растение 20					
Сентябрь 2020 г.	10	12	–	–	146
Июнь 2021 г.	11	38	–	–	253
Сентябрь 2021 г.	28	228	221	–	295
Растение 21					
Сентябрь 2020 г.	8	9	–	–	142
Июнь 2021 г.	13	50	–	–	219,5
Сентябрь 2021 г.	28	196	81	–	357
Растение 22					
Сентябрь 2020 г.	14	23	–	–	141
Июнь 2021 г.	132	129	10	–	246
Сентябрь 2021 г.	55	354	87	–	354

Библиографический список

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 346 с.

Киричок Е. И. Онтогенез можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb.) в редколесьях Черноморского побережья Крыма и Кавказа // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1(3). Pp. 1–22.

Матюхин Д. Л., Манина О. С. Системы элементарных моноритмических побегов у видов и форм можжевельников // Доклады ТСХА. Вып. 278. М., 2006. С. 10–12.

Рунова Е. М., Васечкина А. А. Оценка влияния предпосевной подготовки семян на их всхожесть // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2014. № 39. Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-vliyaniya-predposevnoy-podgotovki-semyan-na-ih-vshozhest>.

СТРУКТУРА СИСТЕМ ПОБЕГОВ У ЭКЗЕМПЛЯРОВ *TAXODIUM DISTICHUM* RICH., КУЛЬТИВИРУЕМЫХ В г. МОСКВЕ

Т. А. Кормилицына, Д. Л. Матюхин

*Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева, tkormil@gmail.com,
d.matukhin@rgau-msha.ru*

Taxodium distichum может расти не только в местах с теплым климатом, как принято считать, но и в наших широтах. Его облик и структура системы побегов позволяют адаптироваться к различным условиям.

Ключевые слова: *Taxodium distichum*, стробил, климат, условия вегетации.

THE STRUCTURE OF SHOOT SYSTEMS IN *TAXODIUM DISTICHUM* RICH. SPECIMENS CULTIVATED IN MOSCOW

T. A. Kormilitsyna, D. L. Matyukhin

*Russian State Agrarian University –
Moscow Timiryazev Agricultural Academy*

Taxodium distichum can grow not only in the place with a warm climate as it is considered to be but also in our latitudes. Its wonderful constitution helps to adapt to different conditions.

Keywords: *Taxodium distichum*, strobilus, climate, conditions of vegetation.

Субтропические древесные растения редко выращиваются в умеренной зоне (Аксенов, Аксенова, 1997). В том случае, когда такие растения встречаются, они, безусловно, заслуживают тщательного изучения. Существенного внимания требуют культивируемые в г. Москве экземпляры *Taxodium distichum* Rich. Интересно выявить особенности роста и развития таксодиумов в Средней России, на примере образцов, выращенных из одной партии семян с северной границы ареала; оценить перспективы культивирования таксодиума в умеренной зоне.

T. distichum – таксодиум двурядный, болотный кипарис, родиной которого является Северная Америка, юго-восток США (Сергиевская, 2002; Коровкин, 2016). Это долговечное быстрорастущее светолюбивое растение, одностороннее, способное достигать в высоту около 40 м. Пирамидальная распростёртая крона образована скелетными ветвями, несущими мягкие, плоские линейно-ланцетные брахибласты, длиной до 10–15 см, шириной меньше 0,5 см. Хвоя прямая, к верхушке листовой пластинки заострённая, опадает осенью. Шишки имеют необычную форму: обратнойцевидные, морщини-

стые, некрупные, со сросшимися кроющими и семенными чешуями. Созревают они в течение года. К концу сезона рассыпаются на гранёные семена с толстой деревянистой семенной кожурой и шишечные чешуи.

Растение предпочитает болотистые места, избегая известковые. Мощная корневая система у *T. distichum* развивается на берегах рек и озёр. Она имеет отличительную особенность: колонновидные выросты над поверхностью воды – дыхательные корни – для поступления воздуха во время затопления.

T. distichum является ценным в садово-парковом озеленении, удачно гармонирует со многими декоративным растениями.

В 2021 г. наблюдали за ростом и развитием одновозрастных особей, выращенных из одного образца семян. Учитывали следующие параметры: высота растения, общее число ветвей, средняя длина ветвей, число брахибластов на растении. Были изучены три из четырех особей, выращенных в России из этого образца семян.

Семена собраны с одного растения в естественной среде обитания: на северной границе ареала, из окрестностей столицы штата Иллинойса, г. Спрингфилд, примерно, пятая зона и привезены в Россию Громадиным Анатолием Викторовичем, заведующим дендрологическим садом имени Р. И. Шредера. В дальнейшем семена распределили в разные места: в ботанический сад МГУ и в дендрологический сад имени Р. И. Шредера.

В результате исследования установлено, что растения *T. distichum*, выращенные из одной партии, в одном и том же возрасте имеют отличительные характеристики и структурные особенности (табл.). Особи, произрастающие в дендрарии имени Р. И. Шредера, располагаются на поляне посреди квартала с крупными деревьями основной экспозиции, которые с южной стороны затевают таксодиумы. В ботаническом саду МГУ *T. distichum* выращивают рядом с лабораторией отдела дендрарий, что, возможно, улучшает условия зимовки. Не исключены генетические индивидуальные отличия, но это представляется маловероятным, поскольку семена были из одной партии.

Таблица

Сравнительная таблица параметров *Taxodium distichum*, культивируемых в дендрарии имени Р. И. Шредера и в ботсаду МГУ

Параметр / Место культивирования	Дендарий им. Р. И. Шредера		Ботсад МГУ
	особь 1	особь 2	
Высота, см	165	142	>500
Общее число скелетных ветвей, шт.	7	8	>150
Число брахибластов, шт.	34	38	>500
Средняя длина скелетных ветвей, см	68	35	400
Наличие стробилов	нет	нет	многочисленные мкростробилы и редкие шишки

Как видим, *T. distichum* в ботаническом саду МГУ достиг в высоту более пяти метров, диаметр ствола около 40 см, регулярно образует микростробилы, а в сезон 2021 г. были сформированы и зрелые шишки. Вероятно, это обусловлено регулярной системой полива и отсутствием затененности. У всех пневматофоры отсутствуют.

Таким образом, *T. distichum* устойчив к климатическим условиям г. Москвы, несмотря на то, что происходит из мест с субтропическим влажным климатом. Успешность его выращивания зависит не только от происхождения материала для интродукции, но и от условий культивирования.

Библиографический список

- Аксенов Е. С., Аксенова Н. А. Декоративные растения. Т. I (Деревья и кустарники). Энциклопедия природы России. М., 1997. 556 с.
Коровкин О. А. Ботаника. М.: КНОРУС, 2016. 434 с.
Сергиевская Е. В. Систематика высших растений. Практический курс. Спб.: Изд-во «Лань», 2002. 144 с.

СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ *CALOPHACA WOLGARICA* (L. FIL.) DC.

Т. А. Карасёва, М. Е. Пукалов
Южный федеральный университет,
takaras@yandex.ru, pukalov@sfedu.ru

На основе структурных характеристик составлены структурные модели годичных побегов в природных ценопопуляциях майкарагана волжского и в культуре. Показано, что побеги отличаются поливариантностью развития, выражающейся в различной степени интеркалярного роста и разнообразии строения терминальной зоны.

Ключевые слова: *Calophaca wolgarica*, годичный побег, ауксибласт, брахибласт, флоральная зона.

STRUCTURAL VARIABILITY AND GROWTH DYNAMICS OF *CALOPHACA WOLGARICA* (L. FIL.) DC. ANNUAL SHOOTS

T. A. Karasyova, M. E. Pukalov
Southern Federal University

Structural models of *Calophaca wolgarica* annual shoots in natural coenopopulations and under cultivation conditions were designed based on their structural characteristics. Shoot development polyvariance displayed in their various degree of their intercalary growth and structure variability of terminal zone was demonstrated.

Keywords: Calophaca wolgarica, annual shoot, auxiblast, brachyblast, floral zone.

Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC. – дизъюнктивный палеоэндемик юга Восточной Европы, степной кустарник простратного габитуса, в Красной книге Российской Федерации (2008) имеющий статус 2 а – вид, сокращающийся в численности. На территории Ростовской области представлены одни из наиболее крупных и многочисленных популяций вида (Федяева и др., 2014). Сведения о биоморфологических особенностях майкарагана, включая способность к вегетативному воспроизводству, в литературе противоречивы. Целенаправленного изучения структуры побеговых систем *C. wolgarica* ранее не проводилось.

Объектом исследования выступали три ценопопуляции (ЦП) *C. wolgarica*: искусственная ЦП в питомнике редких и исчезающих растений Ростовской области ботанического сада Южного федерального университета (ЮФУ); ЦП в окрестностях ст-цы Кагальницкая Кагальницкого района Ростовской области, входящая в состав ковылково-грудницевой сухой петрофитной степи на склоне балки южной экспозиции; ЦП в окрестностях ст. Морская Неклиновского района Ростовской области, произрастающая в типчакowo-ковылково-разнотравной степи на склоне балки восточной экспозиции. Описание структурных характеристик годичных побегов производили в конце сезона вегетации 2020 г. во всех трёх обследуемых ЦП на 30–50 побегах в каждой, а также в ЦП питомника в 2022 г. на 75 побегах 4-х модельных кустов зрелого генеративного состояния. Описание строения зимующих почек *C. wolgarica* выполняли по материалу ЦП питомника в апреле 2022 г. Измерение динамики основных структурных характеристик осуществляли в ЦП питомника на 12 модельных ветвях с мая по июль 2022 г. Морфометрические данные были подвергнуты статистической обработке по стандартным методикам (Лакин, 1990). Фенологические наблюдения проводили в ЦП питомника в сезоны 2020–2022 гг.

Зимующие почки *C. wolgarica* закрытые, их покровы представлены основаниями листьев прошлого года с сохраняющимися прилистниками (у терминальных почек 3–5, до 8, у боковых почек 2–4, изредка отсутствуют) и почечными чешуями (в числе от 1 до 6, чаще 2–4). Почечные чешуи типичного строения образованы основаниями листьев с прилистниками и коротким (1–1,5 мм) сухим зачатком листовой пластинки. Нижние почечные чешуи могут быть лишены зачатка листа, тогда как у верхних, переходных к листьям, листовая пластинка может сохранять жизнеспособность и начинать развитие при разворачивании почки. Ёмкость почки составляет 5–8 (в среднем 7) листовых зачатков у терминальных и 4–8 (в среднем 6) у пазушных почек.

Сформированные зачатки боковых органов прослеживаются в пазухах почечных чешуй и 3–5 нижних зачаточных листьев. В зимующих почках *C. wolgarica* пазушные зачатки представлены двумя типами структур: зачатками вегетативных пазушных почек и зачаточными соцветиями. Среди па-

зушных почек около половины составляют вегетативные, лишённые зачатков соцветий (51,85 %); среди терминальных почек преобладают смешанные (78,57 %). По расположению пазушных зачатков на оси смешанной почки можно выделить нижнюю вегетативную зону, образованную вегетативными пазушными почками, и расположенную выше флоральную зону, несущую зачатки пазушных соцветий.

При сохранении общего плана строения, боковые почки характеризуются достоверно меньшим средним числом листовых оснований в составе покрова почки, листовых зачатков и зачатков пазушных соцветий, тогда как число вегетативных пазушных зачатков, напротив, достоверно больше (табл. 1).

Таблица 1

**Структурные характеристики почек зрелых генеративных растений
*Calophaca wolgarica***

Положение почки	Число оснований листьев	Общее число почечных чешуй	Число сформированных зачатков листьев	Число зачаточных вегетативных пазушных почек	Число зачатков пазушных соцветий
терминальная	4 ± 0	3 ± 0	7 ± 0	3 ± 0	2 ± 0
боковая	2 ± 0	3 ± 0	6 ± 0	4 ± 0	1 ± 0
значение <i>t</i> -критерия	13,19	0,93	6,24	3,69	12,04

Рассмотрение разнообразия годичных побегов *C. wolgarica* в двух природных ЦП и в культуре позволило выявить два основных типа годичных побегов: ауксибласты – с расставленными узлами и длиной междоузлий не менее 8–10 мм; и брахибласты, длина междоузлий которых не превышает 5 мм. Побеги переходного между данными типами варианта встречались значительно реже (не более 5 % от числа учтённых).

Годичные побеги зрелых генеративных растений питомника были представлены почти исключительно ауксибластами. В их составе можно выделить:

- базальную вегетативную зону из 2–4 (в среднем 3-х) метамеров, в пазухах листьев большинства которых закладываются силлептические брахибласты;
- основную флоральную зону из 1–5 и более (в среднем 3-х) узлов, несущих пазушные соцветия;
- терминальную зону разнообразного строения, заканчивающуюся терминальной почкой с наружными покровами из 2–4 (в среднем 3-х) оснований листьев.

Базальная и основная флоральная зоны образованы метамерами зачатка побега в почке, тогда как терминальная зона формируется работой апекса текущего сезона. Разнообразие строения терминальной зоны позволило выделить три основных варианта удлинённых годичных побегов, структурные модели которых представлены на рисунке 1.

Вариант А. Побег с короткой терминальной вегетативной зоной. Терминальная зона таких побегов, как правило, представлена 1–2 длинными междоузлиями, выше которых 3–4 листа сближены, образуя основаниями наружный покров терминальной почки побега. Реже число узлов может достигать 13–14, при этом терминальная зона имеет вид брахибласта длиной не более 35 мм. Пазушные зачатки осей в терминальной зоне встречаются лишь у 25 % побегов данного типа и представлены силлептическими брахибластами или хорошо сформированными пазушными почками.

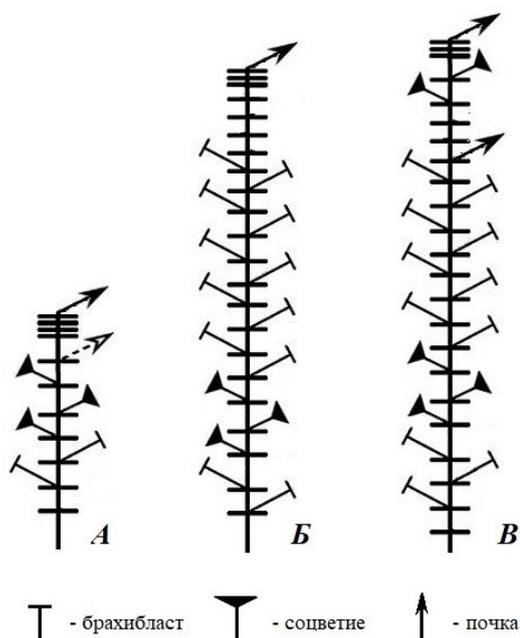


Рис. 1. Структурные модели ауксибластов зрелых генеративных растений *Calophaca wolgarica* (питомник, 2022 г.)

Вариант Б. Побег с удлинённой терминальной вегетативной зоной. В результате активной деятельности апекса терминальная зона таких побегов насчитывает от 10 до 25 узлов (в среднем 17), варьирует в длину от 90 до 550 мм и всегда развивается по типу ауксибласта. Пазушные зачатки осей многочисленны, от 3 до 20 (в среднем 10); у 22,6 % побегов в их числе силлептические ауксибласты или побеги переходного типа.

Вариант В. Побег с добавочной флоральной зоной. У таких побегов как продолжение основной флоральной зоны развивается удлинённая вегетативная зона из 4–20 (в среднем 11) узлов, содержащих пазушные почки или брахибласты, которая по своему положению является вставочной и продолжается добавочной флоральной зоной, 1–3 (реже до 6) узлов которой несут пазушные соцветия.

Соотношение указанных вариантов строения годичных ауксибластов в значительной степени варьирует у обследованных кустов и не проявляет чёткой зависимости от положения побега на оси предыдущего года.

Изучение сезонной динамики развития годичных побегов *C. wolgarica* проводили в питомнике в апреле–июле 2022 г. на примере варианта А.

Набухание и разворачивание почек наблюдается в середине апреля, разворачивание и рост листьев – во второй половине апреля, начало интеркалярного роста междоузлий – в конце апреля – первых числах мая. Динамика основных показателей дальнейшего сезонного развития годичных побегов представлена на рисунке 2.

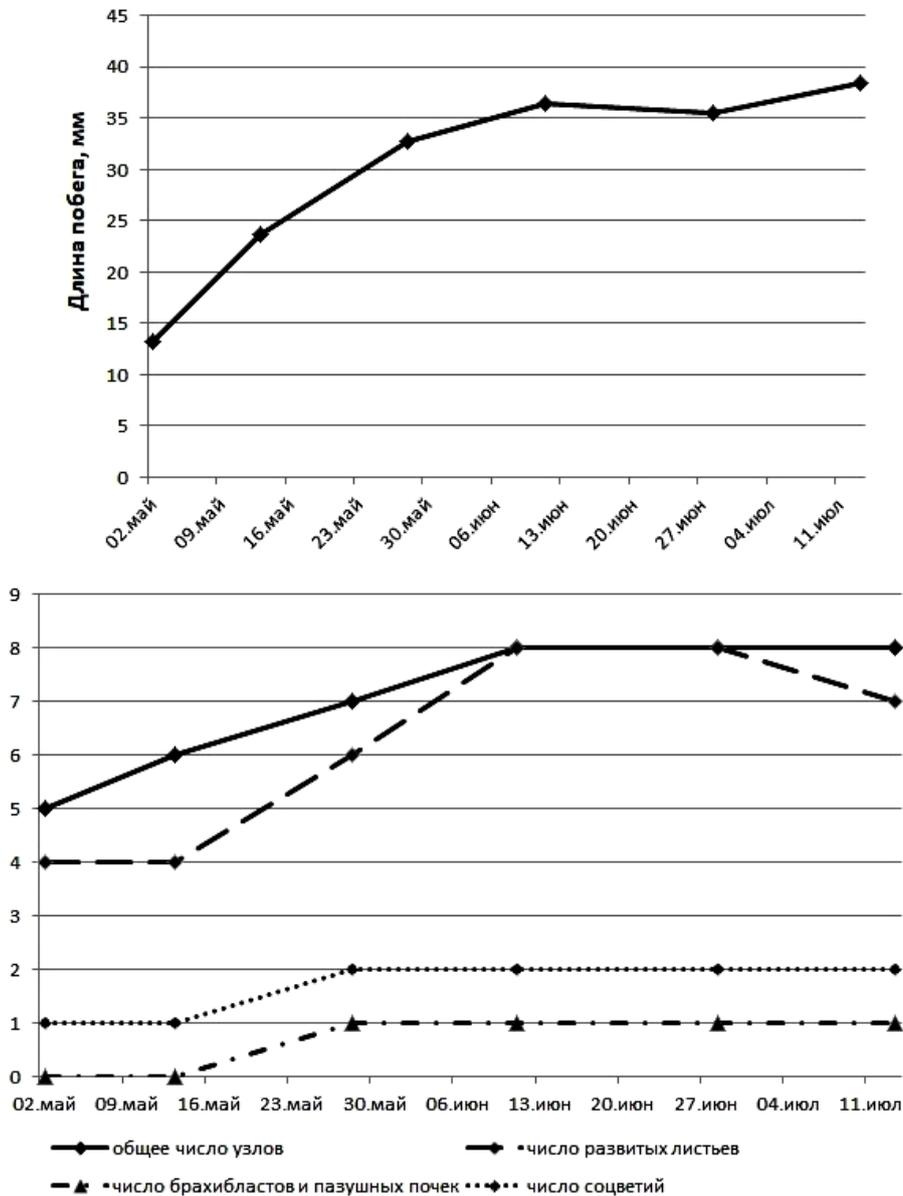


Рис. 2. Динамика основных структурных характеристик годичных побегов *Calophaca wolgarica* в питомнике

Удлинение оси побега происходит с наибольшей скоростью в первой половине мая, одновременно с развитием пазушных соцветий из зачатков и последующим зацветанием, и обусловлено главным образом интеркалярным ростом междоузлий зачаточных метамеров почки и в меньшей степени – закладкой новых метамеров. Начиная с середины июня, рост побегов почти прекращается, что сопровождается началом их вызревания; в это же время завершается образование новых метамеров. Формирование боковых пазушных

структур (брахибластов и соцветий) оканчивается к концу мая. Число имеющихся развитых листьев максимально в середине – конце июня, тогда как к середине июля оно может несколько сокращаться за счёт частичного опадения. У побегов вариантов Б и В темпы увеличения общей длины и образования новых метамеров в течение мая и первой половины июня сохраняются на более высоком уровне и снижаются, но не останавливаются полностью, в первой половине июля. Нарастание единичных побегов может наблюдаться до первой декады октября.

Сравнительная характеристика морфометрического и структурного разнообразия годичных побегов *C. wolgarica* в природных ЦП и при культивировании отражена в таблице 2 и на рисунке 3.

Таблица 2

Морфометрические показатели годичных побегов *Calophasa wolgarica* в обследованных ценопопуляциях

Показатель / Ценопопуляция	Питомник	Морская, ауксибласт	Морская, брахибласт	Кагальницкая, ауксибласт	Кагальницкая, брахибласт
Длина побега, мм	263,1 ± 18,3	41,9 ± 2,6	18,5 ± 1,7	43,0 ± 5,0	15,8 ± 1,2
Общее число узлов, шт.	17 ± 1	8 ± 0	6 ± 0	8 ± 0	6 ± 0
Число узлов удлинённой части, шт.	15 ± 1	5 ± 0	–	5 ± 0	–
Длина среднего междоузлия, мм	23,8 ± 1,0	7,2 ± 0,7	–	9,3 ± 1,0	–
Средняя длина междоузлия удлинённой части, мм	17,9 ± 0,6	10,8 ± 0,9	3,3 ± 0,3	8,3 ± 1,8	2,9 ± 0,3

Как можно видеть из представленных схем, ауксибласты *C. wolgarica* обеих природных ЦП по строению терминальной зоны принадлежат к варианту А. Средние значения морфометрических показателей ауксибластов растений питомника достоверно и значительно превышают аналогичные характеристики ауксибластов обеих природных ЦП, в том числе общее число узлов – в два раза, число узлов удлинённой части побега (исключая терминальную почку) – почти в три раза, общая длина побега – более чем в шесть раз. Сравнение ауксибластов растений ЦП ст-цы Кагальницкой и ЦП ст. Морской по всем измеренным параметрам показало отсутствие достоверных различий. Аналогичный результат получен для брахибластов кустов *C. wolgarica* из двух обследованных природных популяций. В распределении побегов разного типа роста в зависимости от положения на побеге предыдущего года отчётливых закономерностей не прослеживается.

По результатам исследования можно заключить, что годовые побеги *C. wolgarica* при сохранении общего плана строения, заданного на стадии формирования почки, обладают поливариантностью развития, которая проявляется в степени интеркалярного удлинения междоузлий и строении терминальной зоны.

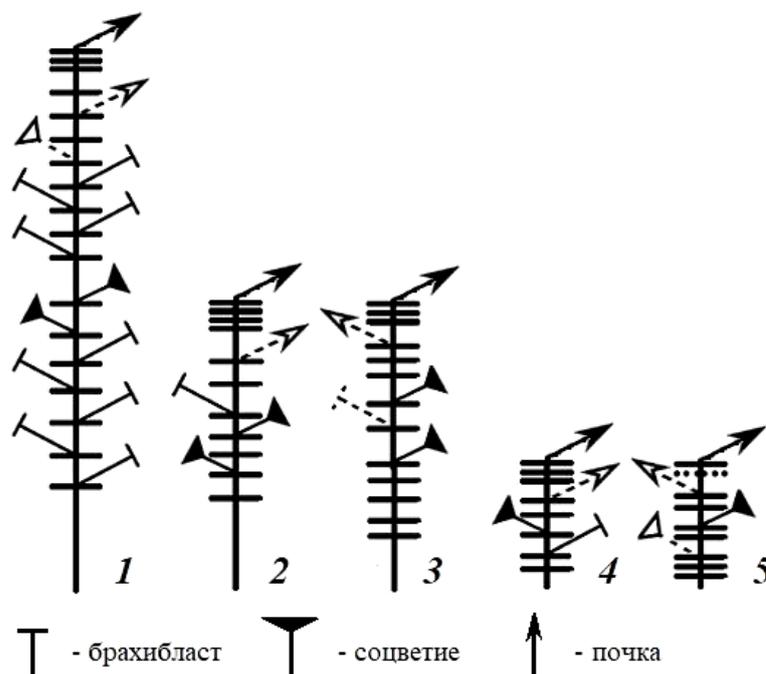


Рис. 3. Структурные модели годовых побегов *Calophaca wolgarica* природных и искусственных ценопопуляций:

1 – питомник, ауксипласт; 2 – ЦП ст. Морская, ауксипласт; 3 – ЦП ст-цы Кагальницкая, ауксипласт; 4 – ЦП ст. Морская, брахипласт; 5 – ЦП ст-цы Кагальницкая, брахипласт

Наличие уходов и отсутствие конкуренции в условиях культуры способствуют развитию побегов по типу ауксипластов, продолжительному нарастанию терминальной зоны и образованию большого числа силлептических пазушных побегов. В естественных условиях наблюдается преимущественное развитие побегов по типу брахипластов и тенденция к раннему завершению работы апекса побега.

Библиографический список

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.

Федяева В. В., Шмараева А. Н., Шишлова Ж. Н. Майкараган волжский *Calophaca wolgarica* (L. f.) DC. // Красная книга Ростовской области. Т. 2. Растения и грибы. Ростов н/Д.: Минприроды Ростовской области, 2014. 344 с.

АРХИТЕКТУРА АЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДОВ *THYMUS* L. И *SCUTELLARIA* L.

В. А. Черёмушкина, Е. Б. Таловская, А. А. Гусева
Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения РАН, *cher.51@mail.ru*

С применением архитектурного подхода охарактеризована структура особей 24 видов р. *Thymus* и 12 видов р. *Scutellaria*. Описана архитектурная единица, которая представляет собой разветвленную симподиально нарастающую скелетную ось. В зависимости от способа нарастания осей выделены модификации архитектурной единицы, которые определяют формирование полукустарничковой и кустарничковой жизненных форм.

Ключевые слова: архитектура, архитектурная единица, модификация, *Thymus*, *Scutellaria*.

ARCHITECTURE OF ASIAN SPECIES OF *THYMUS* L. AND *SCUTELLARIA* L.

V. A. Cheryomushkina, E. B. Talovskaya, A. A. Guseva
Central Siberian Botanical Garden SB RAS

Using an architectural approach, the structure of individuals of 24 species of *Thymus* and 12 species of *Scutellaria* is characterized. An architectural unit is described, which is a branched sympodial axis. Depending on the way the axes grow, modifications of the architectural unit are identified, which determine the formation of dwarf shrub and dwarf subshrub life forms.

Keywords: architecture, architectural unit, modification, *Thymus*, *Scutellaria*.

Разработанный за рубежом в середине прошлого столетия (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978) архитектурный подход успешно применяется в настоящее время по всему миру при изучении растений разных жизненных форм (Серебрякова, 1977; Антонова, Фатьянова, 2016; Bruy et al., 2018; Костина и др., 2022). Под архитектурой понимают морфологическую структуру растений, обусловленную эндогенным ростом, функционированием верхушечных и интеркалярных меристем и способом ветвления. Согласно этому подходу растения рассматриваются как модульные организмы, которые строятся путем повторения иерархически соподчиненных единиц: метамер, модуль, ось, архитектурная единица, целый организм из повторяющихся единиц (Barthélémy, Caraglio, 2007). Изучение с этих позиций архитектуры кустарничков и полукустарничков практически не проводилось (Navarro et al., 2009; Gambino et al., 2016). Виды растений этих биоморф широко представлены в растительном покрове Северной и Центральной Азии и являются эдификато-

рами некоторых типов растительности. Наше исследование направлено на выявление архитектурной единицы у особей родов *Thymus* L., *Scutellaria* L. и вариантов её модификации в зависимости от условий окружающей среды.

В работе проанализирована архитектура 24 видов *Thymus* и 12 видов *Scutellaria*, распространенных в Центральной и Северной Азии. При идентификации жизненных форм родов *Thymus* и *Scutellaria* мы применили эколого-морфологический подход И. Г. Серебрякова (1962). Для выделения архитектурных единиц мы использовали архитектурный подход (Barthélemy et al., 1989). Архитектурная единица (АЕ) – это основная структурно-функциональная единица конкретного вида, содержащая полный набор всех иерархически соподчиненных структур и повторяющаяся в общей архитектуре растения (Barthelemy, Caraglio, 2007). Признаки архитектурной единицы у каждого вида растения стабильны и в зависимости от условий произрастания меняются только количественно (Caraglio, Edelin, 1990). Для выделения АЕ были использованы 19 признаков. Признаки симподиальных осей: способ нарастания (бази-, акросимподиальный); положение в пространстве (ортотропное, плагиотропное, смешанное или ортотропно-плагиотропное); число и структура побегов формирования (ПФ) в симподиальной оси; длительность моноподиального нарастания ПФ; длина; длительность нарастания и происхождение (главная, боковая) симподиальной оси; ветвление (число боковых генеративных, вегетативных побегов и симподиальных осей n-го порядка); число вторично-стержневых корней. Признаки побегов: длительность моноподиального нарастания; функция (побег обогащения, ветвления, формирования); цикл развития (полный, неполный); положение в пространстве (ортотропное, плагиотропное); укоренение; длина многолетней части побега; происхождение (пазушная или терминальная почка); структура (укороченный, удлинённый, верхнерозеточный, полурозеточный, среднерозеточный, розеточно-верхнерозеточный); ветвление (число боковых генеративных и вегетативных побегов).

Сравнительный анализ архитектуры кустарничков и полукустарничков родов *Thymus* и *Scutellaria* показал, что она образована за счет многократного повторения одной и той же архитектурной единицы. АЕ представляет собой разветвленную симподиально нарастающую скелетную ось (симподиальную ось n-го порядка). В её составе выделены симподиальные оси n+1 порядка, побеги формирования, побеги ветвления, побеги обогащения. Результаты анализа показали, что АЕ неизменна у представителей двух родов на всем протяжении азиатской части ареала. Нами определены количественные и качественные признаки симподиальных осей и побегов, которые изменяются в разных условиях произрастания растений.

В зависимости от способа нарастания и положения в пространстве симподиальной оси выявлены модификации архитектурной единицы. Выделена АЕ с бази- и акросимподиально нарастающими осями. Модификация АЕ в первом случае, обуславливает формирование полукустарничковой жизненной формы, во втором – кустарничковой. Дифференциация архитектурных еди-

ниц по положению в пространстве симподиальных осей позволяет выделить ортотропную АЕ, плагиотропную АЕ и АЕ смешанного типа.

Структура взрослых особей видов родов *Thymus* и *Scutellaria* построена за счет многократного повторения одной и той же или разных модификаций АЕ. Выявлено три варианта сочетания АЕ в структуре кустарничков и четыре варианта – в структуре полукустарничков. Каждый из вариантов сочетания обуславливает тип биоморфы и встречается у особей в конкретных условиях обитания. Например, у кустарничков (*T. baicalensis*, *T. mongolicus*) и полукустарничков (*T. extremus*, *T. marschallianus*, *T. roseus*, *S. supina*, *S. grandiflora*), развивающихся в петрофитных степных сообществах по вершинам гор, структура образована за счет повторения только ортотропных АЕ, формируется плотный моноцентрический куст (Гусева, 2019; Черемушкина, Таловская, 2019). При повторении в структуре куста только плагиотропных или плагиотропных и смешанных АЕ, формируется явнополицентрическая биоморфа, особь представляет собой куртину или клон, состоящий из одновозрастных парциальных кустов (*T. roseus*, *T. pavlovii*, *T. iljinii*, *T. krylovii*, *T. seravshanicus* и др.) (Черемушкина, Таловская, 2019; Talovskaya, 2020). Такая архитектура отмечается редко, в основном в лесных сообществах с моховым покровом, в песчаных степях с закрепленным субстратом и в задернованных альпийских лугах. Наиболее типично для изученных видов сочетание ортотропных и плагиотропных АЕ и формирование неявнополицентрической биоморфы. Такая структура у видов рода *Thymus* выявлена в разных растительных сообществах, расположенных по склонам гор или у их подножий (*T. altaicus*, *T. elegans*, *T. jensseensis*, *T. minussinensis*, *T. proximus*, *T. mongolicus*, *T. sibiricus* и др.), у видов рода *Scutellaria* на песчаном субстрате и крупнообломочных осях (*S. przewalskii*, *S. phyllostachya*, *S. sieversii*) (Гусева, 2019; Cheryomushkina et al., 2019, 2022).

Как показали наши исследования, в одной и той же ценопопуляции (ЦП) у всех особей изученных видов проявляется в основном одинаковая модификация архитектурной единицы. Единичные случаи, когда у особей в разных локусах одной и той же ЦП происходят разные модификации АЕ, описаны нами для видов на границе их ареалов или вне типичных эколого-ценотических условий. Так, в ценопопуляции *T. jensseensis*, изученной в верхней границе лесного пояса в долине р. Барлык на хр. Цаган-Шибету (Тува), у особей выявлены разные модификации АЕ и, как следствие, разные жизненные формы. В понижении рельефа на месте временного водотока, структура особей образована за счет АЕ с базисимподиально нарастающими осями (полукустарничек); в полынно-злаковом сообществе по бортам временного водотока структура особей образована за счет АЕ с акросимподиально нарастающими осями (кустарничек) (Talovskaya et al., 2020a).

Изменение остальных признаков симподиальной оси и побегов (число, структура, длина, длительность нарастания, место образования) не приводит к модификации АЕ, а отражают её морфологическую, размерную или динамическую поливариантность. Так, на примере *T. petraeus* показано, что мор-

фологическая поливариантность связана с изменением набора элементов архитектурной единицы. На вершинах холмов и куэстовых гряд в структуре архитектурных единиц практически всегда отсутствуют побеги обогащения. В условиях песчаных степей происходит упрощение структуры особей за счет отсутствия ортотропной АЕ. В зависимости от наличия свободного субстрата, каменистого покрытия, общего проективного покрытия травостоя проявляется размерная (разнообразие длин симподиальных осей n -го порядка и числа симподиальных осей $n+1$ порядка) и динамическая (длительность моноподиального нарастания побегов формирования) поливариантность (Talovskaya et al., 2020b).

Таким образом, структура кустарничков и полукустарничков родов *Thymus* и *Scutellaria* образована за счет многократного повторения одной архитектурной единицы, представляющей разветвленную симподиально нарастающую скелетную ось. Модификация архитектурной единицы проявляется в зависимости от условий экотопа и определяет стратегию развития кустарничков и полукустарничков при освоении Северной и Центральной Азии.

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

Библиографический список

Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботан. журн. 2016. Т. 101. № 6. С. 628–649. doi: 10.1134/S000681361606003X

Гусева А. А. Морфогенез видов рода *Scutellaria* L. и структура их ценопопуляций в Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2019. 16 с.

Костина М. В., Барабанищкова Н. С., Недосеко О. И., Ясинская О. И. Особенности конструктивной организации деревьев умеренного пояса, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов // Ботан. журн. 2022. Т. 107. № 6. С. 627–651.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112–128.

Черёмушкина В. А., Таловская Е. Б. Жизненные формы некоторых видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход // Ботан. журн. 2019. Т. 104. № 3. С. 44–57. doi: 10.1134/S0006813619030025

Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. 2007. Vol. 99. No. 3. Pp. 375–407.

Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity / Holm-Nielsen L. B., Balslev H. (eds.). London: Academic Press, 1989. Pp. 89–100.

Bruy D., Hattermann T., Barrabé L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. Evolution of Plant Architecture, Functional Diversification and Divergent Evolution in the Genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia // Frontiers in Plant Science. 2018. Vol. 9. Pp. 1–17. doi: 10.3389/fpls.2018.01775

Caraglio Y., Edelin C. Architecture et dynamique de la croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.) // Bulletin de la Société

Botanique de France. Lettres botaniques. 1990. Vol. 137. No. 4–5. Pp. 279–291. doi:10.1080/01811797.1990.10824889

Cheryomushkina V., Guseva A., Talovskaya E., Astashenkov A. Dwarf subshrub morphological structure variety in species of the genus *Scutellaria* (Lamiaceae) under different growing conditions // *Taiwania*. 2022. Vol. 67. No. 1. Pp. 146–154. doi: 10.6165/tai.2022.67.146

Cheryomushkina V., Talovskaya E., Astashenkov A. Diversity of architectural units of *Thymus* (Lamiaceae) dwarf shrubs // *Biharean biologist*. 2019. Vol. 13. No. 2. Pp. 61–65.

Gambino S., Ratto F., Bartoli A. Architecture of the genus *Gutierrezia* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae) // *Boletín de Sociedad Argentina de Botánica*. 2016. Vol. 51. No. 4. Pp. 657–663.

Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson, 1970. 192 p.

Navarro T., Pascual V., Cabezudo B., Alados C. Architecture and functional traits of semi-arid shrub species in Cabo de Gata Natural Park, SE Spain // *Candollea*. 2009. Vol. 64. Pp. 69–84.

Talovskaya E. B. Modification of architecture of dwarf subshrub *Thymus seravschanicus* (Lamiaceae) in the Republic of Tajikistan // *Contemporary Problems of Ecology*. 2020. Vol. 13. No. 3. Pp. 266–273. doi: 10.1134/S1995425520030129

Talovskaya E., Barsukova I., Kurochkina N. Architecture and life forms of *Thymus jenisseensis* (Lamiaceae) // *BIO Web Conf.* «Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept». 2020a. Vol. 24. Article Number 00085. doi:10.1051/bioconf/20202400085

Talovskaya E. B., Cheryomushkina V. A., Barsukova I. N. Architecture of the dwarf shrub *Thymus petraeus* (Lamiaceae) in the conditions of Southern Siberia // *Contemporary Problems of Ecology*. 2020b. Vol. 3. No. 1. Pp. 85–94. doi: 10.1134/S1995425520010102

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ *ZIZIPHORA PAMIROALAIICA* JUZ. (LAMIACEAE) В УСЛОВИЯХ ПАМИРО-АЛАЯ

В. А. Черёмушкина¹, К. А. Бобокалонов², Т. А. Рахматова²

¹*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, cher.51@mail.ru*

²*Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан, kobil_5@bk.ru*

Изучено строение взрослых особей *Ziziphora pamiroalaica* (сем. Lamiaceae) в разных горных условиях Памиро-Алая (Таджикистан). Впервые описаны три жизненные формы вида, четко приуроченные к определенным поясным группам, расположенным на разных высотах. Установлено, что жизненная форма полукустарника формируется на высоте 1200–3000 м над ур. м., полукустарничка – на высоте 3100–4000 м над ур. м., подушковидного полукустарничка – на высоте 4000–4500 м над ур. м.

Ключевые слова: *Ziziphora pamiroalaica*, Lamiaceae, жизненная форма, полукустарник, полукустарничек, подушковидный полукустарничек, Таджикистан.

LIFE FORMS OF *ZIZIPHORA PAMIROALAIICA* JUZ. (LAMIACEAE) IN PAMIR-ALAY CONDITIONS

V. A. Cheryomushkina¹, K. A. Bobokhalonov², T. A. Rakhmatova²

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS,

²Institute of Botany, Physiology and Plant Genetics, NAST, Tajikistan

The structure of adults of *Ziziphora pamiroalaica* (f. Lamiaceae) in different mountain conditions of the Pamir-Alay (Tajikistan) was studied. Three life forms of the species are described for the first time, clearly confined to certain belt groups located at different heights. It has been established that the life form of the subshrub is formed at an altitude of 1200–3000 m above sea level. m., dwarf subshrub – at an altitude of 3100–4000 m above sea level. m, cushion – at an altitude of 4000–4500 m above sea level. m.

Keywords: *Ziziphora pamiroalaica*, Lamiaceae, subshrub, dwarf subshrub, cushion, life form, Tajikistan.

Многообразие жизненных форм некоторых видов связано с их длительным историческим развитием, обусловленным изменениями факторов внешней среды при освоении растениями новых территорий (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1980; Körner, 2003). Формирование нескольких жизненных форм является следствием пластичности морфологической структуры вида, которая определяет его существование в различных эколого-фитоценологических условиях (Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, 1995). Она выражается в изменении морфогенеза особи и приводит к формированию новых морфологических структур и жизненной формы.

Особый интерес в этом отношении представляют горные виды, произрастающие в широком диапазоне экологических условий от низкогорий до высокогорий, биоморфологическое разнообразие их остается малоизученным (Körner, 2003; Astashenkov, 2015). К их числу можно отнести *Ziziphora pamiroalaica* Juz. (сем. *Lamiaceae*). Ареал вида охватывает горные системы от Памиро-Алая до Джунгарского Алатау (Юзепчук, 1954). В Таджикистане *Z. pamiroalaica* широко распространена и отмечена почти во всех ботанико-географических и флористических районах и встречается от пояса арчовников до высокогорных пустынь на высоте 1200–4500 м над. ур. м, произрастая, как правило, на открытых каменисто-щебнистых склонах и осыпях, галечниках в долинах рек (Кочкарева, 1986).

Цель работы – изучение особенностей морфологической структуры *Z. pamiroalaica* в разных природно-климатических условиях Таджикистана.

Материал по структуре взрослых особей вида собран в 2016–2019 гг. на территории Таджикистана в разных поясах растительности хребтов Туркестанский, Зеравшанский, Гиссарский, Каратегинский, Дарвазский, Искошимский, Аличурский.

При определении жизненной формы основывались на эколого-морфологической классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962) и подходе к описанию полудревесных растений (Серебряков, 1965; Гатцук, 1974). Побеги характеризовали, используя терминологию И. Г. Серебрякова (1962), М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977).

Особь *Z. pamiroalaica* развиваются как типичные полудревесные растения, для которых характерно частичное отмирание удлиненных надземных осей, одревеснение и сохранение многолетних побеговых структур с почками возобновления в надземной сфере (Серебряков, 1962). Наши исследования морфогенеза вида в широком географическом диапазоне от Северного Таджикистана до Западного Памира позволили впервые описать три жизненные формы, четко приуроченные к определенным поясным типам растительности, расположенным на разных высотах.

ПОЛУКУСТАРНИК. Полукустарник формируется в низкогорье и в среднегорье разных хребтов на высотах 1200–3000 м над уровнем моря. Местообитания *Z. pamiroalaica* приурочены к поясам арчевников, чернолесья и крупнотравных полусаванн. Многолетняя структура взрослой особи представляет собой первичный куст в диаметре 35–40 см и высотой до 60 см, состоящий из 16–20 плагиотропных и ортотропных симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, возникающих из спящих почек на многолетней базальной части куста и образованных системами побегов формирования разных порядков. Корневая система смешанная. Хорошо развитые придаточные корни располагаются на базальной многолетней части куста. Система побега формирования строится следующим образом. В первый год развития побег формирования (ПФ) имеет 1–2 коротких и 3–5 длинных метамеров. Высота годового прироста не превышает 3–6 см. На следующий год верхушечная почка разворачивается в удлиненный побег до 35–60 см высотой, который зацветает. Одновременно с ростом ПФ раскрывается часть почек на первом годовом приросте, остальные становятся спящими. Один побег ветвления самого верхнего длинного метамера первого годового прироста функционально становится ПФ, на его основе будет развиваться новая система побега формирования, и он будет надстраивать симподиальную скелетную ось. Раскрытие двух почек приведет к разветвлению скелетной оси. Остальные побеги на первом годовом приросте – моноциклические вегетативные или генеративные. Второй годичный прирост ПФ также ветвится, образуя вегетативные побеги обогащения и параклады. Осенью они и моноциклические побеги на первом годовом приросте засыхают. Первый годичный прирост с 1–2 вегетативными ПФ и нереализованными почками древеснеет и встраивается в разветвленную скелетную ось n-го порядка. В зависимости от пространственного расположения скелетной оси число систем ПФ в ней различно. Ортотропные скелетные оси, находящиеся в центре куста, образованы 3–4 системами ПФ, и их длительность жизни не превышает 4-х лет. Высота многолетней одревесневшей части куста достигает 10–15 см. Плагиотропные оси образованы 7–9 системами ПФ, их длина 25–30 см. Длительность жизни осей не

превышает 10 лет, после чего они отмирают, но сохраняются в системе куста. Плагиотропные оси могут укореняться за счет придаточных корней и частично погружаться в субстрат.

ПОЛУКУСТАРНИЧЕК. Жизненная форма полукустарничка у *Z. pamiroalaica* формируется в поясе криофильной растительности и высокогорных степей на высоте 3100–4000 м над уровнем моря. Куст взрослой особи диаметром 25–30 см состоит из 8 до 16 разветвленных скелетных осей, образованных из почек первичного побега и спящих почек первых годовичных приростов ПФ I и II порядков. В построении скелетной оси принимает участие 3–5 дициклических ПФ разных порядков, после чего она засыхает. Первый годовичный прирост ПФ, длиной 2–5 см, состоит из 3–5 коротких метамеров и 2–3 длинных. Второй годовичный прирост генеративный, имеет 6–10 длинных метамеров и достигает 15–26 см. Из почек нижних метамеров второго годовичного прироста разворачиваются вегетативные побеги обогащения до 12 см длины. Выше по побегу образуются паракладии. Новый ПФ образуются из почек коротких метамеров первого годовичного прироста дициклических побегов. Часть почек разворачиваются в моноциклические вегетативные побеги. Нереализованные почки становятся спящими. В зависимости от положения спящей почки на многолетней части куста развиваются ортотропные или анизотропные скелетные оси, имеющие разную длину и возраст. Ортотропные многолетние оси располагаются в центре куста, они короткие (2–3,5 см), образованы первыми годовичными приростами трех ПФ и увеличивают его плотность. Анизотропные скелетные оси достигают 10–13 см, что увеличивает диаметр куста до 25–30 см. При соприкосновении скелетной оси с субстратом на её базальной части могут развиться придаточные корни.

ПОДУШКОВИДНЫЙ ПОЛУКУСТАРНИЧЕК. Подушковидная жизненная форма формируется в поясе криофильных пустошей в условиях высокогорий Памира на высоте 4000–4500 м над уровнем моря.

У растений развиваются 2 типа скелетных осей: плагиотропные и ортотропные. Плагиотропные оси образованы первыми годовичными приростами 4–7 дициклических ПФ. Первый годовичный прирост этих побегов анизотропный, второй – ортотропный, заканчивающийся соцветием и полностью отмирающий после плодоношения. Длина метамеров анизотропной части составляет 0,3–0,4 см. Ветвление скелетной оси осуществляется за счет перезимовавших почек, расположенных на апогеотропной дуге первого годовичного прироста. Нижележащая почка дает начало новому ПФ, который надстраивает плагиотропную скелетную ось, а выше расположенные – ортотропным боковым побегам, принимающим участие в образовании ортотропных скелетных осей. Плагиотропные оси способствуют разрастанию подушки до 40 см. Они сильно утолщены и несут придаточные корни до 0,2–0,3 см в диаметре. Многолетняя часть ортотропной скелетной оси образована первыми годовичными приростами ортотропных дициклических побегов 3–4 порядков ветвления и имеет высоту от 2 см до 3 см. Длина первого годовичного прироста составляет 1–2 см. В его узлах сохраняются нереализованные почки, которые становятся

спящими. Второй годичный прирост – 6–14 см, он полностью отмирает, на нем образуются многочисленные паракладии. В результате одинакового прироста в первый год развития дициклического побега и базитонного ветвления ортотропные скелетные оси оказываются выровненными по высоте. Таким образом, подушка состоит из многолетних сильно утолщенных плагиотропных разветвленных осей, а все годичные генеративные побеги образуются в верхних ярусах на разветвленных ортотропных осях. Внутри подушки скапливается ежегодный опад, состоящий из сухих листьев и отмерших побегов, и мелкозем. Многолетняя основа побеговых структур погружена в опад.

Таким образом, для особей *Z. pamiroalaica* в разных горных поясах Памиро-Алая характерно формирование трех жизненных форм: полукустарника, полукустарничка и подушковидного полукустарничка как адаптация к произрастанию в разных природно-климатических условиях. Структура взрослой особи *Z. pamiroalaica* представляет собой первичный куст, состоящий из разновозрастных разветвленных скелетных осей, возникших из спящих почек, и системы главного корня или главного и придаточных корней. Скелетные оси образованы симподиально сочлененными дициклическими удлиненными побегами формирования, почки возобновления которых находятся на первом годичном приросте. Возобновление осей полукустарника мезосимподиальное, а полукустарничка и подушковидного полукустарничка базисимподиальное. Наиболее распространена жизненная форма полукустарника, она развивается в условиях жаркого климата низкогорий и среднегорий. В высокогорье в условиях низкой теплообеспеченности образуется полукустарничек. На предельных высотах Западного Памира в условиях отрицательных температуры в период вегетации, сильных ветров, сухость воздуха и почвы формируется жизненная форма подушки.

Работа выполнена по проекту Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН №АААА-А21-121011290026-9 и Государственного задания ГР № 01011ТД065 (Таджикистан).

Библиографический список

Воронцова И. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 555–562.

Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 3. С. 84–100.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК, Ланар, 1995. 224 с.

Кочкарева Т. Ф. Род *Ziziphora* L. – Зизифора // Флора Таджикской ССР. Т.8. Душанбе, 1986. С. 264–273.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 158 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая шк., 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. К изучению жизненных форм пустынных и тундровых зон СССР // Проблемы современной ботаники. М.–Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 17–22.

Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75–86.

Юзепчук С. В. Зизифора – *Ziziphora* L. // Флора СССР. Т. 21. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 381–411.

Astashenkov A. Yu. Morphological Adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the Conditions of the Pamir Mountains // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8. No. 5. Pp. 636–646.

Körner Ch. Alpine Plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Second edition. Springer. 2003. 350 p.

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ *THYMUS MARSCHALLIANUS* (LAMIACEAE) В РАЗНЫХ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Е. Б. Таловская

*Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
kolegova_e@mail.ru*

Изучено разнообразие побегов, их систем и скелетных осей у особей *Thymus marschallianus*. Установлено, что в разных природно-климатических и фитоценологических условиях произрастания в побеговой системе происходят изменения, связанные с сокращением длительности моноподиального нарастания побегов и отсутствием в структуре анизотропных скелетных осей.

Ключевые слова: адаптация, побег формирования, полукустарничек, скелетная ось, *Thymus*.

MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF *THYMUS MARSCHALLIANUS* (LAMIACEAE) IN DIFFERENT CONDITIONS

E. B. Talovskaya

*Novosibirsk National Research State University,
Central Siberian Botanical Garden SB RAS*

The diversity of shoots, system of shoots and skeletal axes of *Thymus marschallianus* has been studied. It is established that in different climatic and phytocenotic conditions, changes occur in the shoot system associated with a reduction in the duration of monopodial growth of shoots and the absence of anisotropic skeletal axes in the structure.

Keywords: adaptation, shoot formation, dwarf subshrub, skeletal axis, *Thymus*.

Изучение разнообразия морфологической структуры у растений в разных условиях обитания одно из актуальных исследований в последние десятилетия. Глобальное изменение климата является серьезной проблемой для многих видов растений (IPCC, 2014). Виды, которые быстро адаптируются к изменениям климата, имеют больше шансов для выживания (Grabherr, 2003; Wilson et al., 2005), в то время как те виды, которые адаптированы только к местным условиям, находятся под угрозой исчезновения (Körner, 1992; Nagy, Grabherr, 2009). Адаптивные способности растений к меняющимся условиям окружающей среды можно определить, изучив особенности их побеговой системы. Интерес в этом отношении представляют виды рода *Thymus* L. Для тимьянов, распространенных в горах Тянь-Шаня, нами описаны признаки, которые могут рассматриваться в качестве индикаторных при смене климатических условий и поясов растительности (Talovskaya, Cheryomushkina, 2022). Объект данной работы – неподвижный полукустарничек *Thymus marschallianus* Willd. Ранее Е.Е. Гогиной (1975, 1990) выявлены особенности онтогенеза и сезонного ритма развития этого вида в природе и в интродукции на территории Московской области. Цель работы – выявление особенностей морфологической структуры *T. marschallianus* в разных условиях обитания.

Исследование проводили в 2010–2022 гг. на территории Южного Урала, Западной Сибири и Казахстана. Для *T. marschallianus* характерна приуроченность к степной и лесостепной зонам. Оптимум произрастания вида – равнинные настоящие (богаторазнотравно-дерновиннозлаковые) степи, где вид встречается с высоким покрытием. В горных степях вид встречается примерно в половине сообществ, при этом имеет также высокое покрытие. В лесостепной зоне распространение вида связано с настоящими или луговыми степями по опушкам островных степных боров и берёзовых колок, или многолетними залежами. В лесной зоне *T. marschallianus* встречается редко, в основном на остепнённых элементах интро- и экстразональной растительности.

Материал собран в 17 ценопопуляциях. Изучение побеговой системы *T. marschallianus* проводили у особей зрелого генеративного онтогенетического состояния, проанализировано более 800 особей. Используются подходы к описанию побегов И. Г. Серебрякова (1959, 1962), Е. Л. Нухимовского (1997), Ю. А. Боброва (2009), Е. Б. Колеговой, В. А. Черемушкиной (2012). При классификации побегов, выделении их систем и характеристики скелетных осей опирались на представления И. Г. Серебрякова (1962), М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова (1977). Структура побегов изучена под микроскопом Stemi 305 MAT (CarlZeiss, Германия).

В структуре особей *T. marschallianus* выделено 8 типов моноподиально нарастающих побегов, 3 системы моноподиально нарастающего побега и 2 типа скелетных осей.

Моноподиально нарастающие побеги

Вегетативные побеги. Моноциклические *розеточные* побеги состоят из метамеров с короткими междоузлиями; *верхнерозеточные* побеги представ-

лены метамерами с длинными междоузлиями в базальной и средней частях, метамерами с короткими междоузлиями – в апикальной.

Развиваются моноциклические вегетативные побеги из силлептических почек при мезо- или акротонном ветвлении годичных генеративных или вегетативных побегов. Они имеют ортотропное направление роста и являются побегами обогащения, полностью отмирающими в зимний период вместе с частью годичного побега. Моноциклические верхнерозеточные побеги могут иметь анизотропное направление роста, тогда они развиваются из зимующих почек в базальной части куста, значительно удлиняются и интенсивно ветвятся. В зимний период такие побеги отмирают до базальных одревесневающих участков, которые в дальнейшем сохраняются и принимают участие в образовании многолетней основы куста.

У дициклических вегетативных побегов первый годичный прирост всегда полностью одревесневший, а второй – травянистый. По структуре побеги: *верхнерозеточные*, состоящие из двух верхнерозеточных годичных приростов; *розеточно-верхнерозеточные* – первый годичный прирост розеточный, второй – верхнерозеточный. Образуются дициклические вегетативные побеги из зимующих почек в результате бази- и мезотонного ветвления материнского побега. Направление роста побегов ортотропное, их роль – ветвление. В случае анизотропного направления роста роль дициклических вегетативных побегов меняется. Они становятся побегами формирования (ПФ) и принимают участие в построении скелетной оси.

Генеративные побеги. Моноциклические генеративные побеги формируются из силлептических почек в апикальной или средней частях годичного прироста материнского побега. Являются побегами обогащения, после плодоношения полностью отмирают. По структуре – *безрозеточные*, образованы удлиненными метамерами. Так же как моноциклические вегетативные побеги, имеют ортотропное направление роста, при анизотропном направлении их базальная часть (1–2 метамера) одревесневает, сохраняется и входит в состав многолетней основы растения.

Дициклические генеративные побеги по структуре могут быть *полурозеточными* или *среднерозеточными*. Полурозеточные побеги состоят из вегетативного розеточного и генеративного безрозеточного приростов. Развиваются в средней части материнского побега из зимующих почек. Имеют ортотропное направление роста и выполняют функцию ветвления. Среднерозеточные побеги представлены также двумя годичными приростами: первый вегетативный – верхнерозеточный, второй генеративный – безрозеточный. Формируются, как правило, на границе годичных приростов материнского побега и имеют анизотропное направление роста. Данные побеги выполняют функцию ветвления или становятся побегами формирования, и их вегетативный прирост входит в состав многолетней основы куста.

Трициклические генеративные побеги по структуре *розеточно-среднерозеточные*. Их структура образована тремя годичными приростами: первый – розеточный, второй – верхнерозеточный, третий – безрозеточный.

Формируются побеги в средней или базальной частях материнского побега из спящих или зимующих почек и имеют анизотропное направление. Функционально данные побеги являются побегами формирования и принимают участие в образовании скелетных осей.

Система моноподиально нарастающего побега

Система побега обогащения. Формируется при ветвлении моноциклических вегетативных и генеративных побегов. Из силлептических почек материнского побега развиваются боковые моноциклические генеративные или вегетативные побеги. Длительность формирования системы один вегетационный сезон, после чего она полностью отмирает или сохраняется базальный участок материнского побега вместе с боковыми побегами.

Система побега ветвления представляет собой ветвящийся дициклический вегетативный или генеративный побег. Возможно два способа ветвления: 1) акротонное, когда из силлептических почек второго годичного прироста материнского побега развиваются моноциклические вегетативные или генеративные побеги. В зимний период боковые побеги и годичный прирост материнского побега полностью отмирают; 2) ветвление происходит на всем протяжении дициклического материнского побега. Длительность формирования системы – 2 года.

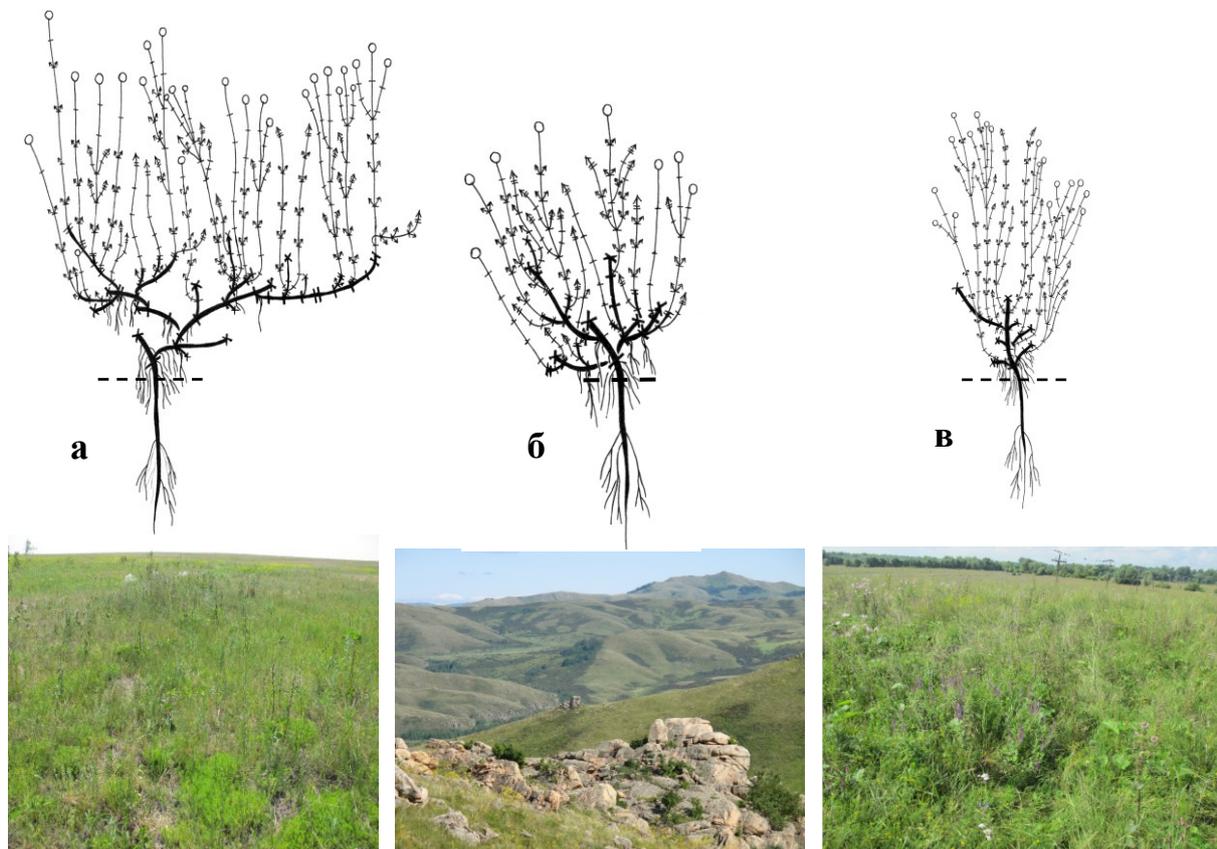
Система побега формирования строится при ветвлении ди- и трициклического генеративного побега. Ветвление происходит на всем протяжении побега. В апикальной части материнского побега из силлептических почек развиваются побеги обогащения, в средней – из зимующих почек развиваются побеги ветвления или формирования, в базальной – из спящих почек развиваются побеги формирования. Длительность формирования комплекса 3 года. В структуре особей *T. marschallianus* система побега формирования играет важное значение, она выделяется более крупными размерами, усиленным ростом, на её основе в дальнейшем строятся скелетные оси.

Скелетная ось

Скелетная ось строится на основе ПФ и их систем. После прекращения моноподиального нарастания материнского ПФ, когда большая часть побега отмирает, в базальной части наиболее мощный боковой побег становится замещающим и повторяет развитие материнского. В результате происходит перевершинивание, формируется базисимподиально нарастающая скелетная ось (СО), представляющая собой составную скелетную ось согласно М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977) или псевдомоноподий по W. Troll (1937). Скелетная ось ветвится и включает в себя боковые скелетные оси разных порядков, системы побегов обогащения, ветвления и формирования, а также неразветвленные побеги. Скелетные оси могут укореняться придаточными корнями. В структуре особей *T. marschallianus* в зависимости от направления роста встречается два типа СО: ортотропная и анизотропная. Ортотропные СО способствуют уплотнению куста, анизотропные СО обеспечивают разрастание и захват новых участков территории. На основе анизотропных СО формируются парциальные кусты. Отмирание СО постепенное, начинается с

апикальной части. Как правило, ортотропные СО отмирают полностью, а у анизотропных СО сохраняются базальные части со спящими почками, которые впоследствии разворачиваются у старых особей.

В результате анализа морфологической структуры у особей *T. marschallianus* из разных местообитаний выявлены следующие отличия. В большинстве местонахождений в условиях равнинных настоящих степей со среднестепным увлажнением, общим проективным покрытием травостоя до 70 % в структуре куста встречаются все описанные побеги, их системы и скелетные оси (рис., поз. а). Сходная структура описана Е. Е. Гогиной (1975) для *T. marschallianus*, произрастающего на территории Московской области.



↑ -1 ○ -2 ⚡ -3 | -4 ■ -5 ≠ -6 † -7 --- -8

Рис. Морфологическая структура *Thymus marschallianus* в разных условиях обитаниях: а – равнинная настоящая степь; б – горная настоящая степь; в – луговая степь по опушкам березовых колков; 1 – вегетативный побег; 2 – генеративный побег; 3 – придаточный корень; 4 – травянистая часть побега; 5 – одревесневшая часть побега; 6 – сближенные узлы; 7 – расставленные узлы; 8 – уровень почвы

В условиях горных настоящих и луговых степей на вершине холмов, каменистость субстрата, выдувание снежного покрова в зимний период, интенсивное действие солнечных лучей летом препятствуют разрастанию особей, а также увеличению длины плагиотропной части годичных побегов (рис., поз. б). Отмечено уменьшение размеров побегов и особей в целом, выявлено

отсутствие трициклических генеративных побегов. Анизотропные скелетные оси в структуре особи встречаются редко. В условиях луговых степей по опушкам березовых и сосновых колков, в сообществах с луговостепным и сухолуговым увлажнением, общим проективным покрытием травостоя до 95% куст взрослых особей образован только моноциклическими побегами и системами на их основе (рис., поз. в). В структуре особи отсутствуют анизотропные СО, что связано с недостатком свободного пространства и сильной фитоценотической конкуренцией.

Проведенное исследование показало, что структура особей *T. marschallianus* характеризуется разнообразием побегов, их систем и скелетных осей. Выявлено, что в разных природно-климатических и фитоценологических условиях произрастания в побеговой системе происходят изменения, связанные с сокращением длительности моноподиального нарастания побегов и отсутствием в структуре анизотропных СО. Выявленные отличия носят адаптивный характер и могут быть использованы как признаки-индикаторы при оценке изменения условий окружающей среды.

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

Библиографический список

- Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: ВятГГУ, 2009. 130 с.
- Гогина Е. Е. Род чабрец (тимьян) – *Thymus* L. // Биологическая флора Московской области. 1975. Вып. 2. С. 137–168.
- Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Колегова Е. Б., Черемушкина В. А. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 2. С. 173–183.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 158с.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. М.: Наука, 1997. 630 с.
- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В. П. Потемкина. Вопросы биологии растений. 1959. Т. 100. №. 5. С. 3–38.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Наука, 1962. 378 с.
- Grabherr G. Alpine vegetation dynamics and climate change – a synthesis of long-term studies and observations // Alpine biodiversity in Europe. Vol. 167. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany. 2003. Pp. 399–409. doi:10.1007/978-3-642-18967-8_24
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis report: Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland. Режим доступа: <https://www.ipcc.ch/report/ar5/>.
- Körner C. Response of alpine vegetation to global climate change // Catena. Supp (Gies-sen). 1992. Vol. 22. Pp. 85–96.
- Nagy L., Grabherr G. The biology of alpine habitats. Oxford: Oxford University Press, 2009. 336 p.

Talovskaya E., Cheryomushkina V. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia) // Botany. 2022. Vol. 100. No. 6. Pp. 499–508. doi.org/10.1139/cjb-2021-0101

Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin: Borntraeger, 1937. 955 p.

Wilson R. J., Gutierrez D., Gutierrez J., Martinez D., Agudo R., Monserrat V. J. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change // Ecol. Lett. 2005. Vol. 8. № 11. Pp. 1138–1146. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00824.x

РАЗДЕЛ III БИОМОРФОЛОГИЯ НАЗЕМНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

СПЕЦИФИКА СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ РИЗОМОВ РАВНОСПОРОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ СЕМ. POLYPODIACEAE

Н. М. Державина

*Орловский государственный университет им. И. С. Тургенева,
d-nm@mail.ru*

В работе продемонстрировано разнообразие структуры ризомов равноспоровых папоротников сем. Polypodiaceae, на которое накладываются отпечаток специфика местообитаний, диморфизм вай, длина и толщина ризомов, регулярность возникновения и местоположение по отношению к вайям боковых ризомов, дифференциация корней, способность к активному захвату территории и вегетативному размножению. Структурная организация ризомов укладывается в понятие «*Polypodium*-тип ветвления».

Ключевые слова: акрогенное ветвление, филлогенное ветвление, осевые ризомы, безрозеточные, диффузно-розеточные папоротники.

THE SPECIFICS OF THE STRUCTURAL ORGANIZATION OF RHIZOMES OF HOMOSPOROUS FERNS OF THE FAMILY POLYPODIACEAE

N. M. Derzhavina

Oryol State University named after I. S. Turgenev

The work demonstrates the diversity of the structure of rhizomes of homosporous ferns of the family Polypodiaceae, which is influenced by habitat specificity, fronds dimorphism, length and thickness of rhizomes, regularity of occurrence and location of lateral rhizomes in relation to fronds, differentiation of roots, the ability to actively capture territory and vegetative reproduction. The structural organization of rhizomes fits into the concept of “*Polypodium*-type of branching”.

Keywords: acrogenic branching, phyllogenic branching, axial rhizomes, rosette-less, diffuse-rosette ferns.

Со времени работ К. Goebel (1928) и W. Troll (1937), в которых принята попытка осмысления биоморфологических особенностей ризомов и введены понятия «акрогенные» и «филлогенные» папоротники, минуло около

ста лет. За прошедшие годы птеридологами, изучающими многообразие морфоструктур этой группы растений, достигнуты значительные успехи и охвачен обширный круг проблем их существования.

В данном сообщении мы остановимся на особенностях структурной организации ризомов одного из крупнейших семейств равноспоровых папоротников – *Polypodiaceae*, широко распространённых в тропиках, субтропиках и, отчасти, – в умеренной зоне, занимающих разные экологические ниши в сообществах и обладающих своеобразными биоморфами.

Материал для исследования собран в разных ботанико-географических регионах России и за её пределами. Изучены ризомы папоротников из разных родов семейства: *Polypodium* L., *Lepisorus* (J. Smith) Ching, *Lemmaphyllum* C. Presl, *Pyrrosia* Mirb, *Microgramma* C. Presl, *Microsorium* Link, *Platyserium* Desv.

Хотя папоротники существенно отличаются от цветковых растений не только гетероморфной сменой двух независимых фаз жизненного цикла, но и своеобразной морфологией, анатомией и физиологией, терминология, используемая в птеридологии, разработана преимущественно для цветковых растений. В этой связи наше исследование требует уточнения некоторых терминов.

При **акрогенном** ветвлении (Troll, 1937), боковые почки возникают вблизи апекса побега ниже верхушечной инициали, формируя соподчинённую систему осей. В этом случае образуются так называемые **осевые ризомы**, поскольку в их формировании участвуют преимущественно аналоги стеблей – оси. Среди осевых ризомов Н. И. Шорина (2007) выделяет **тонкие** – диаметром до 4–5 мм и **толстые**, диаметр которых достигает 6–7 мм и более.

При **филлогенном** (Goebel, 1928) ветвлении боковые почки возникают, как правило, на абаксиальной поверхности филлоподиев вай. В этом случае говорят о **чешуйчатых ризомах** (Шорина, 2007), в образовании которых участвует не только осевая часть, но и филлоподии вай, а иногда так называемый корне-лиственной чехол. Такие папоротники имеют розетки сближенных вай с очередным филлотаксисом на верхушках радиально симметричных ризомов. К ним применяют термин **«радиально-розеточные»**. **Диффузно-розеточные** папоротники отличаются близко расположенными вайями с очередным двурядным филлотаксисом на одной стороне дорсивентрального ризома (Шорина, 1994).

Если воспользоваться представлениями Л. Е. Гатцук (1974), разработавшей систему иерархических метамерных единиц побегов геммаксиллярных растений и подходы Н. П. Савиных (2008) к использованию концепции модульной организации к описанию структуры растения, можно сопоставить модули средневозрастных спорофитов исследованных видов.

Универсальный модуль – моноподиальный одноосный ризом изученных папоротников имеет следующее строение: на его верхней стороне два ряда мономорфных или диморфных вай – трофоспорофиллов или трофофиллов с дистихоидным филлотаксисом, на нижней – 3–4 более или менее выраженных ряда кладогенных корней с многолетними корневыми волосками. При-

мордии вай обычно улиткообразно сложены, а развернувшиеся вайи ориентированы трансверзально либо лонгитудинально по отношению к оси ризома. Каждая вайя имеет филлоподий (высотой до 3 мм), черешок и пластинку.

Для описанных папоротников характерно опережающее развитие ризомов: вайи разворачиваются на их прошлогодних и позапрошлогодних участках, иначе говоря, имеет место своеобразная каулифилия (Шорина, 1993).

Спорофиты, в отличие от короткокорневищных радиально-розеточных с филлогенным ветвлением папоротников, можно отнести к акрогенным в силу того, что их боковые оси развиваются близ апекса главной оси вне связи с вайями, т. е. у них отсутствует аксиллярный комплекс.

Среди исследованных папоротников выделены 2 группы.

1. Диффузнорозеточные, коротко- и длинно-корневищные – виды родов *Polypodium*, *Microsorium*, *Platyserium*, *Lepisorus*

Средневозрастные спорофиты исследованных видов этой группы по жизненной форме представляют собой осевые коротко- и длинно-толсто-, реже – тонкокорневищные, дорсивентральные, диффузнорозеточные, ползучие, вечно- и зимнезеленые травянистые многолетники, гемикриптофиты (Державина, 2006).

У видов рода *Polypodium* (эпилитов и факультативных эпифитов) в пределах универсального модуля не каждый из заложившихся зачатков развивается в вайю, некоторые из них засыхают, входят в состав многолетней оси ризома вместе с филлоподиями от отмерших вай и являются маркерами годовых приростов. Abortивные вайи отличаются от подушек, оставшихся от опавших вай, т. к. несут остаток засохшей неразвернувшейся вайи или, если его уже нет, имеют слегка вытянутую округлую верхушку. У разных видов рода степень торможения заложившихся зачатков вай выражена по-разному. Боковые почки закладываются нерегулярно между вайями одной ортостихи и, соответственно, напротив вай другой ортостихи; оси располагаются, как правило, перпендикулярно материнской оси (Державина и др., 2011). W. Troll (1937) подобное строение назвал *Polypodium*-типом ветвления, описав его для *Polypodium vacciniifolium* с той разницей, что у него заложение боковых осей происходит регулярно.

У видов рода *Microsorium* боковые ризомы при нерегулярном заложении не имеют строгого местоположения на материнской оси. Они обнаруживаются и напротив вай и посередине «междоузлия». В качестве особенностей можно отметить у эпифита *Microsorium punctatum* появление на «междоузлии» не одного, как обычно бывает, а двух зачатков боковых ризомов, а у геолофита *Microsorium pteropus* – четко выраженную гетерофиллию трофоспорофиллов и формирование на пластинках вай выводковых почек (эпифильных).

Виды рода *Platyserium* (скобочного облигатного эпифита) отличаются сменой направления роста с ортотропного на плагиотропный после закрепления на опоре, диморфными вайями и функциональной дифференциацией корней: одни из них выполняют функцию закрепления, внедряясь в покровы

ствола форофита, другие обеспечивают питание растения и растут в гумусе, скопившемся в скобе, трети, благодаря гидротропизму, распластываются по стерильным вайям, обеспечивая поглощение воды.

Универсальный модуль видов рода *Lepisorus* имеет короткий тонкий ризом. У *L. ussuriensis*, в отличие от видов *Polypodium*, почти все заложившиеся зачатки разворачиваются в вайи, образуя диффузные розетки. Засыхающие зачатки (абортивные вайи) составляют только около 16 % от всех вай. Поэтому годовые приросты не имеют четких границ и их приходится выделять условно по среднему числу вай, разворачивающихся ежегодно. Специфика универсального модуля заключается также в отсутствии четкой фиксации боковых ризомов по отношению к филлоподиям и разной их ориентации в пространстве: то они образуют прямой угол с несущей осью, то немного отклонены. Эта неопределенность топографии боковых осей дает основание считать ветвление ризомов *Lepisorus* менее детерминированной моделью роста, чем у видов *Polypodium*. W. Troll (1937) рассмотрел подобное ветвление на примере *Niphobolus adnascens* и назвал его модификацией *Polypodium* – типа. W. Hagemann (1976) считает его связующим между *Polypodium*- и *Davallia*- типами и называет *Stenochlaena*-типом.

2. Безрозеточные, длинно-тонкокорневищные – виды родов *Lemmaphyllum*, *Pyrrosia*, *Microgramma*

Средневозрастные спорофиты исследованных видов этой группы по жизненной форме представляет собой осевые длинно-тонкокорневищные, сильно вегетативно разрастающиеся, безрозеточные, ползучие, дорсивентральные, вечнозелёные, травянистые многолетники; гемикриптофиты.

Универсальный модуль видов этой группы имеет сходное строение с модулем предыдущей, но у всех трех родов отличается длинными тонкими ризомами, отсутствием диффузных розеток вай и не трансверсальным, а лонгитудинальным положением полностью развитой пластинки вайи по отношению к медиане ризома. Две ортостихи в их расположении не всегда выявляются из-за малого диаметра ризома.

Виды рода *Lemmaphyllum* (корковых эпифитов и петрофитов) обладают диморфными вайями, боковые ризомеры закладываются на главной оси нерегулярно, редко, несколько ниже вай и выше корней, обычно посередине «междоузлия» или смещаясь почти до супротивного положения к одной из вай. Причем существует дифференциация осей: те, которые захватывают пространство, не имеют зачатков боковых осей. Их ветвление начинается с момента «освоения» уже занятой этим папоротником территории. Намечается тенденция к функциональной дифференциации ризомов на магистральные, выполняющие функцию захвата территории (главные оси), и боковые, несущие ассимилирующие вайи.

Подобное строение средневозрастных спорофитов не вполне соответствует тому определению кормуса, которое предложил W. Hagemann (1976). По его мнению, типичный кормус должен иметь унифациальную радиально

симметричную ось и бифациальные, трансверзально ориентированные по отношению к ней листья.

Особенностью моноподильных ризомов видов рода *Pyrrosia* (петрофитов, эпифитов, наземных) служат: мономорфность вай, хотя у видов группы *Pyrrosia lingua*, наблюдается диморфизм вай (Novencamp, 1986), регулярность заложения и четкая фиксация боковых ризомов (не напротив вай, а несколько смещаясь по оси к верхушки), и определенный угол наклона к главной оси. Правда, у некоторых экземпляров обнаружено почти супротивное по отношению к вайям расположение зачатков боковых ризомов.

Модули видов рода *Microgramma* (коркового эпифита и эпилита) имеют диморфные вайи, зачатки боковых осей у *M. vacciniifolia* возникают **регулярно** между двумя вайями одной ортостихи, напротив вай другой. К. Goebel (1928) называл ветвление у *M. vacciniifolia* боковым, считая его переходным от дихотомии к анизотомии. F. Bower (1923) относил его к экстрааксиллярному или переходному к дихотомическому ветвлению. W. Troll (1937) считал его акрогенным, боковым, называя *Polypodium*-типом ветвления. Эту точку зрения подтвердили А. Hirsch & D. Kaplan (1974), исследовав ветвление ризомов у *M. vacciniifolia* и *M. squamulosa* (Kaulf.) de la Sota на гистологическом уровне.

Таким образом, разнообразие в структуру модулей исследованных видов папоротников вносят: специфика местообитаний, диморфизм вай, длина и толщина ризомов, регулярность возникновения и местоположение по отношению к вайям боковых ризомов, дифференциация корней, способность к активному захвату территории и вегетативному размножению. Способы положения боковых осей по отношению к материнской оси и вайям можно свести к следующим: боковые оси возникают регулярно (1, 2) и фиксированы напротив вай другой ортостихи (1) или четкая фиксация боковых ризомов по отношению к вайям отсутствует, и они по-разному ориентированы в пространстве (2); боковые оси возникают нерегулярно (3, 4) фиксированы напротив вай другой ортостихи (3) или находятся на середине «междоузлия» или смещены почти до супротивного положения к одной из вай (4) (рис.).

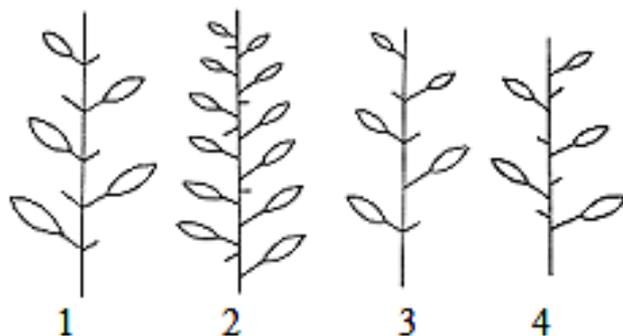


Рис. Способы положения боковых осей по отношению к материнской оси и вайям. В любом из рассмотренных случаев речь идёт о варианте *Polypodium*-типа ветвления (или его модификации), описанном W. Troll (1937)

Библиографический список

- Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.
- Державина Н. М. Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптациогенезом: автореф. дисс... д-ра биол. наук. М: МПГУ, 2006. 50 с.
- Державина Н. М., Волобуев С. В., Силаева Ж. Г. Модульная организация спорофита *Polypodium vulgare* L. // Ученые записки ОГУ. Сер. Естествен., технич. и мед. науки. 2011. № 5 (43). С. 207–212.
- Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: ООО «Лобань», 2008. С. 47–69.
- Шорина Н. И. Биоморфы длиннокорневищных папоротников и их популяционная экология // Труды первой Российской птеридологической конференции и школы семинара по птеридологии. Томск-Барнаул: Изд-во Томского ун-та, 2007. С. 93–107.
- Шорина Н. И. Особенности метамерии у спорофитов папоротников // Жизненные формы: онтогенез и структура. М.: Прометей, 1993. С. 159–164.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.
- Bower F. O. The Ferns. V. 1. Analytical examination of the criteria of comparison. London: Macmillan, 1923. V. VI. 359 p.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena: Gustav Fischer Verlag. Band. 1. 1928. S. 74–116.
- Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant. Syst. Evol. 1976. Vol. 124. S. 251–277.
- Hirsch A. N., Kaplan D. R. Organography, branching, and the problem of leaf versus bud differentiation in the vining epiphytic fern genus *Microgramma* // Am. J. Bot. 1974. Vol. 61. No. 3. Pp. 217–229.
- Hovenkamp P. The Significance of Rhizome Morphology in the Systematics of the Polypodiaceous Ferns (sensu stricto) // Am. Fern J. 1990. Vol. 2. Pp. 33–43.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Phflanzen. Berlin: Borntraeger, 1937. Bd. 1. Teil. 1. S. 309–516.

ЗАВИСИМОСТЬ НАПРАВЛЕНИЯ РОСТА ВАЙ ПTERIDIUM PINETORUM SUBSP. SIBIRICUM ОТ ОСВЕЩЁННОСТИ В ЦЕНОЗЕ

И. И. Гуреева

Томский государственный университет, gureyeva@yandex.ru

В работе приведены данные об изменении направления роста вай одного из широко распространенных папоротников *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill subsp. *sibiricum* Gureyeva et C.N. Page в зависимости от освещённости в ценозе. При низкой освещённости в лесных ценозах рахис вай изгибается назад, в открытых местообитаниях принимает вертикальное положение.

Ключевые слова: *Pteridium*, вайя, рахис, направление роста.

DEPENDENCE OF GROWTH DIRECTION OF *PTERIDIUM PINETORUM* SUBSP. *SIBIRICUM* FRONDS FROM ILLUMINATION IN THE CENOSIS

I. I. Gureyeva
Tomsk State University

The work presents data on the change in the growth direction of fronds of the one of widespread ferns *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill subsp. *sibiricum* Gureyeva et C.N. Page depending on the illumination in the cenosis. Under low light in the forest cenoses, the rachis of frond bend backward, in open habitats it takes a vertical position.

Ключевые слова: *Pteridium*, frond, rachis, growth direction.

Род папоротников *Pteridium* Gled. ex Scop. (орляк) долгое время считался монотипным, представленным единственным видом – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, включающим 2 подвида и 12 региональных разновидностей (Tryon, 1941). В те же годы R. Ching (1940) и E. B. Copeland (1947) высказывали мнение о многовидовой структуре рода, считая, что он представлен не менее чем 5–6 самостоятельными видами. Исследованиями последних десятилетий, в том числе нашими, показано, что на территории Северной Евразии род представлен, по крайней мере, двумя видами – *P. aquilinum* и *P. pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill, каждый из которых включает несколько разновидностей (Page, Mill, 1995; Page, 1997; Шмаков, 2009; Гуреева, Пейдж, 2005, 2008; Гуреева и др., 2015), Н. Н. Цвелёв высказывался в пользу двухвидовой (Цвелёв, 2005), а позднее – трёхвидовой структуры рода (Цвелёв, 2010).

Жизненную форму всех таксонов орляка можно определить как многолетнее травянистое безрозеточное растение с подземным плагиотропным дорзивентральным многократно ветвящимся ризомом. Основная ось ризома занимает лидирующее положение, боковые ветви неравноценны материнской, занимают по отношению к ней боковое положение, могут образовывать ветви следующих порядков. Ветви ризома дифференцированы на безлистные удлинённые и несущие вайи укороченные. Удлинённые ветви образуются за счёт деятельности верхушечной меристемы основной и боковых ветвей, боковые ветви располагаются попеременно вправо и влево от основной и боковых осей. Системы разветвленных ризомов занимают значительные площади, отмирают и разрушаются медленно, что способствует их длительной физической и физиологической целостности (Шорина, 1981; Гуреева, 2001). Ризомы несут большое число вай, располагающихся на ветвях ризома одиночно.

Проведённые нами исследования морфологических признаков орляка на большой территории от Великобритании до Дальнего Востока России показали, что наряду с некоторыми морфологическими признаками, большую диагностическую ценность для различения видов орляка имеют биоморфоло-

гические признаки надземных органов – вайй, такие как ориентированность в пространстве пластинок вайй и перьев, направление роста рахиса и рахилл, период разворачивания вайй и последовательность разворачивания перьев (Гуреева, Пейдж, 2005, 2008; Gureyeva, Page, 2008).

У исследованных подвидов *P. aquilinum* вайи почти прямостоячие, их перья располагаются ярусами одно над другим, причленяются по боковым сторонам рахиса, плоскости перьев параллельны друг другу и поверхности почвы, у подвидов *P. pinetorum* рахис дугообразно назад изогнут, в местах отхождения перьев рахис последовательно отклоняется от направления роста черешка, из-за чего перья располагаются не ярусами, а приблизительно в одной плоскости (рис. 1). Однако наблюдения показывают, что в зависимости от условий у *P. pinetorum* образуются как изогнутые, так и прямостоячие вайи.



Рис. 1. Расположение перьев вайй:

слева – у *Pteridium pinetorum* (Шотландия, фото И. И. Гуреевой, 2004 г.);
справа – у *P. aquilinum* (о-в Мадейра, фото С. N. Page, 2007 г.)

Задача представленного исследования: проследить изменение направления роста вайй в зависимости от освещённости в ценозе у одного из широко распространённых в азиатской части России подвидов орляка – *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* Gureyeva et C. N. Page.

Наблюдения проводили в клонах *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* в лесных и открытых местообитаниях в окрестностях г. Томска. Лесные местообитания представлены чистыми сосновыми, смешанными с берёзой и берёзовыми сообществами, открытые местообитания – травянистыми сообществами разного состава с зарослями орляка. Освещённость в ценозе оценивалась по сомкнутости крон древесного яруса. Вайи орляка отбирали в клонах, растущих в участках лесных ценозов с сомкнутостью крон от 0,6 до 0,1 и в открытых местообитаниях. Для измерения углов изгиба рахиса и угла между базальными перьями перья удаляли, оставляя их черешочки (рис. 2). Угол изгиба рахиса измеряли с морфологически нижней стороны пластинки вайи. Угол отклоне-

ния рахиса от направления роста черешка (от вертикали) рассчитывали как разницу между углом изгиба и развёрнутым.

В лесных местообитаниях вайи *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* изгибаются в местах отхождения базальной и второй, а иногда и третьей пар перьев. Наименьший угол между черешком и первым участком рахиса (участок между базальной и второй парами перьев), а, следовательно, наибольший изгиб вайи назад в месте отхождения базальной пары перьев характерен для вайй в лесных участках с сомкнутостью крон 0,6–0,4; угол между черешком и первым участком рахиса составляет от 138 до 155°, между первым и вторым участком рахиса – от 154 до 169°, суммарное отклонение вайи от вертикали составляет 46–62°. В целом формируется дугообразное отклонение рахиса назад (рис. 2А).

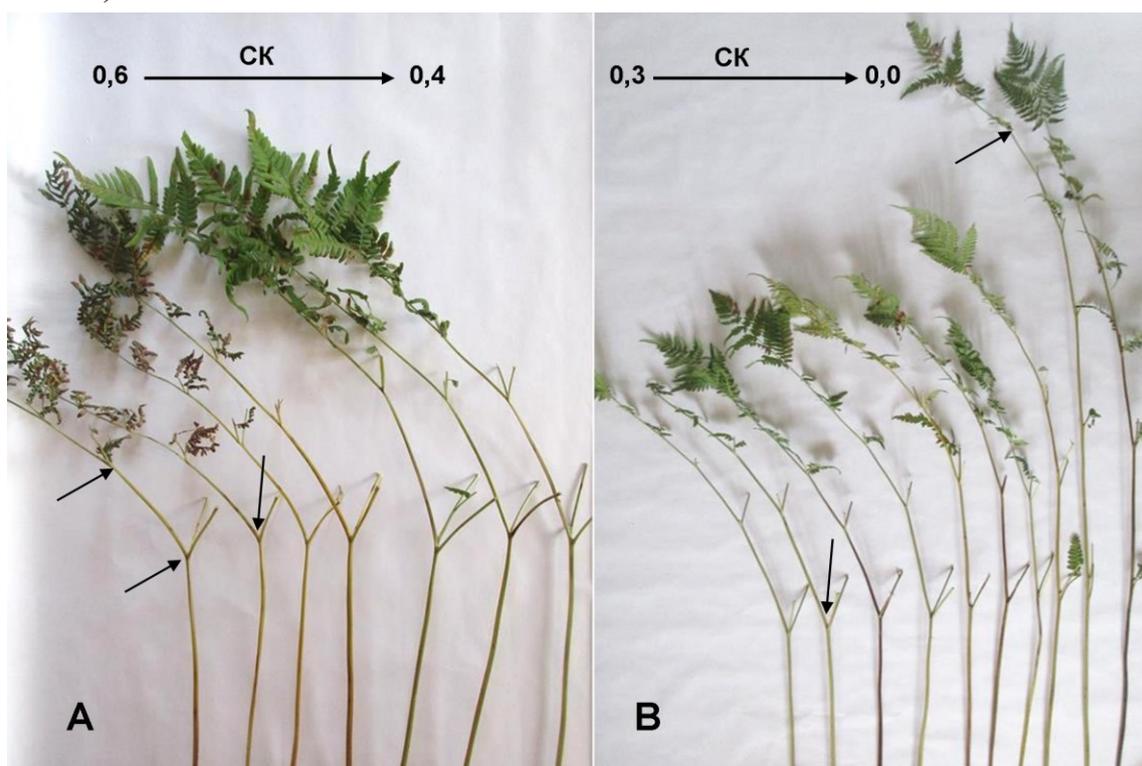


Рис. 2. Изменение изгиба вайй *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* в зависимости от освещённости в ценозе:

А – черешки и рахисы вайй из лесного местообитания с сомкнутостью крон от 0,6 до 0,4; В – черешки и рахисы вайй из разреженного лесного и открытого местообитаний, сомкнутость крон от 0,3 до 0; стрелками показаны измерявшиеся углы; СК – сомкнутость крон, стрелкой показано направление в сторону освещения

С освещением ценоза в разреженных лесных участках угол между черешком и первым участком рахиса увеличивается до 157–174° и изгиб вайи формируется в местах отхождения второй и третьей пары перьев: угол между первым и вторым участком рахиса составляет 156–166°, между вторым и третьим – 161–168°, суммарное отклонение от вертикали составляет 47–50°. В сообществах с единичным участием деревьев угол между черешком и первым участком рахиса достигает почти развёрнутого (169–179°), т.е. вайя «выпрямляется» в первую очередь в месте отхождения базальной пары перьев, почти

незаметен изгиб в месте отхождения второй пары перьев: угол между первым и вторым участком рахиса составляет $170\text{--}179^\circ$; в местах отхождения третьей и четвертой пар перьев отклонения также незначительны: угол между вторым и третьим участками рахиса составляет $164\text{--}168^\circ$, между третьим и четвертым – $165\text{--}172^\circ$, суммарное отклонение от вертикали составляет $22\text{--}44^\circ$. На открытых местообитаниях рахис может быть полностью выпрямленным и изгибается только в местах отхождения 4–5 пар перьев, т.е. изгибается только верхушка вайи: угол между третьим и четвертым участком составляет $168\text{--}176^\circ$, между четвертым и пятым $155\text{--}160^\circ$, а суммарное отклонение от вертикали не превышает $23\text{--}25^\circ$ (рис. 2В).

Однако даже полностью прямостоячие вайи *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* отличаются от таковых у *Pteridium aquilinum* иным расположением базальных перьев по отношению к черешку и рахису: они причленяются не по боковым сторонам рахиса, как у *Pteridium aquilinum*, а ближе к морфологически верхней стороне вайи, угол между базальными перьями составляет около 130° . К рахису базальные перья причленяются под острым углом, причём с осветлением ценоза угол между первым участком рахиса и черешочками базальных перьев уменьшается: в лесных участках с сомкнутостью крон 0,5–0,6 базальные перья причленяются под углом $52\text{--}67^\circ$, в местах с разреженным древостоем – под углом $34\text{--}44^\circ$, на открытых местообитаниях – $10\text{--}28^\circ$. При меньшей освещённости пластинки самых крупных базальных перьев оказываются вынесенными вверх на уровень всей остальной пластинки вайи и ориентированными почти параллельно почве; такое расположение создаёт наибольшую площадь поверхности для улавливания света. В открытых местообитаниях такой необходимости нет, базальные перья не всегда являются самыми крупными, их пластинки, так же как и пластинки 2–5 пар перьев ориентированы под углом к рахису и поверхности почвы.

Таким образом, между клонами *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, обитающими в разных экологических условиях, наблюдаются некоторые отличия в направлении роста рахиса вайи и ориентированности перьев. Это является приспособлением к улавливанию рассеянного света в более или менее сомкнутых ценозах и защиты от излишней инсоляции в открытых местообитаниях.

Библиографический список

- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
- Гуреева И. И., Пейдж К. Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. 2005. № 95. С. 18–26.
- Гуреева И. И., Пейдж К. Н. Род *Pteridium* (Нуролепидасеае) в Северной Евразии // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 915–934.
- Цвелёв Н. Н. Род орляка *Pteridium* (Нуролепидасеае) в Восточной Европе и Северной Азии // Ботан. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 891–896.
- Цвелёв Н. Н. О видах орляка (*Pteridium* Gled. ex Scop., Нуролепидасеае) в России // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. № 4. С. 73–76.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. 2 изд., перераб. и доп. Барнаул: Изд-во АГУ, 2009. 126 с.

Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–232.

Ching R.-Ch. On the natural classification of the family «Polypodiaceae» // Sunnyatsenia. 1940. Vol. 5. Pp. 201–268.

Copeland E. B. Genera filicum, the genera of ferns. New-York, 1947. 247 p.

Gureyeva I. I., Page C. N. The fern genus *Pteridium* in a trans Euro-Siberian perspective – a morphological synthesis // S. C. Verma, S. P. Khullar, H.K. Cheema (eds). Perspectives in Pteridophytes. Dehradun, India: Bishen Singh Mahendra Pal Singh. 2008. Pp. 243–254.

Page C. N. The ferns of Britain and Ireland. 2-nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 540 p.

Page C. N., Mill R. R. The taxa of Scottish bracken in a European perspective // Botanical Journal of Scotland. 1995. Vol. 47. Pp. 229–247.

Tryon R. M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. No. 505. Pp. 1–70.

СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *MEDICAGO* L. СЕКЦИИ *PLATYCARPAE* В ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

В. А. Калинкина^{1,2}, М. Н. Колдаева¹

¹ Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения РАН,
mnkoldaeva@mail.ru

² Дальневосточный федеральный университет, conf-lf@yandex.ru

В работе проанализирована структура побега четырёх представителей рода люцерны (*Medicago*) секции *Platycarpae*, встречающихся на территории восточной Азии. Установлено преобладание в надземной сфере ортотропного и анизотропного удлиненного моноциклического монокарпического побега. Подземные органы имеют как корневое, так и побеговое происхождение.

Ключевые слова: люцерна, *Medicago*, *Platycarpae*, жизненная форма, побег, особь.

STRUCTURAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF SPECIES OF THE GENUS *MEDICAGO* L. SECTION *PLATYCARPAE* IN EASTERN ASIA

V. A. Kalinkina^{1,2}, M. N. Koldayeva¹

¹ Botanical Garden-Institute Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences,

² Far Eastern Federal University

The biomorphological structure of four representatives of the genus *Medicago* section *Platycarpae*, found in East Asia are present in the article. The predominance of an orthotropic and anisotropic elongated monocyclic monocarpic shoot

in the aboveground sphere was established. Underground organs are of both measles and shoot origin.

Key words: alfalfa, *Medicago*, *Platycarpae*, life form, shoot, individual.

В последние годы в связи с развитием молекулярно-генетических подходов в царстве растений произошел пересмотр границ многих родов. Одной из таких групп является триба *Trifoliaeae* семейства *Fabaceae*, где ряд таксонов до сих пор имеет спорное систематическое положение. Особый интерес в семействе вызывают виды родов *Medicago* L. и *Trigonella* L. и близкие к ним, выделенные Т. И. Васильченко (1979) в комплекс *Medicago-Trigonella*. Этот интерес проявляется не только в поиске родственных связей между таксонами, но и в выяснении морфологической структуры особей, позволяющей на морфологическом уровне идентифицировать виды.

Согласно последним молекулярно-генетическим данным (Steele et al., 2010), секция *Platycarpae* рода *Medicago* включает три вида: *M. platycarpa* (L.) Trautv., *M. ruthenica* (L.) Ledebour, *M. archiducis-nicolai* Sirj. *M. edgeworthii* Sirjaev, ранее входящий в состав секции *Platycarpae*, перенесен в секцию *Lunatea* (Die et al., 2014). Положение еще одного вида, близкого к *M. ruthenica* и относящегося к роду *Melilotoides* – *Melilotoides schischkinii* (Vass.) Soják до настоящего времени не оценено с использованием данного метода. Во флористических сводках и определителях (Васильченко, 1951; Павлова, 1989; World flora online) его считают либо самостоятельным видом, либо синонимом *M. ruthenica*. Мы же, основываясь на своих исследованиях (неопубликованные данные), считаем его самостоятельным, хотя и близким к *M. ruthenica*, видом и, следуя приоритету в названии, рассматриваем его как *Medicago vassilczenkoi* Worosch. (Ворошилов, 1982).

Ареал *M. platycarpa* располагается в Центральной Азии (Средняя Азия, северная Монголия, северный Китай, Россия). В России встречается на территории республик Башкортостан, Бурятия, а также в Читинской области. Заселяет овраги, луга, опушки лесов, поднимается на высоту 1200–2000 м над у.м. (Гроссгейм, 1945; Wei, Vincet, 2010).

M. ruthenica имеет более широкий ареал, распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в степях, на каменистых и щебнистых склонах и высокогорных лугах (Small, Jomphe, 1989; Гроссгейм, 1945; Wei, Vincet, 2010).

M. vassilczenkoi произрастает только на российском Дальнем Востоке: на территории Приморского края, преимущественно на восточном макросклоне южного Сихотэ-Алиня, на скалах и сухих каменистых склонах (Павлова, 1989, 2006), как *Melilotoides schischkinii*. Небольшие удаленные популяции были обнаружены в долине реки Правый Подхаренок в Хабаровском крае (Крюкова, 2013, с. 151), а также в долине р. Буряя на территории Амурской области (Koldaeva et. al., 2021). Вид включен в список растений, нуждающихся в охране (Красная книга ..., 2008).

Территория распространения *M. archiducis-nicolai* – западный Китай, крайняя точка, известная в гербарии (код гербарного образца MW 0740039), зафиксирована в Индии. Высокогорный вид, предпочитает альпийские склоны, долины, луга на высоте (2500–)3000–4000 м над у.м. (Wei, Vincent, 2010).

В литературе (Гроссгейм, 1945; Павлова, 1989; Безделев, Безделева, 2006) приводится, главным образом, описание распространения и внешнего облика особей перечисленных видов, без особой детализации, биоморфологическая характеристика видов не установлена. *M. vassilczenkoi* (как *Turukhania schischkinii*) охарактеризована как «растение ... с толстым корнем и длинными тонкими подземными столонами» (Павлова, 1989) или «многолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой столонообразующий с многоглавым каудексом симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом» (Безделев, Безделева, 2006).

M. ruthenica (как *T. ruthenica*) описана как «растение ... с толстым корнем» (Павлова, 1989), и как «многолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой симподиально нарастающий поликарпик с удлинённым приподнимающимся побегом» (Безделев, Безделева, 2006).

Для *M. archiducis-nicolai* и *M. platycarpa* сведений еще меньше, в литературе упоминается только, что это многолетники (Гроссгейм, 1945; Васильченко, 1979; Wei, Vincent, 2010).

Материал и методы исследования. Анализ жизненной формы *M. platycarpa* и *M. ruthenica* проведен на гербарном материале из фондов Гербария Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI) и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA). Особенности строения особей *M. archiducis-nicolai* изучены с использованием образцов гербариев Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) (<https://plant.depo.msu.ru/module/itemsearchpublic>) и Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (https://www.gbif.org/occurrence/gallery?taxon_key=2965216).

Формирование жизненной формы *M. vassilczenkoi* исследовано на живых растениях в условиях коллекционного участка Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток) и гербаризированном материале. Образы *M. vassilczenkoi* собраны в 2012 г. в естественных условиях произрастания вида на территории национального парка «Зов тигра» (Ольгинский район Приморского края, долина реки Милоградовка (старое название Ванчин), на крутом южном склоне, в разнотравно-осочковом дубняке с кедром корейским).

Детальное исследование живых образцов выполнено с использованием стереомикроскопов Stemi-2000 C и Discovery V8 (Carl Zeiss) в ЦКП НО «Микротехническая лаборатория Ботанического сада-института ДВО РАН».

Выявление структурно-морфологических особенностей и описание жизненных форм проводили по методике И. Г. Серебрякова (1962, 1964), Т. И. Серебряковой (1972) и их учеников (Савиных, 2000). Структура побега

охарактеризована с использованием подхода W. Toll (1964) с дополнениями (Борисова, Попова, 1990).

Результаты и обсуждение. Структура побегов и побегообразование

Все представители секции *Platycarpeae* – травянистые летнезеленые поликарпические растения, основной структурной единицей надземной части которых является удлинённый разветвлённый вегетативно-генеративный моноциклический монокарпический побег открытого типа (рис., табл.).

Годичный побег у видов развивается из почек возобновления, заложенных на многолетних побеговых частях растения – главах каудекса или корневища. В структуре монокарпического побега нами выделены три структурно-функциональные зоны (рис., поз. А). В зависимости от места заложения почек возобновления и длительности их развития в субстрате у видов секции наблюдается формирование нескольких типов побегов. Ортотропный тип побега развивается у особей в случае формирования его из почек, заложенных на главах каудекса на глубине 0,5–1 см, он так же отмечен у проростков и ювенильных растений. Анизотропный побег формируется из почек, заложенных на корневище или на главах каудекса, расположенных глубже 1 см в почве, а также у вегетативных, генеративных и сенильных особей.

Таблица

Морфометрические и биологические параметры представителей секции *Platycarpeae*

Признак / Вид	<i>Medicago vassilczenkoi</i>	<i>Medicago ruthenica</i>	<i>Medicago platycarpa</i>	<i>Medicago archiducis-nicolai</i>
Общее число побегов особи	3–5 (8)	5–15 (22)	10–18 (20)	5–8 (13)
Длина побегов, см	50–60	(13) 35–70 (100)	27–69 (100)	8–20
Расположение побега в пространстве	анизотропный с наклоненной верхушкой	ортотропный	ортотропный	стелющиеся или анизотропный
Длина междоузлий, см	3,5–4,5	2–3 (4)	3–4,2	1–2
Длина доли листа, см	(0,8) 1,7–2	(0,8) 1,3–1,6 (2,8)	(1,4) 2–3	0,6–1,8
Ширина доли листа, см	(0,6) 0,8–1,4	(0,25) 0,4–0,7 (1,4)	(0,8) 1,5–2,5	0,6–1,2
Тип соцветия	зонтиковидная рыхлая кисть	зонтиковидная более или менее плотная кисть	зонтиковидная кисть	зонтиковидная рыхлая кисть

Анализ материала показал, что для особей *M. platycarpa* преобладающим типом побега является ортопропный (рис., поз. Б), для особей *M. archiducis-nicolai* – анизотропный, приподнимающийся (рис., поз. Д) или плагиотропный, стелющийся (рис., поз. Е). Почки возобновления закладываются в пазухах листьев 2–6 нижних укороченных междоузлий годичных по-

бегов, относящихся к зоне возобновления. Зона торможения часто практически не выражена и представлена 1–3 метамерами. Большую часть побега занимает зона обогащения, включающая до 20 метамеров, что приводит к формированию довольно плотного куста.

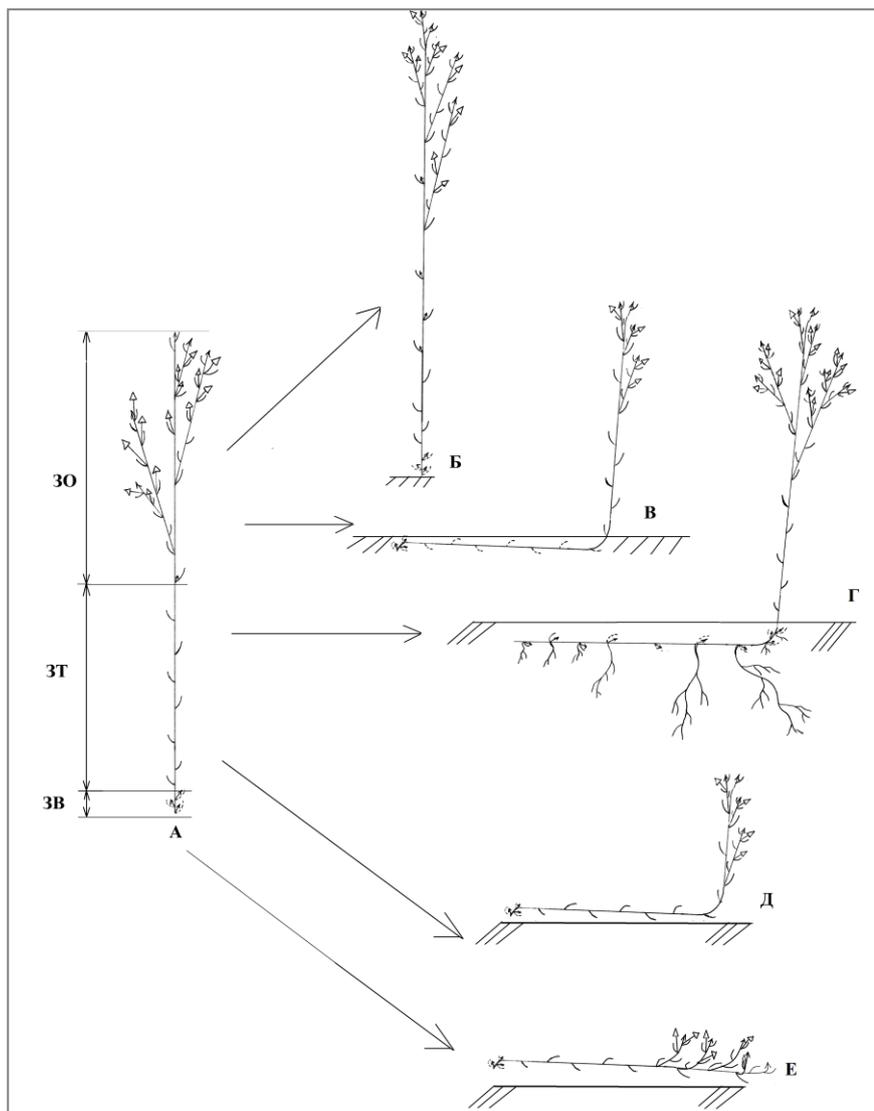


Рис. Схема структурно-функциональных зон побега и типов побега (ТП) видов секции *Platycarpae*:

А – структурно-функциональные зоны побега (ЗВ – зона возобновления, ЗТ – зона торможения, ЗО – зона обогащения); Б – ортотропный ТП без развитых придаточных корней; В – анизотропный ТП без придаточных корней на плагиотропном участке побега (ПУП); Г – анизотропный ТП с развитыми придаточными корнями на ПУП; Д – анизотропный приподнимающийся ТП; Е – стелющийся ТП

Для особей *M. ruthenica* и *M. vassilczenkoi*, начиная с имматурного возрастного состояния, отмечена активная контрактильная деятельность гипокотилия и главного корня, которая приводит к погружению в субстрат почек возобновления, сформировавшихся в пазухах семядольных листьев. Развивающийся из них побег некоторое время растет плагиотропно под землей, а затем переходит к ортотропному росту и выходит на дневную поверхность. Этап

подземного плагиотропного роста побега характерен и для некоторых других представителей сем. Fabaceae. Плагиотропный участок побега (ПУП) этиолированный, с листьями в виде белых пленчатых чешуй. Длина его составляет около $\frac{1}{4}$ общей длины годовичного побега. Развитие гипогеегенного участка побега может идти в двух направлениях.

1) Придаточные корни на всем протяжении гипогеегенного ПУП отсутствуют (рис., В). При выходе побега на дневную поверхность, он продолжает свое развитие как фотофильный, несущий ассимилирующие листья и соцветия. Почка возобновления закладывается в базальной части побега. После завершения вегетации годовичный побег отмирает практически полностью – до зоны возобновления.

2) Подземный ПУП укореняется: тонкие, нитевидные, сильно ветвящиеся придаточные корни развиваются в основании почек возобновления (рис., Г). Достигнув поверхности, верхушечная почка формирует ассимилирующий побег. Придаточные корни, по мере своего развития, втягивают ПУП в почву. Осенью надземные части побегов полностью отмирают, а подземные участки сохраняются и участвуют в формировании симподиального корневища. У взрослых особей *M. vassilczenkoi* длина корневищ может достигать 30 см, при толщине 1 мм, длина придаточных корней – до 20–25 см. У особей *M. ruthenica* длина гипогеегенных корневищ до 7–10 см, при толщине до 4 мм, придаточные корни до 5 см.

Реже, подобным образом развиваются побеги у особей *M. platycarpa* и *M. archiducis-nicolai*, произрастающих в умеренно влажных местообитаниях. Длина их корневищ достигает 5 и 10 см соответственно, толщина – 2–3 мм, придаточные корни 5–10 см длиной.

Для надземной части годовичных побегов представителей секции *Platycarphae* характерно активное ветвление. Этому способствует заложение в пазухах листьев добавочных почек. Длина боковых побегов уменьшается от основания главного побега к верхушке.

Опушение побега *M. platycarpa* варьирует и зависит от экологических условий произрастания особи: в условиях степной зоны побеги опушены короткими прижатыми восками; в лесостепной зоне – опушение, как правило, отсутствует. У *M. ruthenica* и *M. archiducis-nicolai* побеги слабо опушены короткими, у *M. vassilczenkoi* – длинными прижатыми волосками.

Соцветия у видов малоцветковые, зонтиковидные, рыхлые, закладываются в пазухах листьев главного (ближе к верхушке) и боковых побегов.

Как указано выше, ход развития побега определяет его структуру и тип биоморфы особей. Система главного корня сохраняется у представителей секции на протяжении всей жизни особи, однако при развитии только побегов ортотропного типа формируется моноцентрическая биоморфа, характерная для *M. platycarpa* и *M. archiducis-nicolai*, а также ранних возрастных состояний (проростка и ювенильного) и некоторых генеративных особей у *M. ruthenica* и *M. vassilczenkoi*. Развитие гипогеегенных корневищ приводит к трансформации жизненной формы особи. Моноцентрический тип биоморфы,

сменяется явнополицентрическим, реже – неявнополицентрическим. Чаще явнополицентрический тип биоморфы характерен для *M. ruthenica* и *M. vassilczenkoi*, реже отмечен у особей *M. platycarpa* и *M. archiducis-nicolai*. Формирование данного типа биоморфы способствует повышению конкурентной способности особи в пределах фитоценоза и увеличивает степень ее влияния на среду.

Таким образом, для представителей секции вне зависимости от экологических условий характерно развитие системы главного корня и моноциклического монокарапического побега. Изменение моноцентрического типа биоморфы на явнополицентрический происходит в процессе онтогенеза особей в случае формирования плагиотропного ПУП в местах с умеренным увлажнением почвы.

Работа выполнена в рамках тем «Аборигенная и инвазионная флора Восточной Азии: трансформация в условиях возрастающей антропогенной нагрузки на экосистемы» (регистрационный номер 122040800085-4).

Библиографический список

Бездедев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / Под ред. Н. П. Савиных. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 222, 235, 238.

Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.

Васильченко И. Т. Новые виды и секции рода пажитник // Ботанические материалы гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова. 1951. Т. XIV. С. 229–235.

Васильченко Т. И. О систематическом положении родов *Medicago* L. и *Trigonella* L. // Новости систематики высших растений. 1979. Т. 16. С. 130–136.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

Гроссгейм А. А. *Trigonella* L. // Флора СССР. Т. 11. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. С. 102–129.

Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток: АВК «Апельсин», 2008. 688 с.

Павлова Н. С. Сем. Бобовые – Fabaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л.: Наука, Ленингр. отд-е, 1989. С. 319–320.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

Die H., Li F., Sun Y., Li X., Yan J., Li J. Systematic positions of *Medicago edgeworthii* and *M. archidus-nicolai* (Leguminosae) inferred from plastid *trnK/matK*, nuclear *Ga30X1* and ITS sequences // Pak. J. Bot.. 2014. Vol. 46. No. 3. Pp. 775–778.

Koldaeva M. N., Kalinkina V. A., Darman G. F. The first record of *Melilotoides schischkinii* (Fabaceae) from Amur Region, Russia // Botanica Pacifica. A journal of plant science conservation. 2021. doi: 10.17581/bp.2021.10104

Small E., Jomphe M. A Synopsis of the Genus *Medicago* (Leguminosae) // Can J Bot. 1989. Vol. 67. No. 11. Pp. 3260–3294. doi: 10.1139/b89-405

Steele K. P., Ickert-Bond S. M., Zarre S., Wojciechowski M. F. Phylogeny and character evolution in *Medicago* (Leguminosae): Evidence from analyses of plastid *trnK/matK* and nuclear *GA3ox1* sequences // American Journal of Botany. 2010. Vol. 97. No. 7. Pp. 1142–1155.

Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. I. Jena, 1964. 615 p.

Wei Z., Vincent M. A. Tribe *Trifolieae*. Flora of China. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2010. Pp. 547–559.

World flora online. Режим доступа: <http://www.worldfloraonline.org/> (Дата обращения: 29.10.2021).

МАЛЫЙ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ МОНОКАРПИЧЕСКИХ ПОБЕГОВ *PRUNELLA VULGARIS* L.

И. Н. Барсукова

*Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова,
saphronovairina@mail.ru*

Описаны особенности развития монокарпических побегов *Prunella vulgaris* L.: дициклического среднерозеточного и озимого моноциклического полурозеточного. В своем развитии они проходят пять фаз: почки, вегетативно-го ассимилирующего побега, бутонизации, цветения, плодоношения.

Ключевые слова: монокарпический побег, дициклический среднерозеточный побег, озимый моноциклический полурозеточный побег.

A MINOR LIFE CYCLE OF MONOCARPIC SHOOTS *PRUNELLA VULGARIS* L.

I. N. Barsukova

Khakas State University named after N. F. Katanov

The features of the development of monocarpic shoots of *Prunella vulgaris* L. are described: dicyclic medium rosette and winter monocyclic semirosette. In their development, they go through 5 phases: buds, vegetative assimilating shoot, budding, flowering, fruiting.

Keywords: monocarpic shoot, dicyclic mid-rosette shoot, winter monocyclic semi-rosette shoot.

Одна из важнейших задач биоморфологии – изучение побегообразования и структуры побегов. По мнению И. Г. Серебрякова (1959), основной единицей побеговой системы травянистых растений выступает монокарпический побег, нарастающий моноподиально в течение одного или нескольких лет. После плодоношения побег отмирает до базальной части, на которой

располагаются органы возобновления. Поликарпические травянистые растения представляют собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических побегов разных порядков. В связи с этим изучение цикла их развития необходимо для правильного морфологического анализа структуры многолетних растений.

Prunella vulgaris L. – черноголовка обыкновенная, единственный и широко распространенный в Республике Хакасия представитель рода *Prunella* L. На территории исследования вид играет роль ассектатора, отсутствует в плотно сомкнутых лесных ценозах, в засушливых условиях, редок в болотистых местностях. Предпочитает сухолуговое и влажнолуговое увлажнение. Произрастает на песчаных и суглинистых почвах. Успешное приспособление особей к различным условиям обитания обусловлено биологией вида.

Цель работы – описание особенностей развития монокарпических побегов *P. vulgaris*. Изучение малого жизненного цикла монокарпических побегов особей зрелого генеративного состояния проводили по методике И. Г. Серебрякова (1947, 1954).

На территории Республики Хакасия у *P. vulgaris* наиболее часто формируется длиннокорневищная жизненная форма. Она встречается в условиях суходольных настоящих и лесных лугов лесного пояса растительности на суглинистых почвах. Подземные органы представлены симподиально нарастающим эпигеогенным корневищем (Барсукова, Черемушкина, 2014). Структурной единицей побеговой системы *P. vulgaris* выступают дициклический среднерозеточный и озимый моноциклический полурозеточный монокарпические побеги. В своем развитии они проходят несколько фаз: почки, вегетативного ассимилирующего побега, бутонизации, цветения и плодоношения.

Малый жизненный цикл дициклического среднерозеточного побега длится 26 месяцев (Черемушкина, Барсукова, 2020).

Фаза почки. Продолжительность – 8 месяцев. Заложение дициклических среднерозеточных побегов происходит во второй–третьей декаде июля в верхней или нижней, реже в средней частях зоны возобновления дициклического побега предыдущего порядка. Открытая почка в конце августа достигает 1 мм длины и включает 3 зеленых листовых зачатка с почками в первом из них. Вегетативная сфера будущего побега сформирована частично, генеративная отсутствует. В холодное время года деятельность конуса нарастания прерывается.

Фаза вегетативного ассимилирующего побега. Продолжительность – 12 месяцев. В середине марта верхушечная почка дициклического среднерозеточного побега трогается в рост и отчленяет одну пару ассимилирующих листьев, в пазухах которых заложены почки. К третьей декаде мая – первой декаде июня у дициклических побегов хорошо заметен участок удлиненных метамеров с придаточными корнями, состоящий из 3–7 узлов и 2–6 пар зеленых листьев (первая пара листьев отмирает в мае). Емкость терминальной почки – 2 листовых зачатка. К середине – концу июля на дициклических побегах появляется розеточная часть, и закладываются побеги следующих по-

рядков. На розеточной части разворачиваются 4–7 пар листьев осенней генерации. Таким образом, апогеотропная и ортотропная части дициклических побегов несут листья обеих генераций. В начале сентября побег полегает, укореняется и входит в состав симподиального эпигеогенного корневища.

Фаза бутонизации, цветения и плодоношения. Продолжительность – 6 месяцев. В середине марта следующего года у дициклического побега сформирована генеративная сфера и развернуты 5–8-ой зеленые листья, что происходит в результате быстрого дозакладывания 2–3 листовых зачатков в розеточной части побега. К третьей декаде мая – первой декаде июня, ортотропная часть побега вытягивается, на ней разворачиваются 2–3 пары листьев с почками, появляются бутоны. Созревание семян начинается в середине-конце июля. В третьей декаде августа – первой декаде сентября ортотропная часть побега отмирает.

Малый жизненный цикл озимого моноциклического полурозеточного побега длится около 14 месяцев (Черемушкина, Барсукова, 2020).

Фаза почки. Продолжительность – 2 месяца. Заложение озимых моноциклических полурозеточных побегов происходит одновременно с заложением дициклических побегов в верхней или средней, реже нижней частях зоны возобновления дициклических побегов предыдущего порядка.

Фаза вегетативного ассимилирующего побега. Продолжительность – 6 месяцев. К середине сентября почки озимых моноциклических побегов трогаются в рост, раскрывается первая пара зеленых листьев. Емкость верхушечной почки – 3 листовых зачатка, в пазухах первого зачатка различимы почки. Генеративная сфера к концу осени не сформирована.

Фаза бутонизации, цветения и плодоношения. Продолжительность – 6 месяцев. Весной второго года (середина марта) закладываются соцветия. К концу весны на базальной части озимых моноциклических полурозеточных побегов развиты метамеры со сближенными узлами с почками и придаточные корни. В конце июня–начале июля моноциклические побеги формируют ортотропную удлиненную часть, укореняются и зацветают. Почки базальной части увеличиваются в размерах до 3 листовых зачатков. После отмирания надземной части озимых побегов к концу лета, из живых почек базальной части образуются моно- и дициклические побеги возобновления.

Отдельные этапы работы выполнены при поддержке гранта Российского научного фонда № 22-17-20012 <https://rscf.ru/project/22-17-20012/> при паритетной финансовой поддержке Правительства Республики Хакасия.

Библиографический список

Барсукова И. Н., Черемушкина В. А. Онтогенез и жизненная форма *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Республике Хакасия // Растит. ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 3. С. 347–359.

Серебряков И. Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестник МГУ. Серия Биология. 1947. Вып. 6. С. 75–108.

Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. зап. Моск. гор. пед. института им. В. П. Потемкина. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 3–20.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. 1959. Т. 100. Вып.5. С. 3–38.

Черемушкина В. А., Барсукова И. Н. Ритм сезонного развития и малый жизненный цикл *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в Хакасии // Журн. Сибирского федерального ун-та. Биология. 2020. Т. 13. № 1. С. 94–108. doi: 10.17516/1997-1389-0295

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ ЛАНДЫША МАЙСКОГО В СОСНЯКАХ ЗЕЛЕНОМОШНЫХ

Е. Э. Душина, Н. П. Савиных

Вятский государственный университет, savva_09@mail.ru

В работе представлены результаты исследования побегообразования ландыша майского (*Convallaria majalis* L.) с учетом структурной организации и ритма развития. Сделано предположение о возможности наличия продленного покоя в развитии особей этого вида.

Ключевые слова: *Convallaria majalis*, побегообразование, продлённый покой.

FEATURES OF SHOOT FORMATION OF *CONVALLARIA MAJALIS* IN GREEN-MOSS PINE FORESTS

E. E. Dushina, N. P. Savinykh

Vyatka State University

This article presents the results of a study of shoot formation of *Convallaria majalis* L., taking into account the structural organization and rhythm of development. It is suggested that there may be an extended dormancy in the development of individuals of this species.

Key words: *Convallaria majalis*, shoot formation, prolonged rest.

Многие виды, согласно своим эколого-ценотическим особенностям, существуют в разных растительных сообществах, в том числе вне пределов естественных природных зон. Среди них – ландыш майский (*Convallaria majalis* L.). Типичный неморальный вид, он широко представлен в сосняках подзоны южной тайги за пределами своего сплошного ареала. В Кировской области встречается в сосняках ландышевых, лишайниковых и зеленомошных. Как ценное лекарственное и редкое растение, занесен в Красные книги многих областей и республик России. В Кировской области ландыш майский включен в Приложение Красной книги как редкий и уязвимый вид, нуждающийся на территории региона в постоянном контроле и наблюдении (Красная книга..., 2014).

C. majalis – многолетнее травянистое растение, летне-зеленый явнополицентрический вегетативно-подвижный поликарпик с нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией. В природе существует в виде сложного индивида, представленного в надземной части в зависимости от условий экотопа отдельными моноподиально нарастающими парциальными побегами и кустами, образующимися на их основе; они связаны в почве длинными гипо-эпигеогенными геофильными участками. Раметы образуются в результате морфологической дезинтеграции сложного индивида. Совокупность таких рамет называют (Злобин, 2009) клон-поле. Клоновый характер ценопопуляций вегетативно-подвижных видов, в том числе *C. majalis*, позволяет виду дольше удерживаться в фитоценозах в ходе их сукцессионных смен.

Ранее нами (Душина, Савиных, 2022) описано существование *C. majalis* в виде компактных клонов из простых и сложных индивидов в сосняках ландышевых. Первые наблюдения за ландышем майским в сосняках зеленомошных показали, что в этих лесах сложные индивиды имеют иное строение. Поэтому цель исследования – изучение биоморфологии особей *C. majalis* в сосняках зеленомошных для сравнительного анализа особенностей структурной организации и оценки состояния вида в широколиственных лесах, других типах сосняков в пределах северного сегмента ареала. Для этого определены задачи: 1) изучить строение отдельных особей *C. majalis* в сосняках зеленомошных; 2) оценить их с позиций целостности растения; 3) выяснить особенности структурной организации и развития особей в связи с составом фитоценоза.

Исследование проводили в сентябре 2021 г. в сосняке зеленомошном с брусникой в 54 квартале Медведского бора (Нолинский район, Кировская область). Изучали структуру растений на наиболее типичных площадках (20x20 м) после полного первоначального обзора всего сообщества. Здесь выполнены полные геоботанические описания согласно традиционным методикам (Ипатов, 2008), отмечены особенности подроста, определены эколого-ценотические группы видов подлеска и травяно-кустарничкового яруса (Смирнова и др., 2004; Смирнов и др., 2006). Для выявления структурной организации особей на пробных площадях были выбраны и описаны особи типичного строения. Детальное изучение модельных растений проводили в лаборатории при помощи стереоскопического микроскопа «МСП–1 Вариант 22» со встроенной линейкой. У особей выясняли площадь, измеряли длину и ширину корневища, определяли их возраст (по числу годовых приростов), состав, длину и ширину боковых и апикальной почек; определяли наличие цветения (по остаткам оси соцветий). Строение особи оценивали с позиций морфологической и физиологической целостности. Структуру сложного индивида – согласно фазам в развитии моноподиально нарастающих олигокарпических побегов и зон в их строении (Савиных, 2006).

Результаты исследования. Состав сообщества. Сомкнутость крон – 0,6; формула древостоя – 10С. Средняя высота деревьев – 22 м. В подросте

отмечены боровой (далее – Pn) вид *Pinus sylvestris* L. и бореальные (далее – Br) виды: *Picea abies* (L.) H. Karst., *Betula pendula* Roth. Жизненность подроста хорошая, возобновление – семенное. Высота подроста *P. sylvestris* не более 50 см. В подлеске присутствует Pn – *Juniperus communis* L. и *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klask, Br – *Sorbus aucuparia* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 10 %, в его составе отмечены Br – *Vaccinium myrtillus* L., *Rubus saxatilis* L., *Melampyrum sylvaticum* L., *Orthilia secunda* (L.) House, Pn – *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, и неморальный вид (далее – Nm) – *C. majalis*. Из мхов присутствуют *Dicranum polysetum* Sw. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Степень покрытия почвы мхами – 60 %. Таким образом, несмотря на формулу древостоя (10С), в этом типе сообщества отмечены бореальные виды во всех ярусах, что свидетельствует о переходе сосняка на следующую стадию сукцессии в направлении смены его на зональные елово-сосновые, сосново-еловые и еловые леса. В результате в сообществе сформировались условия уже не оптимальные, но, по-видимому, достаточные для существования *C. majalis*.

Строение особей. Структурный элемент ландыша майского – универсальный модуль – длительно нарастающая моноподиально ось с удлинённым гипогенным по происхождению проксимальным и розеточным дистальным эпигенным участками, аналогичная олигокарпическим побегам трав. В отличие от последних, эти оси развиваются из спящих почек с разным периодом покоя, расположенных на геофильных участках. Такие почки функционально аналогичны почкам, из которых развиваются побеги формирования у кустарников (терм: Мазуренко, Хохряков, 1977), поэтому условно мы называем их «почками возобновления осей». Апикальная меристема осей никогда не преобразуется в цветок; соцветия – простые кисти, всегда пазушные; поэтому модель побегообразования ландыша симподиальная полурозеточная вариант верхнерозеточная (Актуальные проблемы..., 2012). В развитии осей учитывали фазы и их длительность: почка; геофильного побега (промежуточная по И. Г. Серебрякову, 1959); вегетативная; скрытогенеративная (период от заложения соцветия с осени до цветения следующей весной); вегетативно-генеративная (с формированием боковых соцветий при перерывах в цветении); постгенеративного ассимилирующего побега (формирование вегетативных приростов в последние годы моноподиального нарастания оси); вторичной деятельности (существование в виде подземных гипо-эпигенных корневищ без образования метамеров надземных участков).

В развитии оси ландыша майского различаются почки: инициальные – обычно спящие (боковые) на корневищах; почки возобновления осей, обеспечивающие рассеянное ветвление сложных индивидов, и почки регулярного возобновления оси на верхушках, обеспечивающие моноподиальное нарастание. Последние, промежуточные по положению на оси (терм.: Комарова, 1989), по строению в зависимости от наличия соцветия в их составе могут быть вегетативными или вегетативно-генеративными. Поэтому один и тот же

апекс оси в ходе её развития последовательно входит в состав разных почек: инициальная – почка возобновления оси (спящая) – почка регулярного возобновления геофильной оси – почка регулярного возобновления надземного участка.

В отличие от компактных клонов в сосняках ландышевых (Душина, Савиных, 2022), в сосняках зеленомошных ландыш существует в виде диффузных клонов из сложных индивидов площадью от 1,5 до 3 м². Общая длина всех геофильных участков особи достигает 4 м. Надземная часть представлена четырьмя вариантами парциальных образований: вегетативными с одним или двумя листьями срединной формации на последнем годовом приросте и вегетативно-генеративными обычно с двумя листьями; в почве они связаны длинными гипо-эпигеогенными корневищами со спящими почками (рис., поз. А, Б). Кроме их в составе сложного индивида есть внутригрунтовые оси без надземных участков, которые аналогичны гипогеогенным корневищам (ось в промежуточной фазе развития), многолетние и образованы несколькими годовыми приростами (рис., поз. В, Е). Есть в составе сложного индивида оси с преимущественно короткими междоузлиями без гипогеогенных частей. Одни из них находятся в почве, у других формируются многочисленные вегетативные приросты надземной части – ось в течение длительного времени находится в вегетативной фазе без перехода к цветению (рис., поз. Д). Возможно, это – резервные побеги возобновления или структуры, аналогичные опадущим древесным растениям.

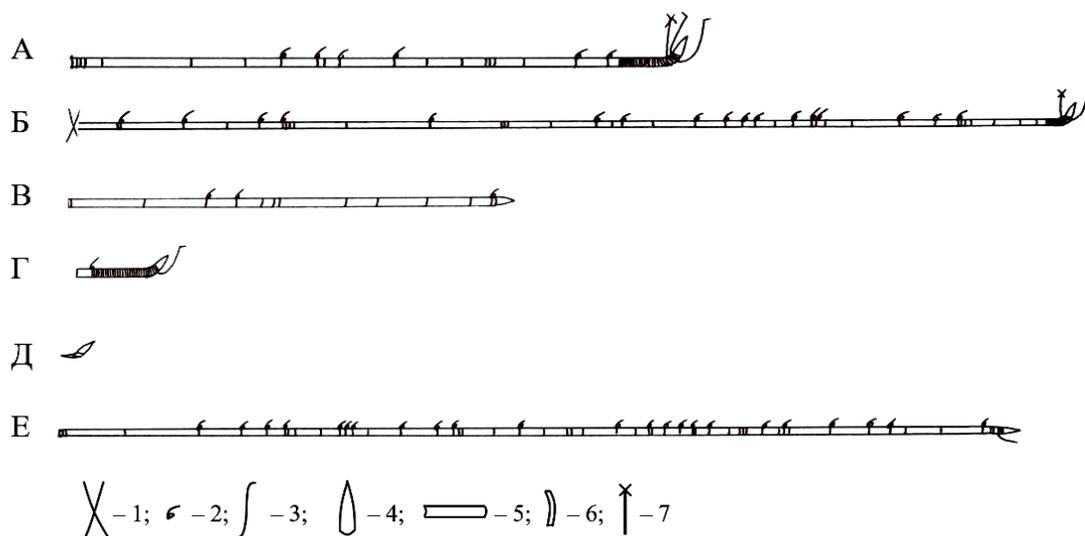


Рис. Разнообразие осей *Convallaria majalis*:

Б – исходная ось; А, В–Е – боковые оси; 1 – отмирание побега; 2 – боковая почка с чешуевидным листом; 3 – ассимилирующий лист; 4 – верхушечная почка; 5 – длинное междоузлие; 6 – короткое междоузлие; 7 – отмершее соцветие

Обращает внимание разная длина междоузлий геофильных частей осей. По этому признаку отчетливо выделяются оси с преимущественно длинными междоузлиями, короткие образуются лишь на границах годовых приростов

(рис., поз. А), а также с чередующимися длинными и короткими междоузлиями (рис., поз. Б). На дистальном конце оси в надземной части располагается участок корневища эпигеогенного происхождения. Эти оси находятся в вегетативно-генеративной фазе развития. Но вторая ось в отличие от первой, очевидно, в течение длительного времени находилась в промежуточной фазе. Подтверждает это предположение наличие длинных геофильных внутригрунтовых осей с вегетативными промежуточными почками (рис., поз. Е, В).

Эта стадия представляет промежуточную фазу развития оси и может продолжаться без выхода на поверхность и образования надземной части более 10 лет. Кроме того, обычен перерыв в цветении, формирование разного числа листьев в надземной части парциальных образований. По-видимому, это связано с особенностями условий в сосняках зеленомошных: низкой степенью освещенности в течение всего вегетационного сезона (отсутствие первого светового максимума в местах типичного произрастания ландыша в широколиственных лесах), из-за развитого подроста ели и березы, наличия бореальных кустарников.

Сосняки зеленомошные в Медведском бору представляют собой стадию преобразования сосняков травяных и лишайниково-зеленомошных в бореальные типы лесов, вплоть до типичных ельников. Очевидно, ландыш майский в этих местах существует как «память о прошлых ландышевых борах». Но условия здесь не оптимальны для этого вида, скорее – в пределах крайних значений зоны толерантности, особенно по освещенности. Поэтому *C. majalis*, как и многие растения из лугово-степной эколого-ценотической группы (Пичугина, 2007; Шишкина, Савиных, 2013), существует в сосняках зеленомошных в стратегии специализированного пациента. Эта стратегия обеспечивается не только перерывами в цветении как у растений с моноподиально нарастающими побегами, но и длительным периодом покоя с формированием долго нарастающих и живущих геофильных частей без выхода оси на поверхность.

Хочется назвать это явление в жизни ландыша майского продленным покоем в смысле Р. Lesica и В. М. Steele (1994), когда у многолетних травянистых растений с наступлением сезона вегетации не развиваются надземные побеги, а подземные органы сохраняются живым. Но пока мы фиксируем это лишь для счетной единицы (одного парциального образования) *C. majalis*. Хотя при изучении большего числа сложных индивидов ландыша и реконструкции развития осей и особей по годам, возможно, выявление моментов, когда и все растение не имеет надземных побегов. Тогда лишь можно будет с уверенностью отмечать, что это настоящий продленный покой, и *C. majalis* может быть в определенные периоды жизни такой же «спящей красавицей» (Жмылев и др., 2018) как и другие растения с подобным ритмом развития.

Библиографический список

Актуальные проблемы современной биоморфологии / под ред. Н. П. Савиных. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. 610 с.

Душина Е. Э., Савиных Н. П. Структура особей ландыша майского в сосняках ландышевых // Общество. Наука. Инновации (НПК-2022): материалы XXII Всерос. науч.-практ. конф. Киров: Вятский государственный университет, 2022. С. 14–20.

Жмылев П. Ю., Татаренко И. В., Вахрамеева М. Г., Воронина Е. Ю., Лазарева Г. А., Прохоров В. П. «Спящие красавицы»: краткий обзор продленного покоя у растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2018. С. 41–53.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений. Сумы, 2009. 263 с.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза: методические рекомендации. СПб.: СпбГУ, 1998. 93 с.

Комарова Т. А. Внутривидовое и межвидовое развитие побега как единый процесс: автореф дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.

Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / под ред. О. Г. Барановой и др. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: «Наука», 1977. 160 с.

Пичугина Е. В. Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanooides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenarius* L. на северо-востоке европейской России в связи с их сохранением: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 18 с.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: ВятГГУ, 2006. 324 с.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина, 1959. С. 3–37.

Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2006. С. 36–47.

Смирнова О. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. С. 165–175.

Шишкина Н. И., Савиных Н. П. Основные тенденции в адаптациях степных многолетних трав к существованию на границах их ареалов // Экология родного края: проблемы и пути их решения: материалы XII всерос. науч.-практ. конф.-выст. экол. проектов с междунар. участием (12–15 апреля 2017 г.). Киров, 2013. С. 44–47.

Lesica P., Steele B. M. Prolonged dormancy in vascular plants and implications for monitoring studies // Nat. Areas J. 1994. Vol. 14. Pp. 209–212.

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ ОСОБЕЙ *PRUNELLA VULGARIS* L. СТЕРЖНЕ-КИСТЕКОРНЕВОЙ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ *EX SITU*

И. Н. Барсукова

*Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
saphronovairina@mail.ru*

Установлено, что в интродукционном эксперименте *Prunella vulgaris* L. – стержне-кистекорневой двулетний монокарпик или малолетний поликарпик с дициклическими среднерозеточными и полурозеточными монокарпическими побегами. Онтогенез семенных особей простой, неполный, как правило, партикуляция отсутствует.

Ключевые слова: побегообразование, жизненная форма, онтогенез, интродукция.

SHOOT FORMATION OF STICK-ROOT LIFE FORM *EX SITU* OF *PRUNELLA VULGARIS* L.

I. N. Barsukova

*Khakas State University named after N. F. Katanov,
Central Siberian Botanical Garden SB RAS*

It has been established that in the introduction experiment *Prunella vulgaris* L. is a tap-rooted biennial monocarpic or juvenile polycarpic with dicyclic medium rosette and semi-rosette monocarpic shoots. The ontogeny of seed individuals is simple, incomplete, as a rule, there is no particulation.

Keywords: shoot formation, life form, ontogeny, introduction.

Prunella vulgaris L. – черноголовка обыкновенная – распространена на территории Республики Хакасия. Произрастает в полосе предгорий и низкогорий; на лесных опушках, в зарослях кустарников, на влажных лугах и полянах, по берегам озер, на прирусловых галечниках, вдоль лесных дорог (Борисова, 1954). Вид обладает ценными лекарственными свойствами: противовирусными и противоопухолевыми, проявляет противосудорожное и противовоспалительное действия. В естественных условиях обитания *P. vulgaris* формирует длиннокорневищную и кистекорневую жизненные формы (Барсукова, Черемушкина, 2014) и отличается малой продуктивностью. В связи с этим изучение ее биологии в условиях интродукции становится актуальным.

Интродукционные наблюдения за *P. vulgaris* осуществляли в Курагинском районе Красноярского края. И. Г. Серебряков (1964) считал, что при интродукции растений за пределами их естественного обитания изменения жизненных форм (а, как следствие, и онтогенеза) наблюдаются в еще большей степени. Перенос объекта исследования в условия культуры проводили семенным путем. Семенной материал был собран в разных растительных сообществах Республики Хакасия, однако, несмотря на его разнородность, наблюдения показали, что в эксперименте развитие особей сходно. *Ex situ* *P. vulgaris* образует только *стержне-кистекорневую жизненную форму*. По мнению В. Н. Голубева (1962), такая биоморфа морфогенетически является переходной от стержнекорневой к кистекорневой, поэтому растения характеризуются наличием главного корня и придаточных корней, формирующихся на корневище.

Побеговая система взрослых особей образована моно- и дициклическими монокарпическими побегами с полным и неполным циклом развития. Главное соцветие, так же как и в природе, – открытый брактеозный тирс, состоящий из большего числа дихазиев (до 13). Для генеративных побегов всех

типов характерна синфлоресценция – закрытая кисть из тирсов, образованная главным и парциальными соцветиями и паракладиями.

При осеннем посеве (первая декада ноября) проростки появляются через 7–8 месяцев (начало мая), при весеннем (третья декада апреля – первая декада мая) – через 3–4 недели (в третьей декаде мая – первой декаде июня). Прорастание семян надземное. Проростки – это однопобеговые растения с 2 семядольными листьями почковидной формы на длинных черешках. Гипокотиль короткий. Корневая система представлена главным корнем с отходящими от него боковыми корнями I порядка. В состоянии проростка растение находится 7–15 дней.

У ювенильных особей рост первичного побега продолжается. Он розеточный и, как правило, состоит из одного метамера, несущего супротивно расположенные простые, цельные ассимилирующие листья на длинных черешках. Форма листовой пластинки яйцевидная, край листа слегка волнистый. Семядольные листья сохраняются. В их пазухах, а также в пазухах настоящих листьев заложены боковые почки. Корневая система состоит из главного и 2–15 боковых корней I порядка. Иногда уже к концу этого онтогенетического состояния на гипокотиле начинают формироваться придаточные корни. Продолжительность состояния – около 14–16 дней.

В имматурном онтогенетическом состоянии розеточный побег продолжает нарастать моноподиально. На нем разворачивается еще 1–2 пары длинночерешковых яйцевидных листьев, в пазухах которых заложены открытые почки. Семядольные листья сохраняются. В этом состоянии начинается ветвление материнского побега. Трогаются в рост почки, заложены в пазухах семядольных листьев. Боковые побеги несут одну пару листьев и верхушечную почку. Корневая система смешанная и представлена главным корнем, боковыми корнями I–III порядков и небольшим числом придаточных корней, отходящих от гипокотиля. Продолжительность состояния – 6–7 дней.

В этот же вегетационный сезон растения переходят в виргинильное онтогенетическое состояние. Материнский розеточный побег нарастает моноподиально.

По нашим наблюдениям на дальнейшую смену и продолжительность онтогенетических состояний оказывают влияние время посева и появления всходов, а также погодные условия вегетационного сезона. Установлено, что у особей возможны два варианта онтогенеза.

1 вариант. При осеннем посеве и благоприятных условиях (устойчивые высокие среднесуточные температуры воздуха (20–25°C) и отсутствие их резких колебаний, достаточное увлажнение) третьей декады апреля–первой декады июня у тех особей *P. vulgaris*, которые появились раньше других, прегенеративный период сокращается, и они зацветают в первый год жизни. У особей последовательно сменяются состояния: виргинильное – скрытогенеративное – молодое генеративное – зрелое генеративное.

В виргинильном состоянии на побеге I порядка разворачивается еще 3–4 пары яйцевидных листьев на длинных черешках. В их пазухах закладываются

ются открытые почки. Боковые почки, заложенные в течение ювенильного и имматурного состояний, трогаются в рост. Судьба побегов II порядка различна. Так, в базальной области розеточного главного побега разворачиваются вегетативные розеточные, иногда верхнерозеточные побеги, они состоят из 4–5 метамеров с пазушными почками. Побеги, развернувшиеся в средней области, удлиненные, состоят из 3–4 метамеров, верхушечные почки вегетативные.

Часто у особей, зацветающих в первый год развития, можно выделить скрытогенеративное состояние (g_0). Причем растения по морфологическим признакам сходны с виргинильными, но терминальная почка главного побега и удлиненных боковых побегов II порядка имеет сформированную генеративную сферу. Иногда уже в этом состоянии начинается ветвление розеточных и верхнерозеточных побегов II порядка. В этом состоянии отмирают семядольные и первая пара настоящих листьев. Число придаточных корней возрастает до 30–40 шт., они отходят от узлов и междоузлий главного и боковых побегов II порядка, расположенных в базальной части главного побега. Корневая система смешанная. Общая продолжительность виргинильного и скрытогенеративного состояний от 14 до 25 дней.

Особи, в первый год развития, перешедшие в молодое генеративное онтогенетическое состояние, зацветают. Несколько верхних метамеров главного побега удлиняются. Он становится полурозеточным и состоит из розеточной (3–5 метамеров) и удлиненной (2–4 метамера) частей. Удлиненные боковые побеги II порядка вытягиваются, на них разворачиваются еще 1–2 пары листьев, они зацветают. Из силлептических почек на ортотропных удлиненных частях главного генеративного моноциклического полурозеточного и моноциклических удлиненных побегов II порядка образуются побеги обогащения, которые погибают одновременно с отмиранием надземной части побегов осенью. В нескольких базальных метамерах моноциклических удлиненных генеративных побегов раскрываются почки. Развертываются моноциклические удлиненные генеративные, а также розеточные и верхнерозеточные вегетативные побеги III порядка с пазушными почками, которые также иногда раскрываются с образованием вегетативных побегов IV порядка. Осенью надземная часть моноциклических удлиненных побегов II и III порядка отмирает до базальной части, а жизнеспособные вегетативные побеги III–IV порядка с пазушными почками зацветают весной следующего года.

Одновременно с цветением особей продолжают развитие вегетативные розеточные и верхнерозеточные побеги II порядка. Число метамеров на них увеличивается до 7–8. Пазушные почки, заложенные в области базальных и средних метамеров, обычно все трогаются в рост. Формируются вегетативные розеточные, верхнерозеточные и/или удлиненные побеги III порядка. Они состоят из 2–5 метамеров с пазушными почками. Верхнерозеточные побеги, как правило, располагаются в базальных метамерах побегов II порядка, а розеточные и удлиненные – в средних. К концу вегетационного периода разворачиваются розеточные и/или удлиненные побеги IV порядка, у отдельных особей можно наблюдать появление побегов V порядка. Пазушные почки, зало-

женные в верхних метамерах боковых побегов всех порядков, в этом онтогенетическом состоянии не разворачиваются. Иногда могут становиться спящими почки, заложенные в базальных и средних частях боковых побегов II–III порядков.

Таким образом, в молодом генеративном состоянии особи *P. vulgaris* представляют собой компактный куст, состоящий из моноциклического полурозеточного генеративного побега, 4–8 моноциклических удлинённых генеративных, а также 115–190 розеточных, верхнерозеточных и/или удлинённых вегетативных побегов. В этом онтогенетическом состоянии у побегов I и II порядков происходит постепенное отмирание листьев, начиная с нижних метамеров. Число придаточных корней может составлять более 400 шт. Главный корень сохраняется. Боковые корни – I–IV порядков. Осенью за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней базальная часть главного моноциклического полурозеточного генеративного, розеточных и верхнерозеточных вегетативных побегов II порядка втягивается в почву.

Весной второго года жизни особи *P. vulgaris* переходят в зрелое генеративное состояние. Верхушечные почки боковых побегов II–IV порядков раскрываются с образованием ортотропных годичных удлинённых побегов. Часто побеги IV порядка остаются в вегетативном состоянии, выполняют фотосинтезирующую функцию и, к осени, погибают. Розеточные и/или удлинённые побеги V порядка – побеги с неполным циклом развития.

Одновременно с формированием ортотропных удлинённых частей генеративных побегов трогаются в рост пазушные почки верхних метамеров, неразвернувшиеся на боковых побегах в течение молодого генеративного состояния. Они дают начало розеточным и удлинённым вегетативным побегам с неполным циклом развития (в дальнейшем не переходят к цветению), а иногда и моноциклическим удлинённым генеративным побегам. Таким образом, взрослая особь в среднем состоит из 10–30 дициклических полурозеточных и 7–15 среднерозеточных генеративных, 22–40 озимых моноциклических удлинённых и полурозеточных генеративных и моноциклических удлинённых генеративных побегов, а также 86–155 розеточных и/или удлинённых вегетативных побегов с неполным циклом развития.

2 вариант. В случае осеннего посева (при неблагоприятных условиях весеннего сезона следующего года), а также весеннего посева у особей *P. vulgaris* длительность прегенеративного периода увеличивается, цветение наступает только на второй год жизни. У них отмечается пропуск молодого генеративного состояния: особи виргинильного состояния переходят в зрелое генеративное.

В связи с тем, что продолжительность виргинильного состояния в этом варианте увеличивается, в течение вегетационного периода на главном розеточном побеге разворачивается еще 6–8 пар листьев. В их пазухах заложены открытые почки. В течение вегетационного периода наблюдается ветвление побегов до IV порядка, образуется компактный куст, в среднем из 160–230 вегетативных удлинённых, верхнерозеточных и/или розеточных побегов. В

этом онтогенетическом состоянии на протяжении всего вегетационного периода у побегов I и II порядков происходит постепенное отмирание листьев, начиная с нижних метамеров. Корневая система смешанная и состоит из главного корня и боковых корней I–IV порядков, а также придаточных корней, отходящих от узлов и междоузлий побегов I–III порядков. К концу вегетационного сезона за счет контрактильной деятельности главного и придаточных корней базальная часть вегетативных розеточных, главного и боковых побегов II порядка втягивается в почву.

Весной второго года жизни особи *P. vulgaris* переходят в зрелое генеративное состояние и представляют собой компактные кусты.

Верхушечные почки монокарпического материнского розеточного побега, боковых розеточных, верхнерозеточных и удлинённых побегов II, III порядков раскрываются. Развертываются ортотропные годичные удлинённые побеги. Побеги III порядка, расположенные на побегах II порядка, находящихся в средней части главного побега, а также розеточные и/или удлинённые побеги IV порядка часто остаются в вегетативном состоянии, выполняют фотосинтезирующую функцию и к осени погибают. Однако иногда терминальные почки побегов IV порядка могут трогаться в рост и образовывать ортотропную удлинённую генеративную часть с побегами обогащения. Одновременно с формированием ортотропных удлинённых частей генеративных побегов трогаются в рост боковые почки верхних метамеров, не развернувшиеся на главном и боковых побегах в виргинильном состоянии. Они дают начало розеточным и удлинённым вегетативным побегам с неполным циклом развития, а иногда и моноциклическим удлинённым генеративным побегам.

Таким образом, у особей *P. vulgaris* в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии в среднем формируются 10–33 дициклических полурозеточных и 7–15 среднерозеточных генеративных, 25–40 озимых моноциклических удлинённых и полурозеточных генеративных и моноциклических удлинённых генеративных побегов, а также 150–190 розеточных, верхнерозеточных и/или удлинённых вегетативных побегов с неполным циклом развития.

Как правило, до третьего сезона растения не доживают.

В некоторых случаях в августе, к концу зрелого онтогенетического состояния, часть спящих почек в базальной и средней частях побегов II и III порядков может трогаться в рост. Разворачиваются удлинённые, розеточные и верхнерозеточные побеги III–IV порядка, которые могут погибнуть в течение зимы, но иногда некоторые из них сохраняются и переходят к цветению на следующий вегетационный сезон. Оставшаяся часть спящих почек трогается в рост весной. Разворачиваются удлинённые моноциклические генеративные и вегетативные побеги. Из пазушных почек на генеративных и вегетативных побегах могут появляться генеративные и/или вегетативные побеги обогащения. Таким образом, в отличие от естественных мест обитания в условиях интродукции компактный клон из кустящихся партикул формируется только у отдельных особей в старом генеративном состоянии. Кустящаяся партикула состоит из 5–28 озимых моноциклических удлинённых, полурозеточных и

среднерозеточных генеративных, моноциклических удлинённых генеративных и 8–11 удлинённых вегетативных побегов. К осени все побеги отмирают.

Таким образом, основными структурными единицами взрослой особи *P. vulgaris* стержне-кистекорневой жизненной формы являются дициклические среднерозеточный и полурозеточный монокарпические побеги. У *P. vulgaris* развивается большое число вегетативных побегов с неполным циклом развития.

В большинстве случаев онтогенез семенных особей простой (лишь у отдельных особей редко возможна партикуляция), неполный. Отсутствуют особи в субсенильном и сенильном онтогенетических состояниях, а также особи в молодом генеративном состоянии при развитии по второму варианту онтогенеза. Как правило, отсутствуют старые генеративные особи.

Длительность онтогенеза в условиях интродукционного эксперимента сокращается до двух, реже трех лет. Особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег (р–j) – первичный куст (im–g₂) – [клон] [g₃] – [куст-тящаяся партикула] [g₃].

Учитывая точку зрения Р. А. Карписоновой (1987), нами на основе таких признаков как генеративное развитие, семенное размножение, сохранение габитуса в культуре, выживаемость растений в неблагоприятное время года проведена оценка успешности интродукции *P. vulgaris*. Установлено, что изучаемый вид является перспективным (10 баллов) для интродукции на юге Красноярского края.

Работа выполнена по проекту Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН №АААА–А21–121011290026–9.

Библиографический список

Барсукова И. Н., Черемушкина В. А. Онтогенез и жизненная форма *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Республике Хакасия // Растит. ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 3. С. 347–359.

Борисова А. Г. Черноголовка – *Prunella* L. // Флора СССР. М., Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1954. Т. XX. С. 494–498.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Биоморфология подземных органов // Тр. Центр.-Черноз. Государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Ч. 1. Вып. VII. 512 с.

Карписонова Р. А. Оценка интродукции многолетников по данным визуальных наблюдений // Методики интродукционных исследований в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 36–37.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. М., Л.: Наука, 1964. Т. III. С. 146–208.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *IRIS APHYLLA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

Л. Ф. Бекшенева, А. А. Реут

*Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное
подразделение Федерального государственного бюджетного научного
учреждения Уфимского федерального исследовательского центра
Российской академии наук, svetok.79@mail.ru*

В статье приводятся сведения о некоторых биоморфологических особенностях редкого вида ириса безлистного (*Iris aphylla* L.). Исследованы десятилетние растения, интродуцированные в Южно-Уральский ботанический сад-институт. Изучены фенологические особенности, показатели семенной продуктивности, морфометрические параметры культиваров. Проведена оценка декоративных качеств и успешности интродукции.

Ключевые слова: *Iris aphylla*, феноритмы, семенная продуктивность, морфологические параметры, интродукция, категория редкости.

BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF *IRIS APHYLLA* L. DURING INTRODUCTION IN THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

L. F. Beksheneva, A. A. Reut

*South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Research Center of
Russian Academy of Sciences*

The article provides information about some bio morphological features of the rare species *Iris aphylla* L. Ten-year-old plants, introduced into the South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Research Centre of RAS, were studied. Phenological features of the species, indicators of seed productivity and morphometric parameters of cultivars were studied. The assessment of decorative qualities and success of introduction is carried out.

Keywords: *Iris aphylla*, phenorhythms, seed productivity, morphological parameters, introduction, category of rarity.

Одной из основных задач ботанических садов является участие в сохранении редких и исчезающих видов растений путем интродукции и изучение возможностей расширения их ареала. Сохранение данных видов российской флоры *ex-situ* способствует их выживанию.

Iris aphylla L. (Iridaceae) – европейско-средиземноморский вид, приурочен к лугово-степным и опушечно-лесостепным местообитаниям в Средней и Восточной Европе и европейской части России (Хоманн и др., 2016).

В настоящее время растение охраняется на уровне субъектов Российской Федерации: вид включен в ряд региональных Красных книг – Брянской, Саратовской, Белгородской, Пензенской, Самарской областей, Липецкой области – Северо-Донской реликтовый район, Республики Мордовия. По биологическим особенностям вид относят в группу ксеро-мезофитов.

В ряде регионов *I. aphylla* прошел интродукционные испытания. Он успешно культивируется в условиях Северо-Запада России: в коллекции Ботанического сада Петра Великого произрастают куртины возрастом 57 и 39 лет, растения ежегодно цветут и плодоносят, переход в сенильный период не отмечается (Ткаченко, 2013). С 2009 года вид интродуцирован на территории Пензенского ботанического сада: растение цветет, плодоносит, активно вегетативно размножается, корневище не подмерзает (Можаева и др., 2013). Ирис безлистный испытывался на агробиостанции Мичуринского государственного аграрного университета. В результате вегетативного размножения за пять лет было достигнуто пятикратное увеличение численности одиночных растений, перенесенных из природной популяции на территорию агробиостанции, а также получено семенное потомство (Скрипникова, Скрипникова, 2017). Имеется опыт успешной реинтродукции вида в Чувашской Республике – на оподзоленных и выщелоченных черноземах в лесостепном районе с эрозийным ландшафтом (Коноваленко, 2015).

Целью нашей работы была оценка биологических особенностей редкого вида *I. aphylla* при выращивании за пределами ареала, в условиях Башкирского Предуралья.

Результаты интродукции рекомендуется оценивать для многолетников после 7–10 лет исследовательских работ, когда заканчивается процесс акклиматизации, а также проводить наблюдения на последующих поколениях интродуцентов. Этот период охватывает основное разнообразие метеоусловий конкретной климатической зоны. Материалом для изучения послужили растения, выращенные из семян, присланных по делектусу из ботанических садов городов Кемерово (2011 г.) и Тарту (2007 г.). Агротехника выращивания заключалась в прополке и подкормке: в весенние сезоны вносились азотные удобрения, осенью – калийные. Дополнительный полив интродуцированных растений не проводился.

В течение вегетационных сезонов 2020–2021 годов проводились фенологические наблюдения за исследуемым видом (Фенологические наблюдения..., 1982). Морфометрические параметры цветка и генеративного побега регистрировали в период цветения, вегетативных побегов (длина и ширина самого высокого листа) – во второй половине августа. Плодообразование изучали в рамках общепринятой методики определения семенной продуктивности (Вайнагий, 1974). При оценке успешности интродукции руководствовались шкалами В. В. Бакановой (1983) и Т. В. Елисафенко (2009). Декоративность оценивали по 100-балльной модифицированной шкале (Реут, Бекшенева, 2019). Для обработки полученных результатов использовали статистические методы.

Исследования проводили в Южно-Уральском ботаническом саду-институте – обособленном структурном подразделении Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук (далее ЮУБСИ УФИЦ РАН) (Башкирское Предуралье). Опытный участок расположен на открытом солнечном месте. Почва участка – серая лесная, рН=5,89. Климат региона умеренно-континентальный, характеризуется продолжительной зимой, теплым, иногда жарким летом, большой амплитудой колебания температуры воздуха в годовом ходе, быстрой сменой погоды в переходные сезоны, частыми возвратами холодов, значительными отклонениями по отдельным годам от средних норм по тепловому режиму, количеству выпадающих осадков и др. (Гареев, 2001).

Двухлетние наблюдения выявили разницу в наступлении фенологических фаз в 7–14 дней (табл. 1). Весеннее отрастание ирисов в 2020 году началось в последней декаде апреля. В 2021 году раннее наступление весны привело к появлению первых всходов на две недели раньше по сравнению с 2020 годом.

Таблица 1

Результаты фенологических наблюдений за *Iris aphylla*

Год	Отрастание	Бутонизация	Цветение	Отцветание	Начало плодобразования	Созревание семян (раскрытие коробочек)	Период от отрастания до начала цветения, сут	Продолжительность цветения вида, сут	Цветение 1 растения, сут	Жизнь 1 цветка, сут
2020	24.04	21.05	28.05	16.06	11.06	02.08–14.08	34	20	4–11	3–4
2021	10.04	11.05	21.05	5.06	29.05	23.07–05.08	41	16	3–12	3–4

По срокам цветения в коллекции иридария вид отнесен к группе раннецветущих ирисов – период от отрастания до начала цветения составил всего 34–41 день. Цветение одного растения варьировало от 3 до 12 суток в зависимости от количества бутонов на побеге (от 1 до 4). Цветение всей популяции занимает период около трех недель. Созревание семян (раскрытие коробочек) за два сезона наблюдений отмечено с разницей в 10 дней. Период от завязывания плодов до их полного созревания составил 52 и 55 дней соответственно в 2020–2021 годах. Раскрытие коробочек в популяции длится 2 недели. Для сравнения, в Среднем Поволжье (Чувашская Республика) в разные годы популяция *I. aphylla* находилась в разных стадиях цветения 14.05, во второй половине фазы цветения 31.05. Созревающие плоды отмечены 30.05, 6.06, что в целом раньше, чем в Южном Предуралье. Таким образом, выращенный из семян инорайонный вид *I. aphylla* в условиях лесостепной зоны Башкирского

Предуралья достиг генеративной фазы, он проходит полный цикл развития: цветёт и плодоносит.

Без полноценного плодоношения вида нельзя говорить о его успешной адаптации к условиям обитания. Для *I. aphylla* установлены средние показатели цветения, завязываемости плодов и семян за два года наблюдений (табл. 2).

Таблица 2

Показатели плодообразования *Iris aphylla*

Год	Число цветков на генеративный побег, шт.	Число плодов на генеративный побег, шт.	Процент плодообразования, %	ПСП на 1 плод, шт.	РСП на 1 плод, шт.	ПС на 1 плод, %
2020	2,2±0,2	0,7±0,1	31,8	39,9±2,7	15,8±3,3	39,6
2021	2,6±0,1	0,9±0,1	34,6	37,5±1,4	14,6±1,0	38,9

Примечания: ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; ПС – процент семинификации (процент полноценных семян)

По литературным данным в сообществах остепенённых лугов Брянской области среднее число цветков на побег составляет от 3,0±0,3 до 3,5±0,2 штук, среднее число коробочек на побег от 1,4±0,16 до 3,0±0,3 штук, среднее число зрелых семян в коробочке от 13,0±1,7 до 29,2±3,24 штук. В отдельные годы при резком сокращении числа генеративных особей в ценопопуляциях наблюдалось отсутствие плодоношения (Хоманн и др., 2016). В полуаридной зоне Тбилиси *I. aphylla* производит около 30 полноценных семян в коробочке (Nadiradze, Eradze, 2014). В условиях Южного Предуралья вид менее продуктивен, чем в упомянутых выше регионах. На одном растении в среднем формируется 2,2–2,6 цветка, образуется 0,7–0,9 плода, в каждой коробочке – в среднем 14,6–15,8 семян. Доля завязавшихся плодов и семян уступает потенциальным возможностям вида и составляет чуть более 31,8–39,6 %. Тем не менее, показатели плодообразования и реальной семенной продуктивности относят к средним при значении 30–50 % (Елисафенко, 2009). Этого достаточно для регулярного возобновления популяций и поддержания стабильности их возрастной структуры в природных популяциях.

Таким образом, в условиях интродукции *I. aphylla* можно отнести к видам со средней (удовлетворительной) семенной продуктивностью и считать, что экологические условия Башкирского Предуралья в значительной степени соответствуют биологическим потребностям вида. Однако необходима проверка грунтовой и лабораторной всхожести полученных семян, а также их жизнеспособности при длительном хранении. Самосев *I. aphylla* не отмечен.

Морфологические особенности полученных семян следующие: цвет коричневый, поверхность голая, грубо-морщинистая, форма семян – обратной-цевидная или яйцевидная. Масса 1000 шт. семян составила 24,9 г и 24,3 г соответственно в 2018–2019 годах. Морфометрические параметры семян: длина – 0,45±0,03 см, ширина – 0,35±0,02 см, что согласуются с морфометрическими признаками семян, полученных от растений, культивируемых в Ботаниче-

ском саду г. Саратов (Минжал и др., 2017). Средние значения параметров плодов – длина и ширина $2,90 \pm 0,12$ см и $1,23 \pm 0,03$ см соответственно. Установлена достоверная положительная корреляция между размерами коробочек (длиной и шириной) и реальной семенной продуктивностью ($r=0,69$; $r=0,65$; $p \leq 0,05$).

В границах ареала *I. aphylla* имеет большое количество разнообразных форм, отличающихся размерами листьев, характером ветвления цветоносов, окраской и размером коробочек. Диапазон изменчивости морфометрических параметров вида связан с местными экологическими условиями (Кугушева, Соболев, 2017).

Параметры вегетативных и генеративных побегов указаны в таблице 3.

Таблица 3

Морфометрические параметры *Iris aphylla*

Параметры	min	max	M \pm m
Длина вегетативного побега, см	19	39	30,9 \pm 0,9
Ширина вегетативного побега, см	0,5	2,1	1,5 \pm 0,1
Высота генеративного побега, см	17	26,5	21,3 \pm 0,7

Высота цветоноса входит в диапазон изменчивости генеративных побегов *I. aphylla* на Русской равнине, занимая девятое место в порядке уменьшения величины из 12 измеренных авторами популяций. Длина вегетативного побега также не выходит за рамки данного диапазона, занимая 8 место из 20 популяций Русской равнины. В пределах ареала вид имеет листья с более широкой, чем в Южном Предуралье, пластинкой – в большинстве популяций их средние значения превосходят 2 см. Только в одном локалитете данный параметр был меньше, полученного нами – $1,4 \pm 0,1$ см.

Мы также исследовали долю генеративных побегов с различным числом цветков в популяции. В 2021 году среди интродуцентов появились растения с 4 цветками, уменьшилось количество побегов с 1 и 3 цветками. Доля растений с 2 цветками не изменилась.

Скорость разрастания и вегетативного размножения – один из показателей приспособленности растений к данным условиям. При сравнении данных, полученных за два года, заметно увеличение числа вегетативных и генеративных побегов в парциальных кустах в 1,5 и 1,7 раза соответственно. Общее количество побегов увеличилось в 1,5 раза (на 52,4 %), что подтверждает вывод об успешности интродукции вида.

В лугово-опушечных местообитаниях популяции *I. aphylla* имеют вегетивно-ориентированный тип – доля генеративных особей колеблется от 23,3 до 28,8 %. Под пологом леса популяции представлены исключительно вегетативными особями с низкой жизненностью. В культуре, на открытых освещенных местообитаниях наблюдается увеличение доли генеративных побегов до 39,6 %. Тем не менее, в условиях интродукции *I. aphylla* сохраняет вегетивно-ориентированный тип популяционной структуры.

Участие растений в озеленении населенных пунктов следует признать одним из возможных путей сохранения генофонда видов, занесенных в Красные книги. В настоящее время для целей озеленения рекомендуются многие виды ирисов. Поэтому были изучены декоративные качества *I. aphylla* (табл. 4). Для их определения применили модифицированную нами 100-балльную шкалу оценки декоративности (Реут, Бекшенева, 2019). Из декоративных признаков у ириса оценивались: окраска цветка (20 баллов); размер цветка – диаметр и высота (10); форма цветка (10); длительность цветения (10); количество цветков на одном цветоносе (10); интенсивность цветения – количество одновременно открытых цветков (10); устойчивость к выгоранию (10); плотность долей околоцветника (10); коэффициент орнаментальности – отношение количества цветоносов к количеству вегетативных побегов (10); Высокодекоративными считаются виды, набравшие не менее 90 баллов.

Таблица 4

Декоративные признаки *Iris aphylla*

Окраска цветка	Диаметр цветка, см	Высота цветка, см	Фол длина, см	Фол ширина, см	Стандарт длина, см	Стандарт ширина, см
одноцветная, Violet gr.	5,1±0,3	6,3±0,3	5,6±0,1	2,3±0,1	5,3±0,1	2,4±0,04
Форма цветка и краев долей	Длительность цветения вида, сут	Кол-во бутонов на цветоносе, шт.	Интенсивность цветения, шт.	Устойчивость к выгоранию, %	Плотность долей околоцветника, %	Коэф. орнаментальности
классическая, ровная	16–20	1–4	1–2	70	50	1/1–1/4

По сравнению с сортами карликовых ирисов *I. aphylla* набрал 86 баллов и был отнесен к средне декоративным растениям. Низкую оценку вид получил по признаку плотность долей околоцветника – тонкие доли околоцветника поникают и размокают под сильным продолжительным дождем. При недостатке влаги, сильной жаре доли могут скручиваться. Тем не менее, раннее и довольно длительное цветение вида, а также наличие нескольких бутонов на побеге компенсируют этот недостаток, вид можно рекомендовать для озеленения населенных пунктов.

Также была проведена оценка успешности интродукции данного вида. По семи факторной шкале В. В. Бакановой *I. aphylla* набрал 6 из 7 возможных баллов, т. е. интродуцент регулярно массово цветет, плодоносит, размножается вегетативно, но ему несвойственно массовое расселение. Эту особенность вида необходимо учитывать при его интродукции в естественные местообитания. Кроме того, вид обладает высокой устойчивостью к местным климатическим условиям (зимостоек и засухоустойчив).

Объединенная шкала Т. В. Елисафенко для оценки акклиматизации и адаптации растений включает в себя 21 критерий, которые касаются фено-

ритма, размножения, жизнеспособности в культуре и сравнения с природными популяциями. Каждый критерий оценивается от 1 до 3 баллов. Для оценки успешности интродукции по данной шкале мы исключили 4 параметра, по которым требуются дополнительные исследования: грунтовая и лабораторная всхожесть семян, интенсивность отпада особей в прегенеративном периоде, жизнеспособность семян при длительном хранении. По оставшимся критериям вид набрал 37 баллов, что соответствует группе средне перспективных видов.

Таким образом, выявлено, что почвенно-климатические условия Башкирского Предуралья вполне комфортны для *I. aphylla* – вид ежегодно цветет и плодоносит со средней семенной продуктивностью. Успешность интродукции подтверждается также скоростью разрастания. В культуре популяция сохраняет вегетативно-ориентированный характер с увеличением числа генеративных побегов, однако показатели плодообразования уступают таковым в природных популяциях в пределах ареала (европейская часть России, Кавказ). Фенологические фазы наступают позже, чем в Среднем Поволжье. По срокам цветения *I. aphylla* отнесен к группе раннецветущих. По своим морфологическим параметрам вид не выходит за рамки диапазона изменчивости, но популяция отличается более узкими листьями. В результате испытаний *I. aphylla* признан средне перспективным для интродукции в условиях Южного Предуралья. Вид может успешно выращиваться в качестве декоративной культуры в исследуемом регионе, и рекомендован для озеленения.

Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» № FMRS-2022-0072.

Библиографический список

- Баканова В. В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта. Киев: Наукова думка, 1983. 156 с.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
- Гареев А. М. Реки и озера Башкортостана. Уфа: Китап, 2001. 249 с.
- Елисафенко Т. В. Оценка результатов интродукционной работы на примере редких видов сибирской флоры // Растительный мир Азиатской России. 2009. № 2 (4). С. 89–95.
- Коноваленко Е. И. Опыт реинтродукции *Adonis vernalis* L. и *Iris aphylla* L. в Алатырском районе Чувашской Республики // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский». 2015. Т. 30. № 1. С. 165–167.
- Кугушева А. С., Соболев Н. А. Морфометрические параметры локальных популяций *Iris aphylla* L. на русской равнине // Географические и геоэкологические исследования в решении региональных экологических проблем: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Рязань, 2017. С. 126–131.
- Минжал М. Ш., Болдырев В. А., Касаткин М. Ю. Анатомическое строение семян видов рода ирис флоры Саратовской области // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17. № 3. С. 312–321.

Можжаева Г. Ф., Вяль Ю. А., Мазей Н. Г. Интродукция редких видов ирисов в пензенском ботаническом саду // Современное естествознание и охрана окружающей среды: труды Междунар. молод. конф. Курган, 2013. С. 40–41.

Реут А. А., Бекишнев Л. Ф. Интродукция карликовых бородачатых ирисов в Южно-Уральском ботаническом саду-институте // Садоводство и виноградарство. 2019. № 1. С. 29–35.

Скрипникова Е. В., Скрипникова М. К. Комплексный подход к сохранению редких видов растений в Тамбовской области // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2017. Т. 22. № 5–1. С. 993–997.

Ткаченко К. Г. Виды рода *Iris* L. в коллекциях-экспозициях живых растений альпинария Ботанического сада Петра Великого Ботанического института РАН // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2013. № 3. С. 35–43.

Фенологические наблюдения (организация, проведение, обработка). Л.: «Наука», 1982. 224 с.

Хоманн Е. Е., Заякин В. В., Музачин В. В., Семенщченков Ю. А., Нам И. Я. Сохранение редкого в Брянской области вида *Iris aphylla* L. (Iridaceae) в культуре *in vitro* // Вестник Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серия біялагічных навук. 2016. № 1. С. 102–106.

Nadiradze T., Eradze N. In situ conservation of some rare and endemic species of Iridaceae family in national botanical garden of Georgia // European researcher. 2014. No. 6–2 (77). Pp. 1117–1121.

К БИОМОРФОЛОГИИ *PYTEUMA NIGRUM* F.W. SCHMIDT

Л. В. Петухова, Е. Н. Степанова
Тверской государственный университет,
Petukhova.LV@tversu.ru, Stepanova.EN@tversu.ru

В статье даны основные морфологические характеристики полемохорного в Тверской области вида *Pyteuma nigrum*, позволяющие оценить жизненную форму растения и ее возможности в фитоценозах.

Ключевые слова: *Pyteuma nigrum*, стержнекорневой многолетник, каудекс, полурозеточность, эпигеогенные звенья.

TO THE BIOMORPHOLOGY OF THE *PYTEUMA NIGRUM* F.W. SCHMIDT

L. V. Petukhova, E. N. Stepanova
Tver State University

The article shows the main morphological characteristics of *Pyteuma nigrum*, a polemochora species in the Tver region, which make it possible to assess the life form of the plant and its capabilities in phytocenoses.

Keywords: *Pyteuma nigrum*, taproot perennial, caudex, semirosette, epigeogenic links.

В основном благодаря деятельности человека видовой состав аборигенной флоры часто подвергается изменениям, появляются новые виды. Некоторые из них становятся агрессивными, быстро расселяются, часто вытесняя местные, появление других мало заметно. Одним из путей появления новых видов явилась Великая Отечественная война (Сенников, 2012; Решетникова и др., 2021; Нотов и др., 2020а). Анализ сообществ с полемохорами в Тверской области приводится в работах А. А. Нотова (Нотов и др., 2019, 2020б–г, 2021 и др.). Чтобы судить о значимости вновь появившихся видов и их инвазионности, важно знать их биоморфологию.

Одним из полемохорных видов на территории Тверской области является кольник черный (*Pyteuma nigrum* F.W. Schmidt). В некоторых регионах он рассматривается как компонент природной флоры и рекомендован к охране (Ленинградская, Смоленская, Брянская области). Может быть использован с декоративными целями в альпинариях и цветниках.

Общие морфологические особенности кольника отмечаются в ряде работ иностранных и отечественных авторов (Wheeler и др., 2002; Фадеева, 2008 и др.). Однако, на наш взгляд, они не отражают особенности жизненной формы, а иногда содержат ошибки. Нами изучены анатомические особенности осевых органов кольника (Петухова и др., 2021). В данной статье мы обратили внимание на некоторые его морфологические характеристики.

Наши наблюдения показали, что кольник черный – стержнекорневой многолетник с сильно паренхиматизированной базальной частью корней (как главного, так и боковых, и придаточных). У растения с возрастом формируется многоглавый каудекс с эпигеогенными звеньями, постепенно утолщающимися за счет работы камбия. Корень чаще всего значительно толще звеньев каудекса.

Побеги однотипные, полурозеточные, монокарпические, преимущественно ди-, иногда олигоциклические, что связано с продолжительностью розеточной фазы.

Интересным нам представляется развитие первого побега у ювенильных растений. Образуется достаточно удлинённая розеточная часть длиной от 12 до 65 мм и диаметром от 1 до 1,3 мм, на которой в общей сложности формируется от 6 до 12 листьев. Листья ювенильных растений мелкие (листовая пластинка – до 10 мм по длине и ширине), округлые, с городчатым краем, с тонким длинным черешком (рис. 1). На удлинённой части закладываются узловые корни (по одному в узле), менее 1 мм в диаметре, покрытые волосками, что очевидно, способствует проникновению микоризы в стеблевую часть (Петухова и др., 2021).

С возрастом за счет работы камбия диаметр стеблевой части увеличивается. Больше становятся и размеры листьев, меняется их форма (рис. 2А). Она становится продолговато-яйцевидной, край листа – пильчато-городчатый.

У генеративных растений верхушечная почка розеточного побега дает цветonos. Из пазушных почек формируются новые розеточные побеги (рис. 2Б).



Рис. 1. Ювенильные растения *Pyteuma nigrum*

С возрастом за счет периодической работы диаметр звеньев каудекса, как и главного корня, увеличивается. При старении растений наблюдается отмирание центральных звеньев каудекса, однако связь с главным корнем сохраняется (рис. 2В).

У всех собранных нами образцов партикуляция не отмечена, обособления партикул не происходит. Хотя можно предположить наличие этого процесса в природе при старении растений, не приводящее к увеличению числа особей. В культуре укоренение отдельных партикул возможно.

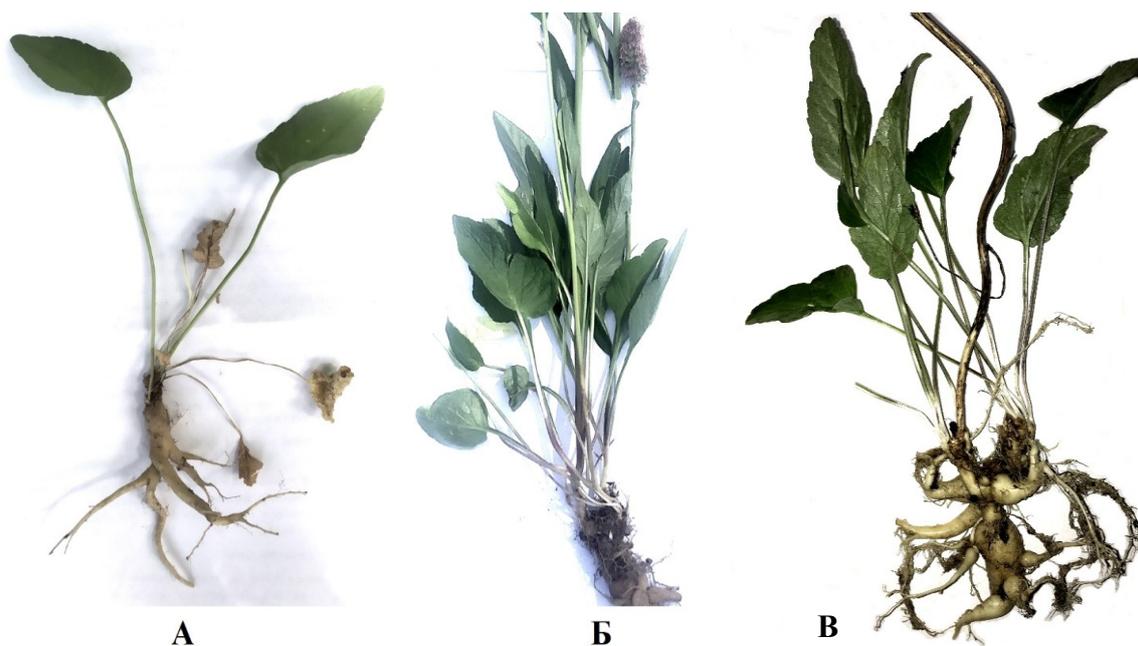


Рис. 2. Растения *Pyteuma nigrum*:

А – молодое вегетативное, Б, В – средневозрастное генеративное: верхние звенья каудекса с генеративным и вегетативными побегами

По нашему мнению, кольник размножается в природе исключительно семенным путем. Семенная продуктивность в полной мере зависит от усло-

вий произрастания и возраста растения. Длина зрелого соцветия колеблется от 3 до 6 см, число цветков от 31 до 72, на 1 см соцветия – 10–12 цветков. По данным В. R. Wheeler и М. J. Hutchings (2002) на коробочку у кольника колосистого (*P. spicatum*) в среднем приходится 17,5 семян: от 3,8 до 37,2. В наших условиях у кольника черного семенная продуктивность значительно ниже, на коробочку примерно 0,4 семени. Однако это требует дополнительных исследований. Семена очень мелкие, длина 1 мм, ширина – 0,4 – 0,5 мм (рис. 3).



Рис. 3. Семена *Pyteuma nigrum*

Таким образом, жизненную форму *P. nigrum* мы определяем как стержнекорневой многоглавый поликарпик с сильно паренхиматизированными в основании корнями, размножающийся преимущественно семенным путем. На наш взгляд, так как кольник черный не проявляет тенденции к активному расселению и длительное время удерживается в месте заноса, можно оценивать его внедрение в естественные ценозы положительно.

Библиографический список

Нотов А. А., Нотов В. А. О полемохорных и аборигенных популяциях некоторых видов Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 4 (56). С. 84–102.

Нотов А. А., Нотов В. А., Зуева Л. В., Иванова С. А. Сукцессионная динамика фитоценозов с участием полемохоров // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 4. 2020а. С. 260–271.

Нотов А. А., Нотов В. А., Иванова С. А., Зуева Л. В., Мидоренко Д. А. Экология и фитоценология *Primula elatior* в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2020б. № 2 (58). С. 94–104.

Нотов А. А., Нотов В. А., Иванова С. А., Зуева Л. В., Мидоренко Д. А. *Cruciata laevipes* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2020в. № 3 (59). С. 74–85.

Нотов А. А., Нотов В. А., Петухова Л. В., Иванова С. А., Андреева Е. А. О полемохорных популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2020г. № 4 (60). С. 95–105.

Нотов А. А., Нотов В. А., Петухова Л. В., Мейсурова А. Ф., Зуева Л. В., Иванова С. А., Андреева Е. А. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 2 (62). С. 134–147.

Петухова Л. В., Степанова Е. Н., Нотов А. А. Особенности анатомического строения осевых органов *Phyteum nigrum* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 4 (64). С. 123–130.

Решетникова Н. М., Нотов А. А., Майоров С. Р., Щербаков А. В. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной России // Журн. общ. биологии. 2021. Т. 82. № 4. С. 297–317.

Сенников А. Н. Горькая память земли: Растения-полемохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. (Ижевск, 4–7 декабря 2012 г.). Ижевск: Ижевск. ин-т компьют. исс., 2012. С. 182–185.

Фадеева И. А. Возрастной состав и состояние ценопопуляций редкого для Средней России вида *Phyteum nigrum* F.W. Schmidt на территории Смоленской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, 13–16 мая 2008 г. Ч. 1. Пенза: ПГПУ им. В. Г. Белинского, 2008. С. 147–148.

Wheeler B. R., Hutchings M. J. *Phyteuma spicatum* L. // J. Ecology. 2002. Vol. 90. No. 3. Pp. 581–591.

БИОМОРФОЛОГИЯ И РЕЛИКТОВЫЕ ПОПУЛЯЦИИ *OXYGRAPHIS GLACIALIS* НА УРАЛЕ

Л. В. Тетерюк¹, Ю. А. Бобров², О. Ф. Кирсанова³

¹ Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, teteryuk@ib.komisc.ru

² Сыктывкарский государственный университет им. Путьирима Сорокина, orthilia@yandex.ru

³ Печоро-Ильчский природный заповедник, okirsanowa@yandex.ru

Жизненная форма *Oxygraphis glacialis* – суккулентнолистовое резидно-корневищное недерновое многолетнее поликарпическое травянистое растение. На Урале побеги и побеговые системы *O. glacialis* способны к замедленному развитию, что приводит к снижению доли генеративных особей в онтогенетической структуре популяций.

Ключевые слова: гляциальные реликты, жизненная форма, Приполярный Урал, Средний Урал, национальный парк «Югыд ва», государственный природный заповедник «Денежкин Камень».

BIOMORPHOLOGY AND RELICT POPULATIONS OF *OXYGRAPHIS GLACIALIS* IN THE URALS

L. V. Teteryuk¹, Yu. A. Bobrov², O. F. Kirsanova³

¹ Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,

² Pitirim Sorokin Syktyvkar State University

³ Pechoro-Ilychskiy Nature Reserve

Life form of *Oxygraphis glacialis* is a succulent-leaved residrhizome non-turf perennial polycarpic herbaceous plant. In the Ural localities, the shoots and

shoot systems of *O. glacialis* are capable of slow development, which leads to a decrease in the share of generative individuals in the ontogenetic structure of populations.

Keywords: glacial relics, life form, Subpolar Urals, Middle Urals, Yugyd Va National Park, Denezhkin Kamen' State Nature Reserve.

В горах Урала сохранилась целая группа гляциальных реликтов арктогенного и альпигенного происхождения (Растительный покров..., 2006). Как правило, ареал их фрагментирован, на Урале виды представлены рядом реликтовых популяций на отдельных массивах, хребтах или вершинах. В связи с трансформацией растительного покрова Урала под влиянием изменений климата оценка адаптационных возможностей гляциальных реликтов и перспектив их сохранения представляет большой интерес.

Объектом наших исследований является *Oxygraphis glacialis* (Fisch. ex DC.) Bunge, сем. Ranunculaceae. Его ареал охватывает арктические районы Сибири, горы Сибири, Средней Азии и Северной Монголии, Тибет, Гималаи, запад Аляски. Это психрофит, обладающий высокой степенью экологической специализации к условиям высокогорий и крайне низкой пластичностью (Юдин, 2001; Ачимова с соавт., 2016). Реликтовые популяции *O. glacialis* сохранились на Среднем Урале – массив Денежкин Камень, Приполярном Урале – г. Баркова и в верховьях р. Хулга, Полярном Урале. В статусе исчезающего или сокращающего свою численность этот вид включен в Красные книги Республики Коми (Мартыненко, Тетерюк, 2019), Свердловской области (Золотарева, 2019), Ханты-Мансийского автономного округа и Югры (Васина, 2013), Ямало-Ненецкого автономного округа (Морозова, 2010).

Цель работы – изучить биоморфологические особенности и структуру реликтовых популяций *O. glacialis* на Среднем и Приполярном Урале, оценить перспективы их сохранения.

Материалы и методы. Обследованы две локальные популяции *O. glacialis*.

1. Средний Урал, массив Денежкин камень, седловина перевала Сорокинские ворота (N 60.4229, E 59.5354, выс. 1180 м над ур. м.). Наиболее южное местонахождение вида на Урале, изолированное от остальных более чем на 400 км. Горно-тундровый (гольцовый) пояс, каменистая горная тундра. Наблюдения проведены в 2000, 2001, 2004, 2007 гг., разово, в период массового отцветания растений (середина июля).

2. Приполярный Урал, г. Баркова (N 65.2081, E 60.3161, выс. 1320 м над ур. м.). Единственное местонахождение вида на западном макросклоне Приполярного Урала. Верхнее плато, горно-тундровый (гольцовый) пояс, каменистая горная тундра. Наблюдения проведены в 2012–2013 гг., разово, в период массового плодоношения растений (конец июля).

Морфологический анализ *O. glacialis* основан на сборах авторов, проведен сравнительно-морфологическим методом. Жизненную форму определяли в соответствии с системой биоморф И. Г. Серебрякова (1962, 1964) и по его методологии. При анализе варибельности развития побегов и побеговых систем применены подходы Л. А. Жуковой (1995). Для выявления структурной поливариантности проанализированы данные по развитию 900 побегов и побеговых систем *O. glacialis* в обеих локальных популяциях за весь период исследований, временной – популяции на г. Баркова в 2012 г.

Результаты и их обсуждение. Взрослое генеративное растение *O. glacialis* состоит из побеговой и корневой частей. Корневая система вторичная гоморизная; она хорошо развита и сформирована совокупностью неветвящихся толстых шнуровидных придаточных (стеблеродных) корней. Корни появляются в год активного роста побега и отмирают вместе с ним через несколько лет. Масса корней достигает 60 % от общей массы растений *O. glacialis* (Семихатова и др., 2009). Побеговая часть почти всегда представлена симподиальной системой побегов и является структурной основой растения.

В основе побеговой системы *O. glacialis* лежит олиственный подземно-надземный ортотропный нижнерозеточный полициклический дву- или малолетний вегетативно-генеративный одноосный побег. Структурно моноподиальная система состоит из нескольких элементарных побегов, как правило, двух пар розеточных вегетативных и удлинённых генеративных разного возраста и ритма развития (весенние и летние).

Развитие одноосного побега обычно начинается из пазушной почки верхнего листа такого же материнского побега (рис. 1).

До конца вегетации этот летний побег успевает вырасти незначительно и представляет собой олиственный (листья остаются в зачаточном состоянии) надземный ортотропный моноциклический вегетативный побег с открытой почкой, защищенной базальными частями листьев материнского побега, в первую очередь – плёнчатыми редуцированными прилистниками. Его рост продолжается в начале следующего вегетационного сезона, он развивается в весенний вегетативный побег, с развернувшимися листьями срединной формации и придаточными корнями. Листья без отдельного слоя, с хорошо выраженными черешками и редуцированными прилистниками. Листовые пластинки слегка мясистые округлые или широкояйцевидные с клиновидными основаниями. Первые листья в серии цельнокрайние, последующие со слабо выраженной пильчатостью в верхней трети листовой пластинки.

Продолжение формирования одноосного побега происходит за счет развития генеративной верхушечной почки материнского вегетативного побега. Из небольшой почки 1,5–2,0 мм к концу вегетационного сезона формируется летний безлистный надземный ортотропный моноциклический генеративный побег (длиной до 0,6–1,0 см) с полностью сформированным бутонем на верхушке. Своё развитие он заканчивает весной или в начале лета следующего года: побег достигает длины в 1,0–3,0 см, на его верхушке развива-

ется одиночный цветок 1–2 см в диаметре, с двойным околоцветником из 5 чашелистиков и 11–15 жёлтых лепестков; тычинки и плодолистики в цветке многочисленны. После цветения образуется плод – многоорешек. Дочерний одноосный побег постепенно утолщается и смещает генеративный в боковое положение, создавая иллюзию развития цветоносного побега из пазушной почки.

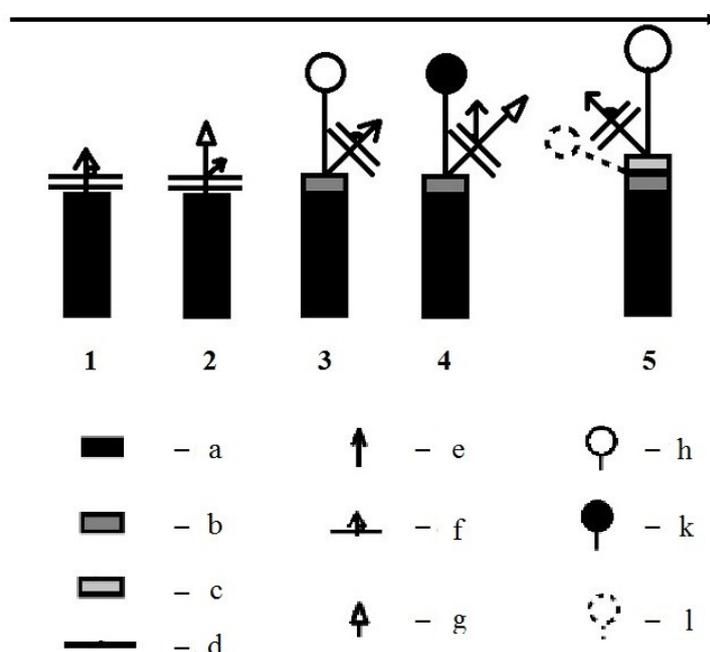


Рис. 1. Схема развития побега и побеговой системы *Oxygraphis glacialis*
 Обозначения: 1 – часть растения весной условно первого года, 2 – осенью условно первого года, 3 – весной условно второго года, 4 – осенью условно второго года, 5 – весной условно третьего года развития: а – многолетняя часть побеговой системы (придаточные корни опущены); б – резид условно первого монокарпического побега; с – резид условно второго монокарпического побега; d – часть побега текущего года с листьями; е – верхушка побега текущего года с вегетативной верхушечной почкой; f – верхушка побега текущего года с вегетативной верхушечной почкой и почкой дочернего побега в пазухе верхнего листа; g – верхушка побега с генеративной почкой; h – цветущий генеративный побег; k – отцветший генеративный побег; l – отмерший генеративный побег. Пояснения в тексте.

После обсеменения генеративный побег отмирает до уровня отхождения дочернего побега. Его резид входит в состав отмирающей с основания многолетней побеговой системы, представленной вертикальным корневищем (одной симподиальной осью резидов) с молодым вегетативно-генеративным побегом на верхушке. Существенно реже таких осей две или несколько. При этом боковая ось возникает обычно из пазушной почки регулярного возобновления (или пролептической) листа в основании побега после цветения материнского. Вегетативная дезинтеграция на уровне ветвящегося симподия происходит быстро, что приводит к интенсивному вегетативному размножению растения при слабой вегетативной подвижности.

Одним из основных способов адаптации растений к условиям произрастания является множественность (поливариантность) путей развития (Жукова, 1995). Наблюдения показали, что в реликтовых популяциях на Урале для развития побеговых систем *O. glacialis* характерна структурная поливариантность (рис. 2). Показано, что на Среднем Урале среди вегетативных побегов преобладают «розетки» с 3–4 листьями, а на Приполярном Урале – более развитые с 3–5. При этом в последней популяции значительно больше вегетативно-генеративных побегов. Мы связываем это с влиянием климата и полагаем, что экологические условия на Среднем Урале менее благоприятны для развития растений *O. glacialis*, чем на Приполярном Урале. По наблюдениям О. Ф. Кирсановой (2009) в среднеуральской популяции *O. glacialis* имеет место и размерная поливариантность – растения имеют меньшие размеры, чем в других регионах.

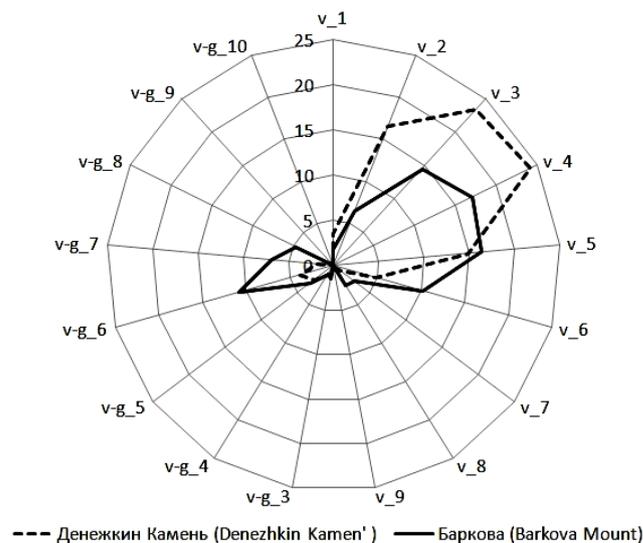


Рис. 2. Доля вегетативных (v) и вегетативно-генеративных (v-g) побегов в локальных популяциях *Oxygraphis glacialis* на Денежкином Камне и г. Баркова: 1–10 – число листьев. Пояснения в тексте.

Со структурной поливариантностью развития побеговых систем *O. glacialis* тесно связана временная вариабельность их развития. Описанная выше схема развития одноосного побега характерна для хорошо развитых растений в благоприятных условиях, в иных случаях перехода к цветению не происходит. На примере популяции г. Баркова показано, что в 2012 г. она реализовалась только у 6 % хорошо развитых (имеющих 6–8 листьев) цветущих растений. Часть растений (15 %) после цветения год формировала вегетативный побег, а больше половины (57 %) – имея всего 2–5 листьев, продолжали развитие материнской оси новым вегетативным побегом. По-видимому, такие побеговые системы способны перейти к цветению через один год или более, поскольку 22 % побеговых систем в популяции не имело цветущих побегов текущего года, но несло генеративную почку. И структурная, и временная поливариантность указывают на то, что большая часть побе-

гов *O. glacialis* в реликтовых уральских популяциях замедляет темпы своего развития.

Жизненная форма *O. glacialis* в уральском фрагменте ареала – суккулентнолистное резиднокорневищное недерновое многолетнее поликарпическое травянистое растение. Слабая вегетативная подвижность, редкое ветвление и быстрая морфологическая дезинтеграция приводит к формированию дерновинок из совокупности отдельных недерновых особей. При этом в более благоприятных условиях возможно существование плотнокустовых дерновых растений.

Растения высокогорий адаптированы к целому комплексу факторов экологического стресса – короткому вегетационному сезону, резким перепадам дневных и ночных температур, высокой инсоляции, преобладанию бедных почв и др. К эколого-морфологическим адаптациям *O. glacialis* можно отнести миниатюрность растений за счёт формирования укороченных малометамерных побегов, компактную «розетку» листьев вегетативного побега с чертами суккулентности, редукцию генеративной части до одного цветка, превышение массы корневой части над побеговой, перенос начала внепочечной фазы роста побегов на конец вегетационного сезона предыдущего года и другие. Все это уменьшает транспирацию и помогает избежать механического повреждения растений снегом и ветром, позволяет развиваться на бедных и подвижных субстратах, использовать короткий вегетационный период. При этом выявленное слабое ветвление, замедленное развитие побеговых систем, нерегулярное цветение, вероятно, является следствием произрастания популяций *O. glacialis* в неблагоприятных для вида климатических условиях. Способность побеговых систем особей к структурной и временной поливариантности (замедлению развития) на популяционном уровне проявляется в повышении доли вегетирующих особей в онтогенетической структуре.

Сохранившиеся на сегодняшний день малочисленные реликтовые уральские популяции *O. glacialis* находятся в критическом состоянии. Снижение в популяциях доли генеративных побегов во временной перспективе уменьшает возможности вида к удержанию существующей территории и захвату новых подходящих по экологии местообитаний. Можно прогнозировать, что потепление климата приведет к дальнейшим негативным изменениям в структуре его реликтовых популяций и постепенному вымиранию.

Заключение. Структурной основой *O. glacialis* является симподиальная побеговая система, в основе которой, в свою очередь, лежит олиственный подземно-надземный ортотропный нижнерозеточный полициклический дву- или малолетний вегетативно-генеративный одноосный побег. Жизненная форма особей уральского фрагмента ареала – суккулентнолистное резиднокорневищное недерновое многолетнее поликарпическое травянистое растение. К эколого-морфологическим адаптациям вида мы относим миниатюрность растений (укороченные малометамерные побеги, компактная «розетка» листьев вегетативного побега с чертами суккулентности, редукция генера-

тивной части до одного цветка), превышение массы корневой части над побеговой, перенос начала внепочечной фазы роста побегов на конец вегетационного сезона предыдущего года и другие. Выявленное слабое ветвление, замедленное развитие побеговых систем, нерегулярное цветение, вероятно, является следствием произрастания популяций в неблагоприятных климатических условиях, и можно прогнозировать, что потепление климата негативно скажется на их структуре.

Библиографический список

Ачимова А. А., Буглова Л. В., Васильева О. Ю. Растения Горного Алтая для ландшафтной архитектуры Сибири (семейство Ranunculaceae) // Успехи современной науки. 2016. Т. 7. Т. 4. С. 110–114.

Васина А. Л. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Баско, 2013. С. 131.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Золотарева Н. В. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Свердловской области. Екатеринбург: ООО «Мир», 2019. С. 311.

Курсанова О. Ф. *Oxygraphis glacialis* в заповеднике «Денежкин Камень» // Материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П. Л. Горчаковского «Ботанические исследования на Урале». Пермь, 2009. С. 167–169.

Мартыненко В. А., Тетерюк Л. В. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2019. С. 543.

Морозова Л. М. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge. // Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Баско, 2010. С. 135.

Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2006. 796 с.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Растения Севера: дыхание и его связь с продукционным процессом // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 3. С. 340–350.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.

Юдин С. И. Результаты интродукции растений Алтая в Киеве // Бюллетень ГБС. 2001. Вып. 82. С. 25–30.

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ИЗМЕНЕНИЕ БИОМОРФЫ И ФОРМЫ РОСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *NEPETA* (LAMIACEAE)

А. Ю. Астащенко

*Новосибирский национальный исследовательский
государственный университет,
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, astal@bk.ru*

В работе показано, что климатические условия и изменение высотного градиента сказываются на побегообразовании и жизненной форме некоторых видов рода *Nepeta*. В степном поясе гор формируется травянистая каудексовая биоморфа; в субальпийском – травянистая с подушковидной формой роста; в альпийском – подушковидный полукустарничек.

Ключевые слова: форма роста, жизненная форма, *Nepeta*, побегообразование.

INFLUENCE OF CLIMATIC CONDITIONS ON CHANGES OF BIOMORPHS AND THE GROWTH FORM OF SOME SPECIES OF *NEPETA* (LAMIACEAE)

A. Yu. Astashenkov

*Novosibirsk National Research State University,
Central Siberian Botanical Garden SB RAS*

Climatic conditions and changes in the altitudinal gradient affect the shoot formation and life form of some *Nepeta* species. In the steppe belt of mountains, the herbaceous taprooted-caudex biormorph is formed; in subalpine – herbaceous with a cushion growth form; in the alpine – cushion-shaped dwarf semi-shrub.

Keywords: growth form, life form, *Nepeta*, shoot formation.

В экологии растений остаются актуальными работы, связанные с изучением приспособлений организмов к изменяющемуся климату. Наши исследования сосредоточены на изучении морфологического и популяционного разнообразия представителей крупного рода *Nepeta* L. (Lamiaceae), большая часть которых является эндемиками и субэндемиками разных флористических областей и регионов (Пояркова, 1954; Буданцев, 1997). Несмотря на имеющиеся в литературе данные, в целом род *Nepeta* остается мало изученным. Так, до настоящего времени остаются слабо изученными жизненные формы и механизмы морфологической адаптации видов к изменяющимся климатическим условиям. Биоморфологический анализ структурных элементов особей видов *Nepeta* позволяет выявить основные морфофилогенетиче-

ские связи и наметить гипотетические пути соматической эволюции в разных систематических группах. В связи с этим цель работы – изучение механизмов формирования биоморф видов *Nepeta* в различных эколого-ценотических и климатических условиях.

В качестве модельных объектов выбраны центральноазиатские виды *Nepeta pamirensis* Franch (sect. *Spicatae*) и *Nepeta lipskyi* Kudrjasch. (sect. *Glechomanthe* Pojrk.), произрастающие в разных поясах гор и климатических зонах.

Nepeta pamirensis распространен в высокогорьях альпийского пояса Памира и примыкающих к нему горных районах Гиндукуша, обитает на щебнистых и крупнокаменистых склонах, осыпях. Встречается в долинах рек и саях, на шлейфах гор, высокогорных плато и плоских вершинах (3400–4900 м над ур. м.) (Поляркова, 1954). Материал собран в Таджикистане: в степном поясе Западного Памира (долина р. Мотраун-Дара в русле многорукавного ручья на каменистом склоне, $h=3060$ м. над ур. моря); в поясе криофильной растительности Восточного Памира (берег оз. Зор-Куль, $h=4130$ м над ур. моря). В целом климат Восточного Памира можно рассматривать как западный вариант экстраконтинентального высокогорного климата Центральной Азии в отличие от переднеазиатского климата, характерного для Западного Памира. Климат Западного Памира значительно теплее Восточного (среднемесячная температура января -15 – -20°C , летом выше 3500–4000 м среднегодовая температура падает до -2 – -3°C); среднегодовое количество осадков составляет 90–140 мм (Станюкович, 1973).

Nepeta lipskyi распространен на Алайском, Туркестанском и Гиссарском хребтах, произрастает в пределах альпийского и субальпийского поясов на осыпях (3800–4000 м над ур. м.) (Буданцев, 1993). Материал собран на перевале Оббурдон (хр. Туркестанский, Таджикистан) в седловине осевой части хребта, покрытой пластинчатым грубым щебнем ($h=3905$ м над ур. м.). Климат района исследования характеризуется как очень холодный (средняя годовая температура $+0,35$ – $-1,01^{\circ}\text{C}$) умеренный (годовая амплитуда месячных температур 21 – 22°C) с небольшим количеством осадков в течение года. Максимум осадков (не более 800 мм в год) выпадает в апреле, мае и июне. В разгар вегетации (июль, август) количество осадков резко уменьшается, и вследствие сильной инсоляции, частых ветров, сильной испаряемости и высокого нагревания каменистых почв создаются условия значительной сухости (Афанасьев, 1956). Онтогенез изучен согласно представлениям Т. А. Работнова (1950), О. В. Смирновой и др. (1976).

Побеговые системы модельных видов развиваются по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования.

В степном поясе Западного Памира у особей *Nepeta pamirensis* формируется травянистая жизненная форма (рис., поз. а). Растения проходят фазы морфогенеза: первичный побег → первичный куст. В фазу первичного куста особи переходят на второй год жизни. Произрастая среди камней, геофильные части побегов возобновления удлиняются. После вегетации надземные

части побегов отмирают, сохраняются удлиненные резиды с почками. Побегообразование осуществляется за счет деятельности верхних по положению боковых почек резидов, нереализованные почки сохраняются и становятся спящими. Каудекс за счет симподиального сочленения удлиненных резидов разного возраста разрастается в длину и ветвится. Влияние низких температур и повышенного локального увлажнения привели к повышенной контрактильной деятельности главного корня и сохранению травянистости базальных частей побегов.

В альпийском поясе криофильной растительности Восточного Памира особи *N. pamirensis* формирует полукустарничковую биоморфу с подушковидной формой роста (рис., поз. б). Растения проходят фазы морфогенеза: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон. Влияние низких температур, повышенная инсоляция и сухость климата привели к одревеснению надземных частей побегов. Подушковидная форма роста появляется у особей в виргинильном состоянии в фазе первичного куста. Побегообразование осуществляется за счет раскрытия разных почек. Каждый побег возобновления в базальной части ветвится (2–4 боковых побегов), они строго ортотропные, что приводит к тесному расположению побеговых систем и формированию плотного куста. Почки возобновления расположены в базальной части боковых побегов и удлиненной части материнского побега. После вегетации материнский и боковые побеги отмирают, сохраняются надземные части, которые одревесневают. Ярусное распределение многолетних структур сохраняется выше поверхности субстрата. Интенсивное ветвление близкорасположенных побегов и ежегодный симподиальный прирост одинаковыми базальными частями приводит к формированию выпуклой подушки. Развертывание побегов из почек длинного метамера приводит к росту подушки в высоту, из почек коротких метамеров – периферийному ее разрастанию. Сохраняющиеся надземные резиды составляют основу скелетных осей куста.

В субальпийском поясе Туркестанского хребта особи *N. lipskyi* формируют травянистую жизненную форму с подушковидной формой роста (рис., поз. в). Растения развиваются по симподиальной верхнерозеточной модели побегообразования и проходят фазы морфогенеза: первичный побег → главная ось → первичный куст → клон. Развитие особей и механизм становления подушковидной биоморфы *N. lipskyi* существенно отличается от побегообразования особей травянистой биоморфы и формирования подушки *N. pamirensis* в Восточном Памире. Влияние низких температур и сильного иссушающего ветра привели к сокращению длины междоузлий надземной части побегов, что отразилось на их структуре и обусловило формирование розетки. Подушка начинает формироваться в молодом генеративном состоянии на 4–5 год жизни. Подушка состоит из выровненных по длине резидов и одинаковых по высоте плотно прижатых к субстрату ветвящихся верхнерозеточных побегов. В структуре подушки различают побеги разного происхождения: 1) побеги, развившиеся из почек возобновления; 2) побеги, развившиеся из спящих почек, сохранившихся на многолетних частях каудекса.

В побегообразовании особей *N. lipskyi* установлен эффект «усиления побегов», описанный Т. И. Серебряковой (Serebryakova, 1977), т. е. каждый последующий побег более развит, чем предыдущий. Такой эффект наблюдается каждый раз при образовании новой боковой оси каудикеры. В кусте зацветает побег, развившийся из почки регулярного возобновления последнего верхнего резиды каудикеры. Ось каудикеры строится в течение 3–4 лет. В конце вегетационного сезона генеративный побег засыхает, вся многолетняя ось каудикеры отмирает. В отличие от вышеописанного вида, у особей *N. lipskyi* ярусное распределение многолетних структур сохраняется только в субстрате.

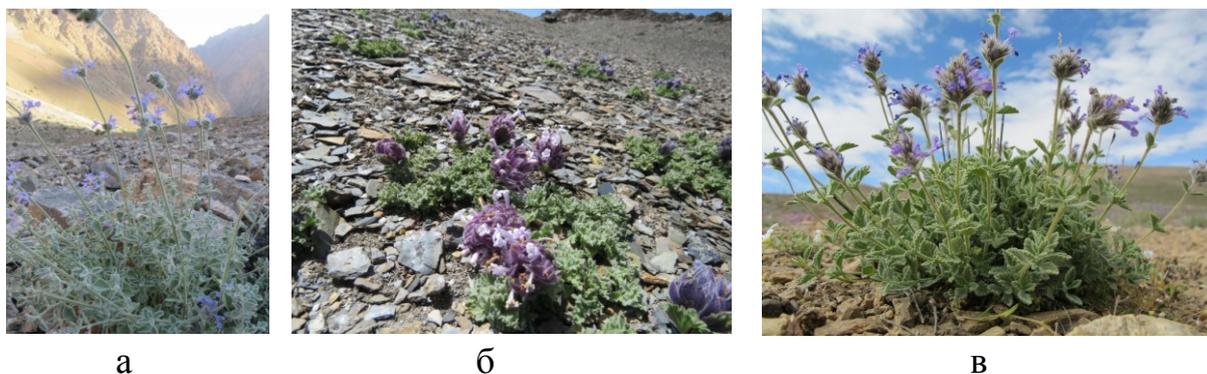


Рис. Жизненные формы некоторых видов *Nepeta*, произрастающих в разных климатических зонах: а) травянистая каудексовая; б) травянистая с подушковидной формой роста; в) подушковидный полукустарничек

Таким образом, климатические условия и изменение высотного градиента сказываются на побегообразовании, формировании биоморф и морфогенезе особей некоторых видов рода *Nepeta*. В степном поясе гор с локальным увлажнением в условиях Западного Памира формируется травянистая каудексовая биоморфа; в субальпийском поясе в условиях климата Туркестанского хребта (сильный иссушающий ветер) – травянистая биоморфа с подушковидной формой роста; в альпийском поясе Восточного Памира в условиях холодного климата высокогорья – подушковидный полукустарничек.

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

Библиографический список

- Афанасьев К. С. Растительность Туркестанского хребта. М.; Л.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1956. 277 с.
- Буданцев А. Л. Триба Nepeteae Benth. семейства Lamiaceae Lindl. (систематика, география, возможности использования): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 33 с.
- Пояркова А. И. Семейство Lamiaceae // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1954. Т. 20. С. 286–360.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1950. Сер. 3. С. 7–204.

Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира. М.: Наука, 1949. 159 с.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляции // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Ред. Уранов А. А., Серебрякова Т. И. М.: Наука, 1976. С. 14–43.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТЕРАТОЛОГИИ МОНОПОДИАЛЬНО-РОЗЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ

Е. А. Андреева, А. А. Нотов

Тверской государственный университет,

el-an72@yandex.ru; anotov@mail.ru

Моноподиально-розеточные растения – удобная модельная группа для исследования тератологии генеративных структур. Изучено разнообразие аномальных структур в разных таксонах этой группы. Гомеозисные варианты аномалий у моноподиально-розеточных растений, связаны со спецификой их архитектурной модели.

Ключевые слова: аномалии, тератология, генеративные структуры, классификация, моноподиально-розеточные растения.

BIOMORPHOLOGICAL ASPECTS OF TERATOLOGY OF MONOPODIAL-ROSETTE-FORMING ROSACEAE

E. A. Andreeva, A. A. Notov

Tver State University

Monopodial rosette-forming herbaceous Rosaceae is a convenient model group for teratological study of the generative structures. We studied the diversity of anomalous structures in different taxon this groups. Homeotic variantes of the anomalies in monopodial rosette-forming Rosaceae connected with the features of their architectural model. We developed the classification approach to the analysis of teratological diversity. It takes into account also mechanisms of conversion of typical morphogenesis.

Keyword: anomaly, teratology, generative structures, classification, monopodial rosette-forming plants.

Моноподиально-розеточная архитектурная модель достаточно широко распространена в различных семействах покрытосеменных (Серебрякова, Петухова, 1977, 1987; Серебрякова, Петухова, 1978; Нотов, Андреева, 2013). У растений, представляющих эту модель, побеги четко дифференцированы на

два типа. Их вегетативные побеги – розеточные, многолетние, нарастают моноподиально, генеративные – удлинённые, моноциклические представлены пазушными цветоносами (Серебрякова, Петухова, 1978). Вегетативные побеги образуют короткое корневище или звенья каудекса. Встречаются различные варианты этой модели (Серебрякова, 1987). Моноподиально-розеточные растения – удобная модельная группа для исследования тератологии генеративных структур. Спектр их аномальных структур генеративной сферы характеризуется определенной спецификой, которая связана с особенностями архитектурной модели (Андреева, Нотов, 2008; Нотов, Андреева, 2013).

Наличие двух сопряженных морфогенетических программ, которые определяют формирование разных типов побегов, обуславливает широкое распространение аномальных структур, образующихся в результате «наложения» (комбинации) двух алгоритмов развития. При этом формируются боковые побеги, сочетающие в разной степени признаки вегетативных и генеративных, которые иногда называют «побегами переходного типа» (Черноброва, Петухова, 1991). В этом случае на побегах, выполняющих генеративную функцию, появляются листья, похожие на листья вегетативных розеточных побегов. В основании цветоносов могут формироваться придаточные корни (рис. 1). Возможно образование озимых моноциклических генеративных побегов. Отмечены случаи формирования вегетативной почки в области цветоноса, из которой может образовываться розеточный побег. Вегетативные побеги в целом или их основания могут стать удлинёнными.

Генеративные побеги с некоторыми признаками вегетативных встречаются у представителей разных семейств. Розеточные и похожие на них листья отмечены на таких побегах у видов родов *Alchemilla* L., *Geum* L. Выявлено образование ассимилирующих листьев на безлистных цветоносах. Мы наблюдали у *Carex digitata* L. профиллы с хорошо развитой листовой пластинкой. У *Plantago major* L. описана разновидность var. *phyllostachya* Wallr., которая характеризуется развитием удлинённых листовидных прицветниками (Маевский, 1954).

Формирование придаточных корней в основании аномальных цветоносов мы наблюдали у видов рода *Alchemilla*, *Geum*, *Betonica officinalis* L., *Succisa pratensis* Moench, *Polygonum bistorta* L. Образование вегетативных почек в области цветоноса происходит очень редко (виды рода *Alchemilla*, *Geum*). Однако на основе цветоносов с вегетативными почками, которые становятся почками возобновления, образовались оригинальные варианты моноподиально-розеточной модели и вивипарные формы. Метаморфизированными цветоносами являются столоны *Potentilla anserina* L., *P. reptans* L. (Серебрякова, 1981, 1987). У *Alchemilla pentaphyllea* L. на цветоносах регулярно образуются 1–2 почки возобновления, которые после полегания цветоноса дают начало розеточным побегам. Вивипарные соцветия формируются у *Polygonum viviparum* L.

В условиях культуры в Ботаническом саду МГУ мы наблюдали у *Alchemilla alpina* L. цветоносы, развивающиеся по озимому моноциклическому

типу. В отличие от типичных моноциклических цветоносов они имели большее число узлов до терминального цветка (12–15 при норме 5–6) (рис. 1). В конце вегетационного сезона цветоносы полегали. На нижних узлах формировались эфемерные придаточные корни. Оси с цветками разворачивались весной следующего года. При образовании нетипичных вегетативных побегов первый, реже следующие элементарные побеги имеют удлиненные междуузлия. Придаточные корни иногда эфемерны. У *Alchemilla alpina* отмечены вегетативные побеги с двумя – тремя удлиненными элементарными. Описаны случаи образования на них нормальных пазушных цветоносов и развития боковых полурозеточных вегетативных побегов.

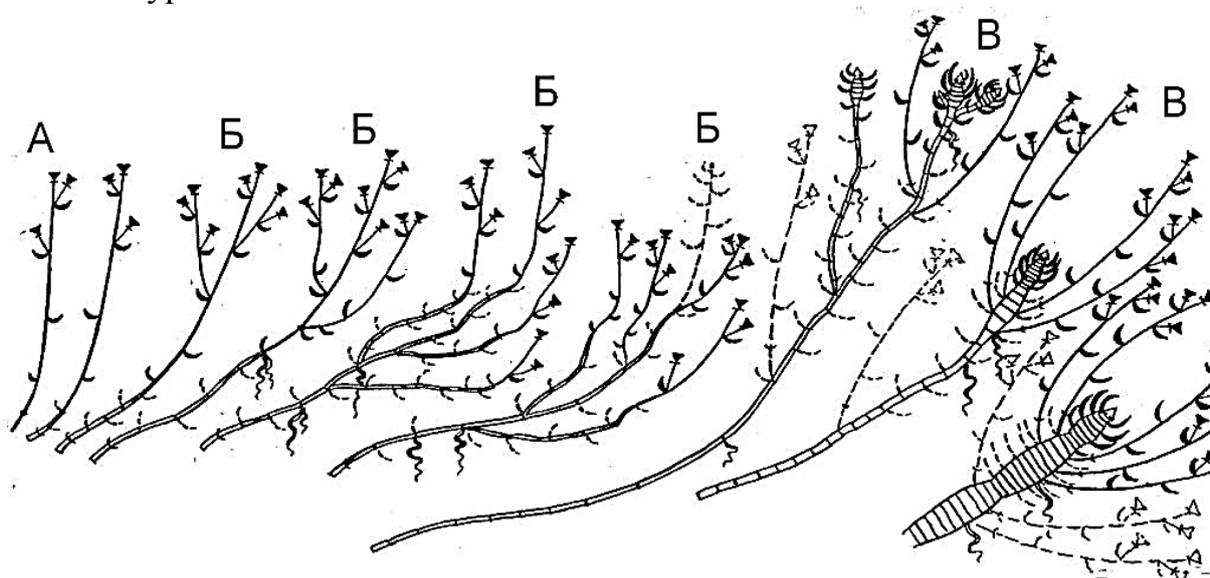


Рис. 1. Варианты боковых побегов *Alchemilla alpina*:

А – моноциклический цветонос; Б – озимые моноциклические генеративные побеги; В – полициклические вегетативные побеги с пазушными цветоносами; заливкой показаны эфемерные органы и структуры; двойной линией отмечены многолетние и многолетние в будущем оси, пунктиром – структуры, разрушенные к моменту наблюдения

Различные варианты повреждения верхушечной почки могут способствовать увеличению частоты встречаемости аномалий. У *Geum rivale* при этом формируются разные генеративные побеги с пролиферациями (рис. 2), особенно в случаях, когда цветоносы образуются из почек, расположенных на границе вегетативной и генеративной зон. При систематизации вариантов таких аномальных побегов предложен подход, базирующийся на представлениях о гомеозисе и гомеозисных структурах (Андреева, Нотов, 2008; Нотов, Андреева, 2013).

Преобразования могут затрагивать разные уровни и элементы системы побегов (вегетативные и генеративные побеги, цветки, отдельные элементы цветков). Кроме случаев полного гомеозиса (цветонос на цветоложе цветка, плодолистки, лепестки, тычинки на пролиферирующей оси цветка, плодолистки в области венчика), обнаружены различные варианты неполного гомеозиса (структуры в разной степени сочетающие признаки листьев срединной

формации, листочков подчашия, чашелистиков, лепестков и чашелистиков, тычинок и лепестков). На разных уровнях боковых побегов комбинируются признаки элементов цветоноса и скелетных осей (Андреева, Нотов, 2008; Нотов, Андреева, 2013).

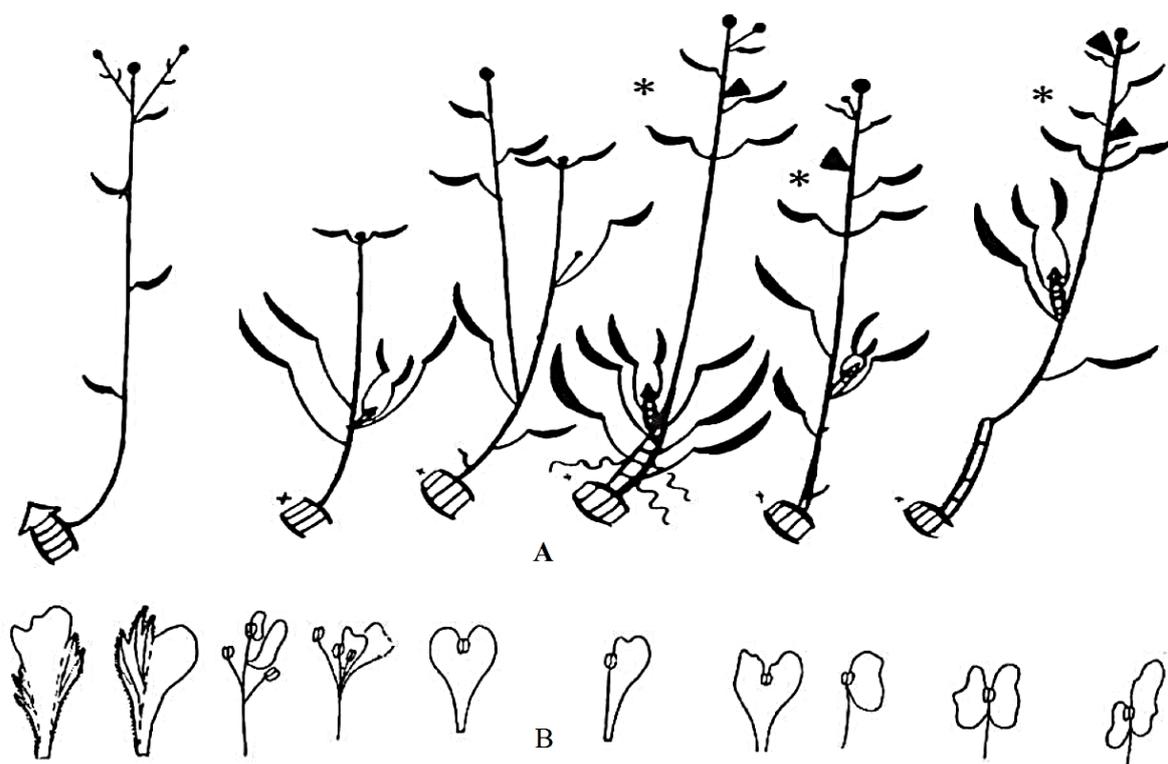


Рис. 2. Некоторые варианты аномалий генеративной сферы *Geum rivale*:

А – цветоносы, крайний слева – вариант нормального строения; * – пролиферирующие цветки; ▼ – гомеозисные структуры, сочетающие разные элементы цветка (В); × – погибающая верхушечная почка; скобкой с заливкой обозначены листовые пластинки листьев и листовидных структур; тонкой скобкой – черешки; кружочки – цветки; заливкой показаны эфемерные органы и структуры; двойной линией отмечены многолетние и многолетние в будущем оси

Проведен анализ характера расположения аномальных цветков в тирсах *Alchemilla monticola* Opiz (Нотов, Андреева, 2007). Сложные комбинированные типы аномалий и варианты с глубоким изменением структуры цветка (листовидная структура на месте терминального цветка, пролиферирующие цветки) чаще встречаются на 1–2-м порядках ветвления (Нотов, Глазунова, 1994; Нотов, Андреева, 2013). На данном уровне более вероятно нарушение типичных гормональных градиентов, играющих существенную роль в дифференциации разных типов побегов у моноподиально-розеточных растений.

Увеличение частоты встречаемости аномальных цветков на высоких порядках ветвления цветоносов манжеток связано с возрастанием доли трехчленных цветков и более частым изменением структуры элементов у четырехчленных цветков на этих уровнях. Отмечено отсутствие двух- и трехчленных цветков на первом порядке ветвления цветоносов *Alchemilla monticola* и очень низкая частота их встречаемости на 2-м и 3-м порядках. Наблюдается

увеличение частоты встречаемости двух- и трехчленных цветков на более высоких порядках ветвления. Максимальные частоты зарегистрированы на 11–12-м порядках (Нотов, Андреева, 2007, 2013). Пятичленные цветки чаще всего встречаются на 1-м порядке ветвления, на более высоких порядках их частота уменьшается. Только на 1–2-м порядках ветвления обнаружены шести- и семичленные цветки.

Аналогичное распределение аномальных цветков отмечено у *Potentilla erecta* (L.) Rausch. Описанный характер расположения цветков с разным строением околоцветника, по-видимому, обусловлен постепенным уменьшением морфогенетической активности и общего размера флорального апекса на более высоких порядках ветвления в многочленных монохазильных и ди-хазильных группах. Возрастает вероятность увеличения числа зачатков на низких порядках ветвления и уменьшения их числа на высоких порядках ветвления.

Таким образом, многие аномальные варианты генеративных структур моноподиально-розеточных растений могут быть связаны с «наложением» морфогенетических алгоритмов двух основных типов побегов, характерных для этой архитектурной модели. В этой связи увеличивается частота встречаемости гомеозисных вариантов. Распределение аномальных цветков с разным числом элементов в пазушных многоцветковых тирсах зависит от порядка ветвления осей.

Библиографический список

Андреева Е. А., Нотов А. А. Гомеозисные варианты аномальных структур генеративной сферы *Geum rivale* L. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 10. № 31 (91). С. 143–146.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. 8-е изд. М.; Л., 1954. 824 с.

Нотов А. А., Андреева Е. А. Аномалии генеративных структур у моноподиально-розеточных розоцветных (Rosaceae: Rosoideae). Тверь: Твер. гос. ун-т, 2013. 198 с.

Нотов А. А., Андреева Е. А. Особенности расположения аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* Oriz // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 6. № 22 (50). С. 205–216.

Нотов А. А., Глазунова К. П. Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1994. С. 45–63.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–178.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ, 1987. С. 3–19.

Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 3. Вып. 6. С. 51–65.

Черноброва О. Б., Петухова Л. В. Особые случаи бокового ветвления моноподиально-розеточных растений // Флора и растительность южной тайги. Тверь: Изд. ТвГУ, 1991. С. 96–99.

ТИПЫ РАЗВИТИЯ СОЦВЕТИЙ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *COELOGYNE* LINDL. (ORCHIDACEAE JUSS.)

В. А. Коваль, Г. Л. Коломейцева

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН,
vladimirkovall@yandex.ru, kmimail@mail.ru

На основании изучения 37 коллекционных видов из рода *Coelogyne* Lindl. выделено пять типов образования соцветий: протерантный, синантный, гистерантный, коловантный и гетерантный (боковой). Боковые соцветия без утолщения базальных участков главной оси отмечены у видов из секций *Tomentosae* и *Coelogyne*. У представителей рода *Coelogyne* впервые описан коловантный тип формирования верхушечного соцветия на примере *C. cristata* var. *hololeuca* Rchb. f.

Ключевые слова: орхидные, система побегов, верхушечное соцветие, протерантный, гистерантный, синантный, коловантный, гетерантный.

TYPES OF INFLORESCENCE DEVELOPMENT IN THE GENUS *COELOGYNE* LINDL. (ORCHIDACEAE JUSS.)

V. A. Koval, G. L. Kolomeitseva

N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS

Based on the study of 37 collection species of the genus *Coelogyne* Lindl. five types of apical inflorescence formation were identified: proteranthous, hysteranthous, synanthous, kolovanthous and heteranthous. Lateral inflorescences without thickening of the basal parts of the main axis were noted in *Coelogyne* from the sections *Tomentosae* and *Coelogyne*. The kolovanthous type of formation of the apical inflorescence was found in *C. cristata* var. *hololeuca* Rchb. f. in the first time.

Keywords: orchids, shoot system, type of terminal inflorescence, proteranthous, hysteranthous, synanthous, heteranthous, kolovanthous.

Растения рода *Coelogyne* Lindl. (Orchidaceae Juss.) привлекают внимание исследователей и садоводов-практиков во всём мире, т. к. эти корневищно-травянистые многолетники можно культивировать на субстрате и без субстрата, при высокой и низкой относительной влажности воздуха, на солнце и на рассеянном свете. Как декоративные растения, они могут конкурировать с

Cattleya Lindl. и *Phalaenopsis* Blume, отличаются оригинальной формой цветков, окраска которых варьирует от белой и жёлтой до зелёной и коричневой, цветки иногда со сладким ароматом. Для большинства видов характерно довольно большое количество цветков от среднего до крупного размера, а также цветение в зимне-весенний и весенне-летний периоды.

Первые растения данного рода появились в коллекции лаборатории тропических и субтропических растений ГБС РАН в 1947 году. В настоящее время коллекция рода *Coelogyne* ГБС насчитывает 37 видов из 15 секций, относящихся к различным экологическим группам (наземные, литофиты, факультативные эпифиты и эпифиты) (Коломейцева, Коваль, 2022).

Dressler (1981) относит род *Coelogyne* к подсемейству Epidendroideae, трибе Coelogyneae, подтрибе Coelogyninae, представители рода разделены на 22 секции (Clayton, 2002). В род входят 182 вида симподиально нарастающих орхидей с эллиптическими, цилиндрическими или округлыми псевдобульбами, имеющими гладкую, ребристую и волнистую поверхность, одно утолщенное междоузлие и несущими на вершине один или два настоящих листа. *Coelogyne* встречаются в тропической Азии, Индонезии и на островах юго-западной части Тихого океана (рис. 1). Максимум видового разнообразия рода зафиксирован на островах Суматра и Калимантан (Alrich, Higgins, 2008). Они произрастают в торфяно-болотистых, смешанных диптерокарповых, вересковых и мшистых горных лесах, предпочитают влажные, тенистые места на камнях и деревьях, а также растут на довольно открытых местах, на гранитных и карбонатных породах, могут подниматься в горы до высоты 3300 м над уровнем моря.



Рис. 1. Распространение рода *Coelogyne* в Индии, Юго-Восточной Азии и Шри-Ланке (вставка)

Жизненной формой *Coelogyne*, согласно методике Е. С. Смирновой (1990) является корневищное растение с дихазиальной, монохазильной или ди-, монохазильной системой побегов, каждый побег имеет одно бульбовидно утолщенное междоузлие, непосредственно под ним узлы сближены. Соцветие верхушечное или боковое, состоящее из нескольких или многих цвет-

ков, часто зацветающее до разрастания псевдобульбы. Соцветие у *Coelogyne* обычно – простая брактеозная кисть с акропетально распускающимися цветками.

У многих видов *Coelogyne* рост соцветия и цветение явно опережает полное развитие листьев и утолщение псевдобульбы – протерантный тип развития (рис. 2а). Наиболее часто встречается тип развития верхушечного соцветия, при котором элементы вегетативной и генеративной сферы развиваются одновременно – синантный тип развития (рис. 2б). Имеются виды, у которых сначала полностью разворачивается лист и дорастает до конечных размеров вегетативный участок побега, и лишь тогда начинается рост соцветия и цветение – гистерантный тип развития (рис. 2в). У некоторых видов *Coelogyne* образуются не верхушечные, а боковые (гетерантные) соцветия, которые развиваются из 1–3 корневищных почек в основании псевдобульбы (рис. 2г). После цветения такие боковые соцветия полностью отмирают, но иногда, при сбое ритма развития, в основании бокового соцветия наблюдается присутствие недоразвитой псевдобульбы (Коломейцева, 2004, 2005). В системе побегов с чередующимися стерильными (никогда не развивающимися соцветиями) и фертильными недоразвитыми побегами нами выявлен особый тип образования верхушечного соцветия – коловантный (рис. 2д).

В качестве примера протерантного типа развития верхушечного соцветия рассмотрим *C. fuscescens* var. *fuscescens* Lindl. Орхидея обитает в Непале, Северо-Восточной Индии, Бутане, Мьянме (Тенассерим), Китае и Северо-Восточном Таиланде. Эпифит на стволах деревьев, растёт на высоте 600–1800 м над уровнем моря. Симподиально нарастающий короткочерневищный эпифит среднего размера с дихазальной, однопорядковой, малометамерной системой побегов. Псевдобульбы гладкие, прямостоячие, цилиндрические и плотно прижаты друг к другу. Настоящих листьев два, они зеленые, острые, продолговато-эллиптические с хорошо выраженными жилками. Соцветие верхушечное, молодая растущая псевдобульба с разворачивающимися листьями развивается после образования соцветия и цветения.

Примером гистерантного типа развития верхушечного соцветия может служить *C. fimbriata* Lindl., обитающая в Непале, Северо-Восточной Индии, Мьянме, Китае, Таиланде, Камбодже, Лаосе, Вьетнаме, Малайзии. Она растёт как эпифит на ветвях деревьев во влажных, тенистых лесах на высоте 640–2300 м над уровнем моря. Симподиально нарастающий длинночерневищный эпифит небольшого размера с дихазальной, однопорядковой, многометамерной системой побегов. Псевдобульбы гладкие, эллиптические, плотно расположенные. Листьев два, они острые, продолговато-эллиптические, с пятью жилками. Соцветие верхушечное, рост генеративного побега начинается только после того, как полностью сформировался вегетативный участок побега, то есть произошло утолщение междуузлия псевдобульбы, а листья достигли своих окончательных размеров.

Синантный тип развития верхушечного соцветия мы рассмотрим на примере *C. mooreana* Rolfe, эндемике Вьетнама. Местом обитания этого вида являются высокогорные регионы на высоте 1200–1500 м над уровнем моря, растения встречаются только на экранированных склонах под пологом многоярусного древостоя (Коломейцева, Кузнецов, 2006).

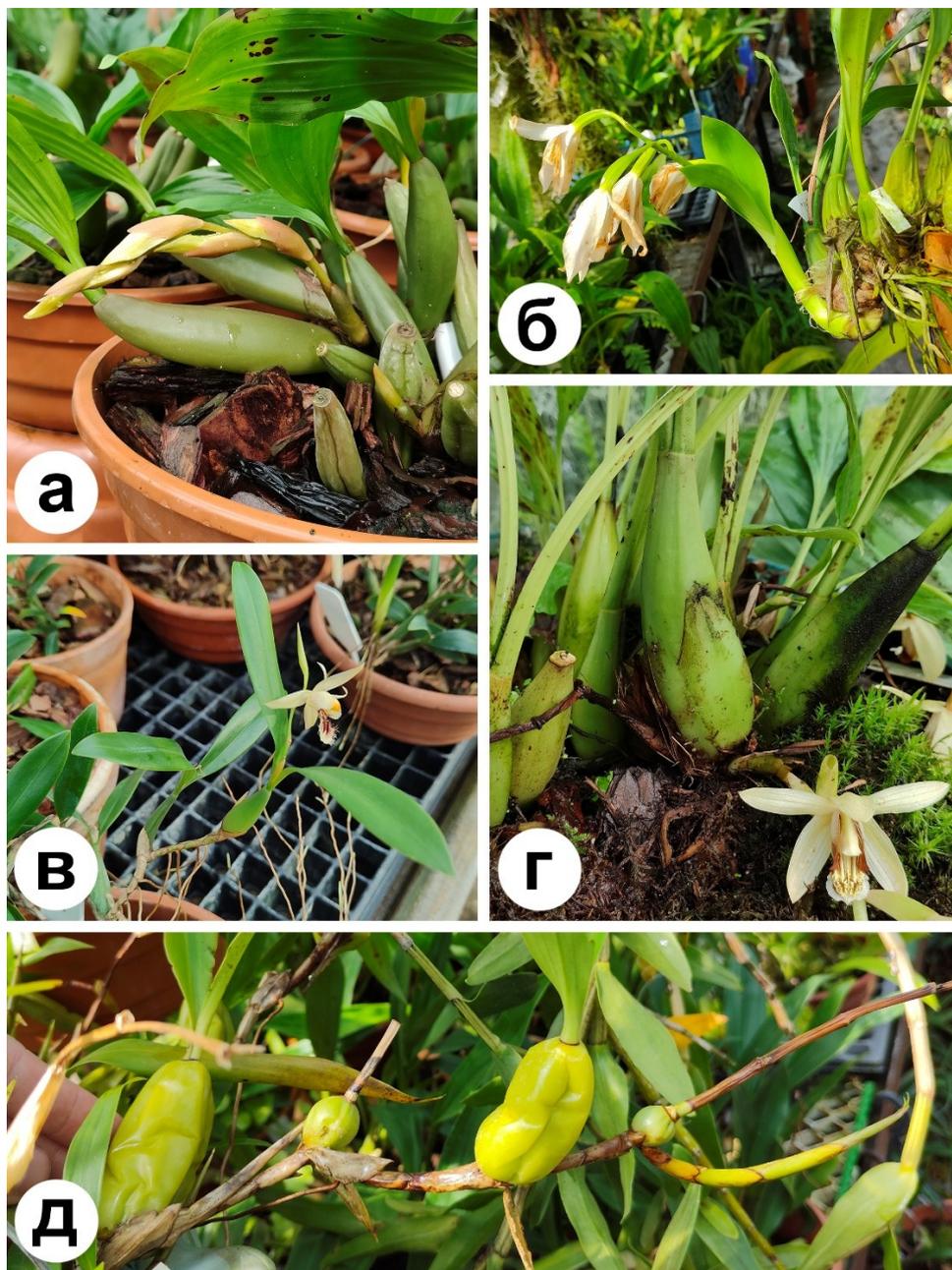


Рис. 2. Типы развития соцветий у *Coelogyne*:

а – протерантный; б – синантный; в – гистерантный; г – гетерантный (боковое соцветие); д – коловантный

C. mooreana является симподиально нарастающим короткочерневищным эпифитом среднего размера с дихазальной, однопорядковой, малометамерной системой побегов. Псевдобульбы яйцевидные, плотно прижаты друг к другу, имеют неглубокие борозды. Листья эллиптически-ланцетные, складча-

тые, с хорошо выраженными продольными жилками. Рост и развитие генеративного побега начинается одновременно с утолщением междоузлия псевдобульбы и выходом листьев из трубки.

Коловантный тип образования верхушечного соцветия выявлен нами у *C. cristata* var. *hololeuca* Rchb.f. Эта орхидея, обитающая на больших высотах (1600–2000 м) в восточных Гималаях, Тибете, Непале, Китае, является симподиально нарастающим длиннокорневищным эпифитом среднего размера с ди-, монохазальной, двупорядковой, многомерной системой побегов. Псевдобульбы гладкие, яйцевидные. Листья эллиптически-ланцетные, острые, слегка волнистые, без ярко выраженного черешка. Соцветие верхушечное, рост и развитие генеративного побега происходит по генеративно-опережающему (гистерантному) типу с образованием недоразвитых псевдобульб, которые чередуются с нормальными, полноразмерными, но стерильными побегами. Постоянное чередование стерильного и фертильного побегов дает основание считать этот тип образования соцветия коловантным (от греч. колос – поврежденный, ущербный и антос – цветок) (Коломейцева, 2004).

Боковые (гетерантные) соцветия, развивающиеся из почек в основании псевдобульб, характерны, в основном, для представителей секции *Tomentosae*. После цветения цветоносный побег отмирает. В качестве примера рассмотрим образование бокового соцветия у *C. tomentosa* Lindl. Эта орхидея распространена на Малайском архипелаге и полуострове Малакка (Смирнова, 1990). На острове Ява встречается на стволах деревьев, на крупных ветвях, на крутых известняковых скалах в горных лесах на высоте 1500–2100 м над уровнем моря. Симподиально нарастающий короткорневищный эпифит среднего размера с ди-, монохазальной, двупорядковой, малометамерной системой побегов. Псевдобульбы яйцевидные, слегка сплюснутые, имеют неглубокие борозды. Листьев два, они продолговато-эллиптические, острые, 5–7 жилчатые. Генеративный побег возникает из пазушной почки одного из влагалищных листьев в основании утолщенного междоузлия (псевдобульбы). Он направлен вертикально вниз, несёт 20–25 цветков, сразу после цветения засыхает. Примером образования бокового соцветия может служить также *C. cristata* Lindl. из секции *Coelogyne*.

Таким образом, на основании изучения коллекционных видов из рода *Coelogyne* выделено 5 типов образования соцветий (протерантный, синантный, гистерантный, гетерантный и коловантный); коловантный тип образования верхушечного соцветия у *C. cristata* var. *hololeuca* описан нами впервые.

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (122042700002-6) на базе УНУ "Фондовая оранжерея"

Библиографический список

Коломейцева Г. Л. Типы развития терминальных соцветий в семействе Orchidaceae Juss. // Конструкционные единицы в морфологии растений: материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 171–174.

Коломейцева Г. Л. Архитектурная модель с детерминированными и недетерминированными побегами в подсемействе Epidendroideae Lindl. (Orchidaceae Juss.) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 151–187.

Коломейцева Г. Л., Коваль В. А. *Coelogyne speciosa* subsp. *fimbriata* (J. J. Sm.) Gravendeel (Orchidaceae) в коллекции фондовой оранжереи ГБС РАН // XII Международная научная конференция «Охрана и культивирование орхидей», 2022. С. 12–13.

Коломейцева Г. Л., Кузнецов А. Н. Орхидная флора горных тропических лесов: распределение по высотным поясам и адаптивные реакции в интродукции // Биоразнообразии Вьетнама: материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам. М.; Ханой: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 116–142.

Смирнова Е. С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. С. 126–144.

Alrich P. W. Higgins: eds. D. Hansen et al. The Marie Selby Botanical Gardens illustrated Dictionary of Orchid Genera. Ithaca, London: Cornell Univ. Press, 2008. 482 p.

Clayton D. The genus *Coelogyne*. A Synopsis Borneo: Natural History Publications; Kew: The Royal Botanic Gardens, 2002. Pp. 47–170.

Dressler R. L. The Orchids natural history and classification. L.: Harvard Univ. press, 1981. 332 p.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ *INULA MACROPHYLLA* KAR. ET KIR.

С. Рахимов, Дж. Зарифи

Таджикский национальный университет, safarbek47@mail.ru

Приводятся данные о поливариантности онтогенеза *Inula macrophylla* Kar. et Kir. – девясила крупнолистного, одного из эдификаторов травяных сообществ полусаванн Южного Памиро-Алая. Установлено, что онтоморфогенез особей *I. macrophylla* может протекать по трем основным путям, включающим 27 возможных вариантов.

Ключевые слова: *Inula macrophylla*, онтогенез, период развития, полусаванна, Памиро-Алай.

FEATURES OF ONTOGENESIS AND POLYVARIETY OF DEVELOPMENT OF SPECIMENS OF *INULA MACROPHYLLA* KAR. ET KIR.

S. Rakhimov, J. Zarifi
Tajik National University

The data on ontogenesis polyvariance of *Inula macrophylla* Kar. et Kir., one of the edificators of herbaceous communities of the semi-savannas of the Southern Pamir-Alai. It has been established that the ontomorphogenesis of *I. macrophylla* individuals can follow three main pathways, including 27 possible variants.

Key words: *Inula macrophylla*, ontogeny, period of development, semi-savannas, Pamir-Alai.

В составе флоры Таджикистана отмечено 10 видов рода *Inula* L. – девясила (Чукавина и др., 1988). Они распространены от крупнозлаковых полусаванн до пояса шибляка и даже термофильных арчовников. Формации девясила фрагментарно распространены по всей территории Южного Памиро-Алая (Сафаров, 2017). Девясил крупнолистный – *Inula macrophylla* Kar. et Kir. часто выступает доминантом и субдоминантом в травяном покрове полусаванн.

Виды рода *Inula* имеют важное практическое значение как кормовые, пищевые, лекарственные, медоносные и ценозообразующие растения. Многие относятся к числу важнейших сенокосных растений (Пастбища и сенокосы..., 1977; Рахимов и др. 2020). Несмотря на широкое распространение видов рода *Inula* в Памиро-Алае вопросы особенностей их биоморфологии остаются не исследованными. Изучение онтогенеза видов позволит установить ход развития рода *Inula* в Памиро-Алае (Рахимов, 2021) и обоснованно описать механизм приспособления этих растений к различным условиям среды, а также разработать рекомендации по рациональному использованию девясиловых сообществ как биологического ресурса.

Онтогенез *I. macrophylla* изучен в различных эколого-фитоценологических условиях Южного Таджикистана, согласно представлениям Т. А. Работнова (1950) с оригинальными дополнениями С. Рахимова (1990). Этапы онтоморфогенеза в нашей работе классифицируются с использованием понятий «путь», «вариант». Путь – конкретная реализация онтоморфогенеза в пределах одной особи; вариант – направление развития, обусловлено морфологическим строением особей.

Плод *I. macrophylla* как и у всех представителей семейства Asteraceae, семянка. Волоски или щетинки, которые окружают основание венчика, превращаются в хохолок, позволяющий семянкам далеко разноситься по ветру – анемохория (Васильченко, 1950).

В условиях Южного Таджикистана семена *I. macrophylla* созревают порозному. В поясе полусаванн и шибляка – в конце мая – начале июня; в поясе орешников и арчевников – в июле и августе. Для успешного прорастания семян необходима стратификация. Прорастают семена в апреле следующего года; в Заилийском Алатау в зависимости от высоты в различное время (Синицина, 1976). По нашим данным вес 1000 семян составляет 1,10 г. Прорастание семян надземное.

Проросток (р) – однопобеговое розеточное растение с двумя семядольными и 2–3 простыми ассимилирующими, длинночерешковыми листьями.

Терминальная почка укороченной оси прикрыта основаниями листьев. Семядольные листья продолговато-лопатчатые, цельные, длиной 1,2–1,5 см, шириной 0,5–0,8 см. Поверхность их гладкая, жилкование сетчатое. Ассимилирующие настоящие листья длиной 5–7 см, цельнокрайние, округло-яйцевидные или ромбической формы, голые, гладкие, край слегка зубчатый. Гипокотиль слабо выражен, его длина не превышает 0,1–0,2 см. Главный корень достигает 1,5–1,9 см в длину. Длительность состояния 7–15 дней.

В **ювенильное (j)** состояние растения переходят в год прорастания семян после отмирания семядольных листьев. Это однобоговые моноподиально нарастающие розеточные растения с 2–5 поочередно расположенными длинночерешковыми листьями. Листовая пластинка нижних достигает 3–5 см в длину с длинным черешком 2–3 см, верхних – 8–15 см, черешок 4–5 см. Вегетация обычно заканчивается в начале июня. Главный корень слабо ветвится, по всей длине образуются тонкие боковые корни I и II порядков. Длительность состояния 2,5–3 месяца.

На второй год особи *I. macrophylla* переходят в **имматурное (im)** онтогенетическое состояние. Растения продолжают нарастать моноподиально. Терминальная почка находится в почве на глубине 2–3 см и прикрыта сохранившимися остатками листьев от прошлогодней вегетации и основаниями черешков листьев текущего прироста. В пазухах верхних крупных листьев годовичного прироста закладываются открытые почки.

После вегетации розеточные листья отмирают, а базальная часть побега вытягивается в субстрат. В подземной сфере начинает формироваться каудекс. Он образуется за счет утолщения верхней части гипокотыля и базальной части первичного побега с боковыми почками. Диаметр каудекса не превышает 0,2–0,3 см. Длина главного корня более 10 см. Длительность состояния 1 год.

На 3 год растения переходят в **виргинильное (v)** онтогенетическое состояние. Начиная с этого времени, у особей *I. macrophylla* наблюдается поливариантность развития (рис. 1), определяющая дальнейший путь онтоморфогенеза.

1. Нарастание моноподиальное происходит за счет верхушечных почек главного и боковых побегов. Особи ветвятся. Базальные части боковых побегов ортотропные в числе 1–3, разворачиваются из пазушных почек на прошлогоднем годовичном приросте. Формируется моноподиально-розеточно-стержнекорневое растение с многоглавым ортотропным каудексом. Такая онтобиоморфа формируется обычно в условиях низкой антропогенной нагрузки.

2. Нарастание симподиальное происходит в результате отмирания верхушечной почки главного розеточного побега. Особи ветвятся за счет образования 2–4 боковых побегов, которые разворачиваются из почек прошлогодних годовых приростов. Базальные части боковых побегов плагиотропные. Формируются симподиально-розеточно-стержнекорневое растение с многоглавым плагиотропным каудексом. Такая онтобиоморфа развивается в условиях умеренной пастбищной дигрессии.

3. Нарастание симподиальное происходит за счет не ежегодного перевершинивания розеточного побега. Ветвления нет. Формируется симподиально-розеточно-стержнекорневое растение с одноглавым простым каудексом. Такая онтобиоморфа обычно развивается в условиях повышенного антропогенного воздействия (пастьба).

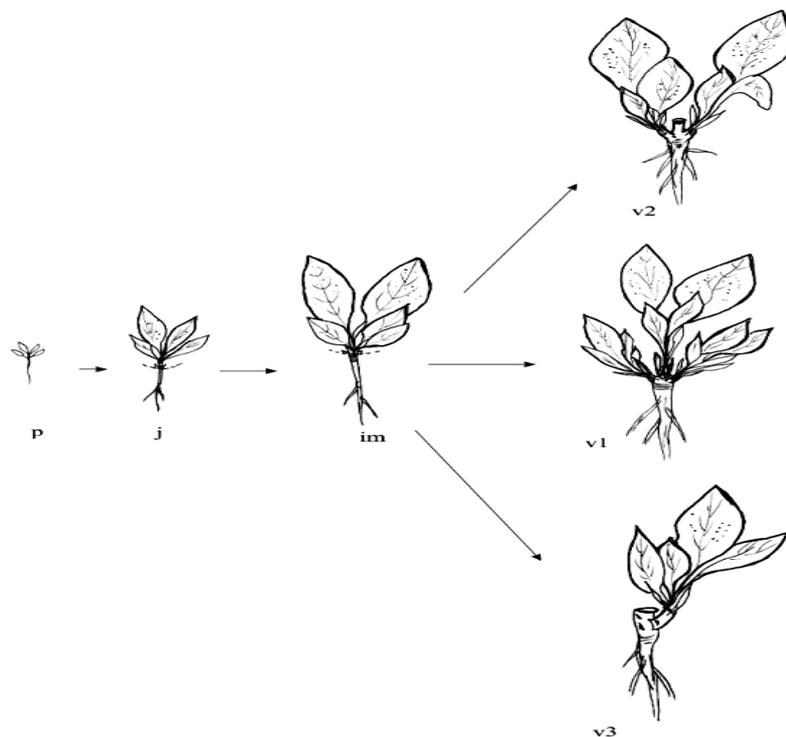


Рис. 1. Поливариантность развития особей *Inula macrophylla*: онтогенетические состояния: p – проросток; j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; стрелка – переход одного онтогенетического состояния в другое и различные пути развития

Онтогенез большинства особей этого вида проходит по первому пути развития.

1 путь. Развитие онтобиоморфы с ортотропным многоглавым каудексом. Онтогенез этой онтобиоморфы схематично представлен на рисунке 2.

Виргинильные особи ветвятся. Первичная особь образуется в результате моноподиального нарастания ортотропного главного побега и развития боковых, появившихся из зимующих почек, расположенных на каудексе.

Молодые генеративные особи (g_1) представляют собой малопобеговые особи высотой до 80 см. Зачатки элементов соцветия закладываются в терминальной почке розетки за год до цветения.

Первым зацветает главный побег, затем один, реже два боковых побегов. Главный монокарпический побег – полурозеточный, полициклический, боковой – дициклический. Таким образом, в типе монокарпические побеги ортотропные, дициклические. В первый год формируется розеточная часть побега, на второй – полурозеточная и удлиненная, облиственная, несущая соцветие. Нередко, розеточная фаза побега может быть продолжительной, в

этом случаи побеги возобновления трициклические. На 4–5 год особи *I. macrophylla* зацветают, нередко темпы развития в прегенеративном периоде ускоренные.

Побег заканчивается разветвленным сложным соцветием. Зацветание корзинок начинается сверху и идет в базипетальном порядке.



Рис. 2. Развитие онтобиоморфы *Inula macrophylla* с ортотропным многоглавым каудексом: обозначения те же, что на рис. 1

Растения в этом состоянии представлены разветвленным вертикальным каудексом длиной 5–8 см из 2-х глав (каудикул) толщиной 2–3 см. Главный корень с хорошо выраженной продольной ребристостью и морщинистостью, длиной до 80–90 см. В этом состоянии растения находятся 4–5 лет.

На 7–9 год растения переходят в **средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g₂)**. У особи образуется 3–7 полурозеточных ди-, трициклических монокарпических и 3–6 боковых вегетативных розеточных побегов. Высота растений достигает 180–200 см. Главный корень хорошо выражен, длиной более 100 см, в диаметре более 5–10 см. Боковые корни также удлиняются и утолщаются. Акронекроз отцветших побегов вызывает разрушение центральной части каудекса. В результате появляются очаги отмерших

резидов и тканей, образование лакун и трещин. Длительность состояния превышает 14–16 лет.

Растения **старого генеративного состояния (g_3)** высотой 100–120 см. Побеги образуются как из почек возобновления, расположенных на последних годовых приростах, так и из спящих почек, сохранившихся на каудексе. У особи насчитывается 3–5 монокарпических ди- или трициклических и 2–4 вегетативных розеточных побегов. Длина листовой пластинки удлинённой части не превышает 2–3 см. Парциальные соцветия, не образуются.

В подземной сфере многолетние части ортотропного каудекса продолжают разрушаться. На каудикулах образуются придаточные корни. Растения находятся в данном онтогенетическом состоянии не более 5 лет.

Растения в **субсенильном (ss)** состоянии представлены невысокими симподиально нарастающими особями, состоящим из 2–4 вегетативных, не переходящих к цветению розеточных побегов с 4–5 листьями на черешках 8–10 см длиной. Возобновление происходит за счёт спящих почек, расположенных на многолетних частях каудекса. Главный корень вместе с каудексом и отдельными его главами полностью партикулирует. В результате полного продольного разрушения целостности образуются дочерние неомоложенные партикулы. Жизнеспособность каждой из них обеспечивается сохранившимися частями главного и придаточных корней.

Особи **сенильного** состояния (s) представляют собой совокупность близкорасположенных неомоложенных партикул. У них формируются 1–2 розеточных побега имматурного или ювенильного облика. Постгенеративный период длится 2–3 года.

Таким образом, онтогенез особей *I. macrophylla* полный с прохождением всех онтогенетических состояний, длительностью не более 35 лет. По темпам развития наиболее продолжителен генеративный период.

2 путь. Развитие онтобиоморфы с *плагиотропным каудексом*. Становление такой онтобиоморфы начинается в виргинильном состоянии (рис. 1, 3). Отличительная особенность этой биоморфы заключается в формировании не только ди- и трициклических, но и полициклических побегов в условиях с плотной задернованной почвой при низкой антропогенной нагрузке, когда темпы развития особей замедляются из-за наличия большого числа конкурентов и невозможности свободного развития особи.

Растения нарастают симподиально с образованием ди-, три- и полициклических монокарпических побегов. Продолжительное нарастание осей каудекса приводит к увеличению их длины и удалённому положению друг от друга, а снижение контрактильной деятельности главного корня – к их поверхностному, плагиотропному положению. Онтогенез полный, растения последовательно проходят все онтогенетические состояния. Полная партикуляция наступает в старом генеративном состоянии (g_3). В таких условиях особи и партикулы способны к длительному существованию в ценозе. Онтогенез некоторых растений может длиться более 40 лет.

3 путь. Развитие онтобиоморфы с одноглавым каудексом. Формирование такой онтобиоморфы связано с развитием одного, реже двух моно-, дидицических монокарпических побегов возобновления (рис. 4). До первого цветения особи нарастают моноподиально. Цветение и плодоношение не приводят к гибели особи. После отмирания надземной части побега до зоны возобновления ежегодно развивается один новый побег, который продолжает нарастание единственной оси каудекса. Формируется одноглавый (простой) многолетний каудекс в виде системы резидов разных порядков.

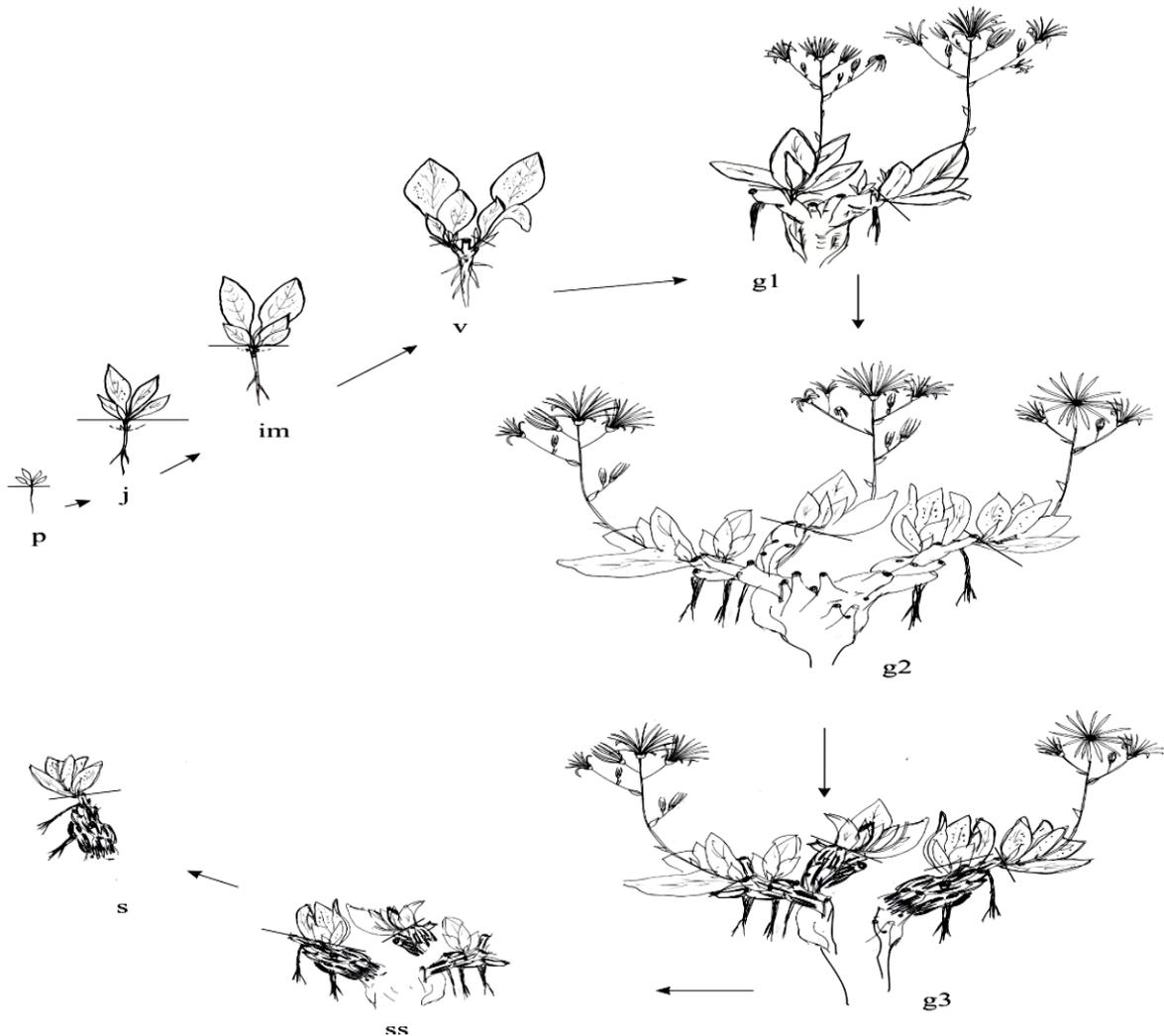


Рис. 3. Развитие онтобиоморфы *Inula macrophylla* с плагиотропным каудексом: обозначения те же, что на рис. 1

Для особей характерно длительное развитие в старом генеративном (g_3) и субсенильном (ss) онтогенетических состояниях.

Помимо вышесказанного, для особей *I. macrophylla* отмечены различные переходы из одного онтогенетического состояния в другое. Как правило, пропуски отдельных состояний начинаются с молодого генеративного состояния (g_1) и могут продолжаться до старого генеративного состояния (g_3); в этом случае онтогенез особей сокращенный. В неблагоприятных местообита-

ниях (перевыпас и раннее сенокошение) у растений не каждый год формируются генеративные побеги, что приводит к пропускам в цветении особей.

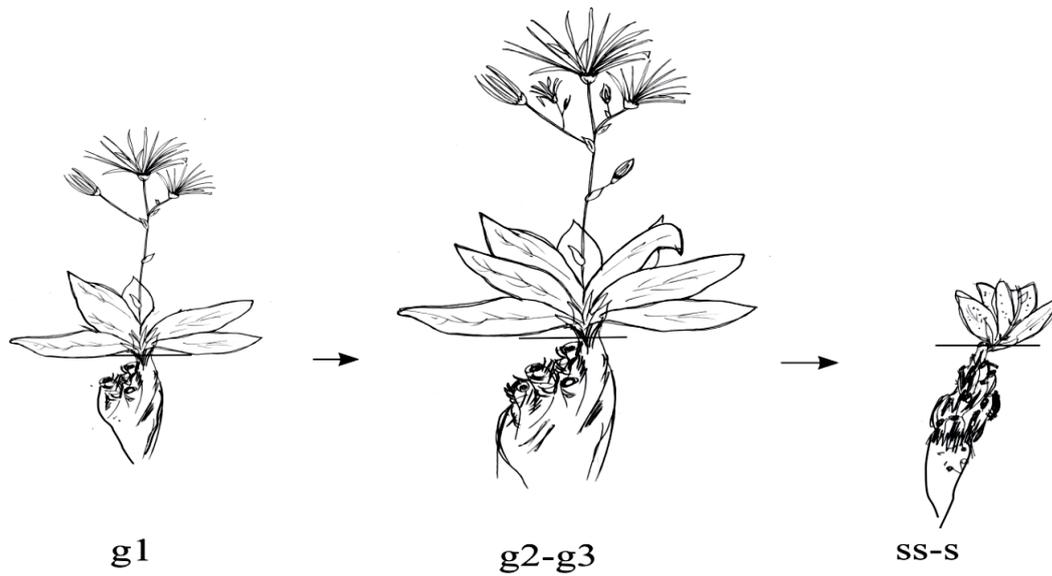


Рис. 4. Развитие онтобиоморфы *Inula macrophylla* с одноглавым каудексом: обозначения те же, что на рис. 1

Соотнося смену основных типов развития онтобиоморф *I. macrophylla* в ходе индивидуального развития, мы установили, что онтоморфогенез данного вида может идти по трем основным путям развития, включающим 27 возможных вариантов (рис. 5).

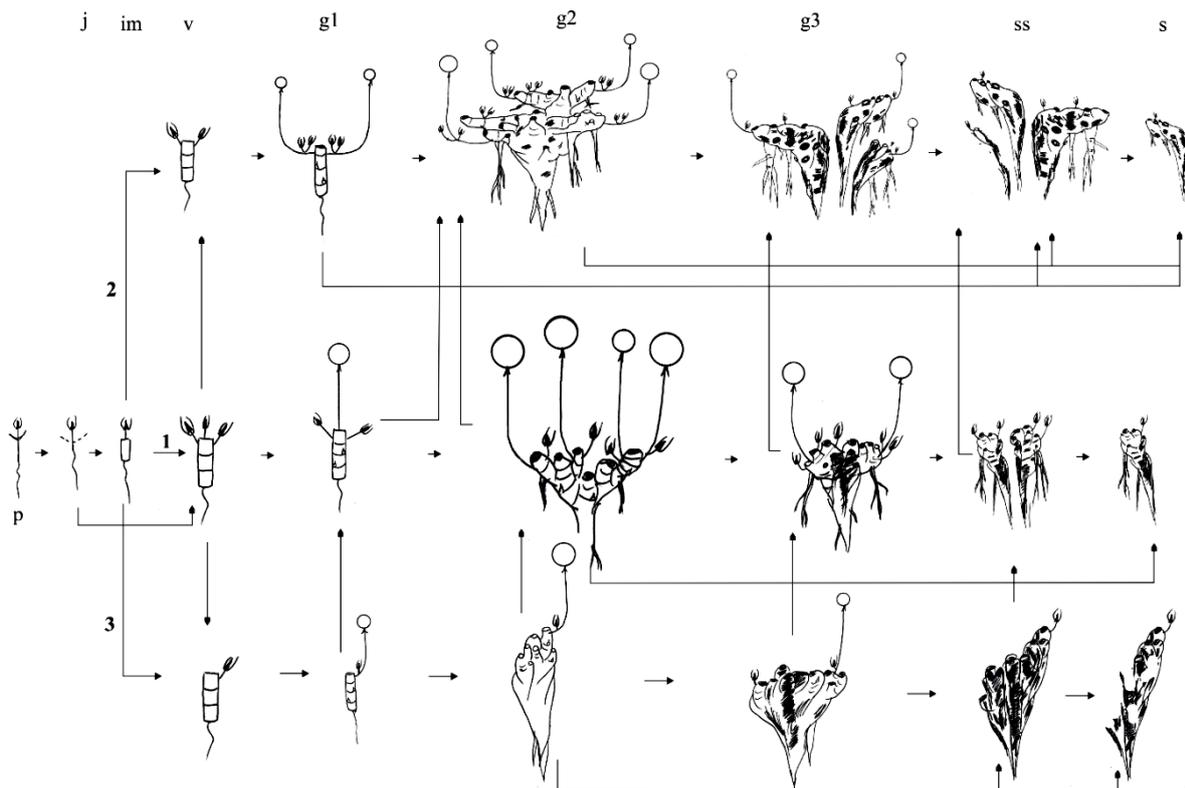


Рис. 5. Поливариантность онтогенеза особей *Inula macrophylla*: обозначения те же, что на рис. 1

Таким образом, для *I. macrophylla* характерны следующие особенности: семенной способ самоподдержания ценопопуляций; короткий прегенеративный период; длительное пребывание в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии; быстрое старение особей; онтоморфогенез особей по трем путям, включающим 27 возможных вариантов.

Библиографический список

- Васильченко И. Т. Сорные растения Таджикистана М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т.1. 451 с.
Пастбища и сенокосы Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1977. 257 с.
Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6, С. 8–204.
Рахимов С. Методика определения календарного возраста для многолетних стержнекорневых травянистых растений на примере прангоса зеравшанского // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1990. №1 (118). С 45–47.
Рахимов С., Зарифи Дж. Девясилловые пастбища и сенокосы Таджикистана // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2020. №2 (209). С. 7–12.
Рахимов С., Зарифи Дж. Онтогенез вида *Inula macrophylla* Kar.et Kir. // Изв. АН РТ. Отд. биол. и мед. наук. 2021. №1 (212). С. 15–22.
Сафаров Н. М. Формация девясильника (*Inula macrophylla*) // Флора и растительность Южного Памиро-Алая. Душанбе: Дониш, 2017. С. 232–233.
Синицина В. Г. Морфологические особенности девясила высокого, произрастающего в Заилийском Алатау // Тр. Ин-та ботаники Каз. ССР. Алма-Ата: Наука, 1976. Т. 35. С. 80–87.
Чукавина А. П. и др. Флора Таджикской ССР. М.–Л.: Наука, 1988. Т. IX. С. 295–309.

ОНТОГЕНЕЗ *ALLIUM TRAUTVETTERIANUM* НА ХРЕБТЕ ХАЗРАТИШОХ (ТАДЖИКИСТАН)

Ш. ДЖ. Куллаев¹, М. Т. Бобоев²

¹Кулябский государственный университет имени Абуабдуллох Рудаки, kullaev_79sh@mail.ru

²Хатлонский научный центр НАН Таджикистана, b_mario@mail.ru

В горных условиях хр. Хазратишох изучен онтогенез особей *Allium trautvetterianum* Regel. Описано строение луковицы в онтогенезе особи. Дана биометрическая характеристика *A. trautvetterianum*. Установлено, что для *A. trautvetterianum* характерен неполный онтогенез: отсутствуют сенильные особи.

Ключевые слова: *Allium trautvetterianum*, онтогенез, биометрия, эндемик, хребет Хазратишох, Таджикистан.

ONTOGENESIS OF *ALLIUM TRAUTVETTERIANUM* IN THE HAZRATISHOKH RIDGE (TAJIKISTAN)

Sh. J. Kullayev¹, M. T. Boboyev²

¹Rudaki Kulob State University,

²Khatlon Sciential Centre SB Tajikistan

Ontomorphogenesis of *Allium trautvetterianum* Regel individuals was studied in the mountains of Khazratishokh, the ontogeny of. The structure of the bulbs was described in the ontogeny of the individual. The biometric characteristic of *A. trautvetterianum* has been characterized. It has been established that the development of *A. trautvettereaneanum* individuals is characterized by incomplete ontogeny: there are no senile individuals.

Key words: *Allium trautvetterianum*, ontogeny, biometrics, endemic, Khazratishokh ridge, Tajikistan.

В эпоху интенсивного антропогенного воздействия на экосистемы проблема сохранения и рационального использования природных ресурсов может быть решена только на основе детального исследования биологии видов и особенностей их популяционной организации в ценозах разного типа.

Дикорастущие виды рода *Allium* L. издавна привлекали внимание исследователей, поскольку некоторые из них применяются местным населением как пищевые и лекарственные растения. В настоящее время в Северной полушарии насчитывается не менее 900 видов рода *Allium* (Stearn, 1992; Khassapov, 2008), из них в Таджикистане произрастает около 100 видов (Введенский, 1935; Саидов и др., 2011).

Allium trautvetterianum Regel – лук Траутфеттера – эндемичный вид Южного Памиро-Алая, произрастает в поясе полусаванн и шибляка на выходах пестроцветных пород, в эфемеретуме, в разреженных фисташниках, миндальниках на высоте, до 700–1700 м.

A. trautvetterianum – многолетнее травянистое акросимподиально нарастающее непартикулирующее луковичное поликарпическое растение.

A. trautvetterianum в весенний период часто используется местным населением как пищевое растение и в народной медицине (Введенский, 1963). Листья употребляется для приготовления супов, зеленых щей с кислым молоком. Молодые листья добавляют в национальные блюда: оши бурида, омоч, мастова, атолаи бахори (Саидов и др., 2001). Все это позволяет рассматривать вид как потенциальное пищевое и лекарственное растение.

Изучение онтогенеза *A. trautvettereaneanum* проводились на хр. Хазратишох, в поясе полусаванновой растительности, для травянистых растений которой характерен короткий период вегетации с ранней весны до начала мая. При описании онтогенеза, выделении онтогенетических состояний и фаз морфогенеза опирались на исследования В. А. Черемушкиной

(2004) по роду *Allium*. Биометрические показатели получены при изучении 25 особей каждого онтогенетического состояния.

СЕМЕНА черного цвета, конусообразной формы с немного загнутым носиком, длина 2,5 мм, ширина 2 мм.

ПРОРОСТОК. Прорастание семян надземное, происходит весной. В начале марта появляется округлый семядольный лист, затем влагалище семядоли заглубляется в почву на глубину до 6–10 см за счет контрактильной деятельности главного корня. К концу мая семядольный лист и корень отмирают, и растение уходит в летний покой в виде маленькой луковицы до 2–3 мм в диаметре, состоящей из покровной, запасающей, влагалищной чешуй и зачатка зеленого листа (рис.).

ЮВЕНИЛЬНОЕ состояние. Особи переходят в ювенильное состояние в тот же год. Уже в первый год жизни осенью начинают развиваться тонкие придаточные корни (до 4), в последующие годы их число увеличивается до 7–15. На второй год у ювенильных особей разворачивается один полукруглый зеленый лист. Его длина вместе с влагалищем достигает 18–33 см (табл.). Луковица округлой формы, её диаметр 0,5–1 см, содержит зачатки 2 следующих годовичных побегов, каждый из которых состоит из покровной, запасающей и влагалищной чешуй и зачатка ассимилирующего листа (рис.). Таким образом, внутривеgetационная фаза развития годовичного побега длится не менее 2-х лет.

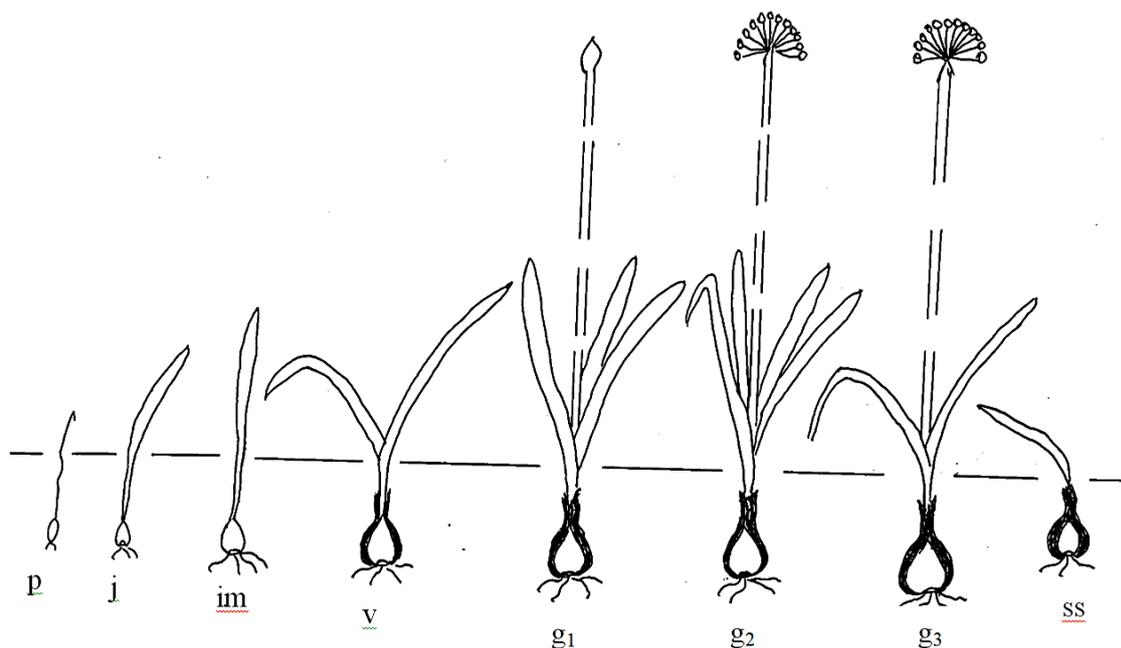


Рис. Онтогенетические состояния *Allium trautvettereanum*

ИММАТУРНОЕ состояние. Луковица увеличивается в диаметре до 1,8 см и до 1 см в высоту, её форма становится вытянутой. Она находится в почве на глубине 3–7,5 см и имеет 8–23 придаточных корней. Структура луковицы остается неизменной. В этом состоянии разворачивается единственный плоский розеточный лист, длина пластинки которого от 14 до 32 см, ширина 0,2–1,2 см.

Биометрические параметры *Allium trautvetterianum*

Параметры	Онтогенетическое состояние					
	p	j	im	v	g ₁	g ₂
Число листьев	1	1	2	2	2–3	3–4
Длина первого листа, см	8,7±0,7	25,2±1,6	21,3±0,9	25,3±1,3	31,1±0,7	26,5±0,9
Ширина первого листа, см	–	–	0,6±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,2±0,1
Длина влагалища листа, см	3,5±0,5	6,9±0,2	4,5±0,3	6,2±0,4	5,3±0,3	4,0±0,2
Высота вегетативного побега, см	8,7±0,7	25,2±1,6	30,1±0,8	35,9±1,3	–	–
Высота генеративного побега, см	–	–	–	–	37,7±1,0	41,1±0,7
Число придаточных корней, см	4,0±0,0	10,6±0,9	14,6±0,7	17,1±1,0	23,7±1,1	27,5±1,0
Диаметр луковицы, см	0,3±0,1	0,6±0,1	1,2±0,2	1,2±0,1	1,4±0,1	1,7±0,1
Высота луковицы, см	0,2±0,1	0,6±0,1	1,0±0,1	1,4±0,1	1,6±0,1	1,8±0,1

В ВИРГИНИЛЬНОМ состоянии размеры луковицы почти не меняются, но увеличивается длина и ширина пластинки первого листа и соответственно высота вегетативного побега. В этом состоянии образуются 2, реже 1, плоских ассимилирующих листа и до 29 тонких придаточных корней.

МОЛОДОЕ ГЕНЕРАТИВНОЕ состояние. В первый год цветения растение продолжает нарастать моноподиально и находится в фазе первичного побега (рис.). После первого цветения особи нарастают симподиально и существуют в фазе главной оси. Новый генеративный побег закладывается в пазухе верхнего ассимилирующего листа, его внутривушечная фаза развития длится 1 год, в этот же год осенью закладывается генеративная часть побега. На генеративном розеточном побеге последовательно располагаются 1 покровная, 1 запасная, 2 влагалищные чешуи и 2–3 ассимилирующих плоских ланцетовидных листа. Заканчивается побег генеративной стрелкой, несущей соцветие. Чешуи и базальная часть влагалища зеленых листьев образуют луковицу. Она округлая, диаметром до 2 см. Снаружи луковица покрыта бумагообразными расщепляющимися чешуями, располагается в почве на глубине 3–7,5 см. Корневая система придаточная и состоит из 12–36 тонких корней, отмирающих в летний засушливый период.

У растений в СРЕДНЕВОЗРАСТНОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии на генеративном побеге разворачиваются 3–4 розеточных листа, длина которых может достигать 46 см, а ширина до 2,8 см. Заканчивается побег генеративной стрелкой с соцветием высотой до 41 см. Луковица в диаметре до 2 см, покрыта ромбовидными бумагообразными расщепляющимися остатками чешуй и влагалищ листьев прошлых лет. Корневая система придаточная, ежегодно обновляющаяся, число корней колеблется от 19 до 37.

В СТАРОМ ГЕНЕРАТИВНОМ состоянии растения образуют по 2 розеточных листа. Луковица покрыта несколькими слоями темных отмерших че-

шевидных листьев, которые находятся в стадии разрушения, за счет этого луковица рыхлая, её диаметр сохраняется. Высота генеративного побега уменьшается до 27 см, также сокращается число придаточных корней (13–22).

СУБСЕНИЛЬНЫЕ особи встречаются редко. На розеточном побеге разворачивается один розеточный лист, длина пластинки которого 5–8 см, луковица щуплая с большим числом отмерших покровов, 1–1,5 см высотой и таким же диаметром. В этом состоянии происходит смена нарастания растения с симподиального на моноподиальный, и особи находятся в фазе одноосного побега.

Таким образом, для особей *A. trautvettereanum* характерен неполный онтогенез: отсутствуют сенильные особи. В онтогенезе особи последовательно проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег – главный симподий – одноосный побег. В структуре луковицы *A. trautvettereanum* характерно наличие покровной чешуи до первого цветения и её отсутствие в дальнейшем.

Исследование выполнено в рамках проекта государственных заданий ГР № 0116TJ00762 (Таджикистан)

Библиографический список

Введенский А. И. *Allium* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т.4. С. 112–280.

Введенский А. И. *Allium* L. // Флора Таджикистана. Душанбе, 1963. Т. 2. С. 292–361.

Саидов М. К., Саидов И. Некоторые эколого-биологические особенности дикорастущих пищевых луков Таджикистана // Труд. каф. экологии ТНУ. 2001. Т. 1. С. 69–91.

Саидов М. К., Саидов И. Экологические особенности биологического разнообразия флоры и растительности Таджикистана // Труд. каф. экологии ТНУ. Душанбе. 2011. Т. 1. С. 6–91.

Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004. 279 с.

Khassanov F. O., Shomurodov H. F., Tojibaev K. A new *Allium* L. species from Middle Asia // Stapfia reports. 2008. № 13. Pp. 799–802.

Stearn W. G. How many species of *Allium* are known? // The Kew bot. magazine. 1992. Vol. 9. Part 4. Pp. 180–182.

ОСОБЕННОСТИ ДИСПЕРСИИ, ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН И РОСТА, В ЕГО СТРУКТУРНОМ АСПЕКТЕ, У ОСОБЕЙ ПОПУЛЯЦИЙ *CARDAMINE IMPATIENS* L. (BRASSICACEAE)

М. В. Марков, Н. М. Ключникова, В. В. Потапова

*Московский педагогический государственный университет,
markovsmail@gmail.com, kluchnikov@yandex.ru, vickberberis@gmail.com*

На примере особей трех популяций сердечника-недотроги показаны разнообразие архитектурных типов, особенности автомеханохорной дисперсии семян и характера их прорастания в лабораторных условиях.

Ключевые слова: автомеханохория, полурозеточная структура, прорастание, архитектурные типы.

SOME FEATURES OF SEED DISPERSAL, GERMINATION AND GROWTH IN ITS STRUCTURAL ASPECT OF THE SPECIMENS IN *CARDAMINE IMPATIENS* L. (BRASSICACEAE) POPULATIONS

M. V. Markov, N. M. Klyuchnikova, V. V. Potapova
Moscow State Pedagogical University

Architectural types diversity, automechanochore seed dispersal features are shown using three populations as well as seed germination behaviour in the laboratory conditions

Keywords: automechanochory, semirozett structure, germination, architectural types.

Особенности дисперсии, прорастания семян и роста особей в его структурном аспекте в популяциях сердечника недотроги *Cardamine impatiens* L. (семейство Brassicaceae) – полурозеточного зимующего однолетника (или) двулетника изучали в природных локальных популяциях на территории г. Москвы в период с мая по сентябрь 2019 года. Наблюдения за особенностями роста и формирования элементов структуры проводили на маркированных растениях (21 экз.) на опытном участке Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета (МПГУ), в Ботаническом саду имени Н. В. Цицина РАН, в Национальном парке «Лосиный остров» и на территории парка Святослава Фёдорова. Особенности прорастания семян *C. impatiens* изучали в лабораторных условиях.

C. impatiens – один из большой группы видов рода имеет в номенклатуре видовой эпитет (*impatiens* – недотрога), свидетельствующий об автомеханохорной дисперсии, хотя способность к такого типа первичной дисперсии присуща и другим видам этого рода. Развивается как зимующий (озимый) поливариантный однолетник или как двулетник. В ходе осуществления одного из вариантов онтогенеза семена начинают прорасти в июле–августе после первых основательных дождей, выпадающих ближе к осени. Дождевая вода способствует автомеханохорной дисперсии – скручиванию створок стручков и разбрасыванию на относительно небольшое расстояние зрелых желтых гладких семян, лишенных каких-либо специальных приспособлений для вторичной дисперсии и прорастающих вскоре после контакта с почвой.

Первым при прорастании семени появляется корешок краекорешкового зародыша, а затем расправляющиеся семядоли освобождаются от семенной кожуры. Семядоли проростков имеют овальную форму (длина семядолей – 1,5 мм, ширина – 1 мм). Средняя жилка у семядолей едва заметна. Первые настоящие листья проростков уже имеют перистое рассечение при длине до

3,5 см. К осени от 9 до 30 на особь увеличивается число настоящих листьев, формирующих ассимилирующую поверхность имматурных и взрослых вегетативных растений в виде плотной розетки (рис. 1). При этом длина розеточных листьев варьирует от 0,5 до 20,0 см при числе пар несупротивных сегментов от 1 до 8 (рис. 2).



Рис. 1. Розетка вегетативной особи *Cardamine impatiens* с заглубленной точкой роста благодаря контрактильной деятельности корня

Контрактильная способность главного корня обеспечивает втягивание розетки в почву (рис. 1), делая точку роста розетки менее уязвимой для вытаптывания. Полурозеточность главного побега сердечника-недотроги не очень хорошо сочетается со способностью растения произрастать в условиях некоторого притенения. Точнее, экологическая амплитуда весьма широка (Цыганов, 1983) и, в отличие от большинства малолетних полурозеточных растений (Марков, 2012), позволяет виду произрастать в разных типах светового режима: от светового режима светлых лесов (семигелиофит) до типа светового режима особо тенистых некоторых особо высокосомкнутых темнохвойных и широколиственных лесов (сциофит). В состоянии прижатой к поверхности почвы розетки растения зимуют, а в апреле следующего года происходит развертывание дополнительных двух–восьми розеточных листьев взрослого типа. В конце мая начале июня растение зацветает, формируя ортотропный побег со средней длиной от 8 до 40 см. При этом цветение может быть растянуто за счет развития паракладиев – побегов следующих, более высоких порядков. Образование и созревание плодов начинается в начале июня и заканчивается в конце сентября. Автомеханохорная дисперсия – механически стимулированное рассеивание семян растянуто до октября. Полное отмирание надземных частей растения происходит глубокой осенью.

Для определения особенностей прорастания семян *C. impatiens* в экспериментах были использованы семена двух сборов из разных популяций: от 19.06.2019 г. с особей популяции на территории Института биологии и химии МПГУ и от 20.08.2019 г. с особей популяции на территории Ботанического сада им. Н. В. Цицина.



Рис. 2. Листовая серия розеточного побега *Cardamine impatiens*

В опытах было выявлено положительное влияние освещения на всхожесть семян июньского сбора. Семена, сформировавшиеся в августе, демонстрировали более высокий процент всхожести, чем семена, сформировавшиеся в июне. Можно предположить, что, либо в семенах июньского сбора еще не все зародыши были зрелыми, что отрицательно сказывалось на их всхожести, либо зародыши теряли жизнеспособность при длительном сухом хранении (срок сухого хранения июньских семян был на 2 месяца больше, чем у семян августовского сбора).

Стратификация семян августовского сбора в течение 7 дней отрицательно повлияла на их всхожесть. Стратифицированные семена положительно реагировали на освещение и температуру $+24^{\circ}\text{C}$, но давали очень низкий процент всхожести в темноте, при температуре близкой к 0°C .

Наблюдения в природных популяциях выявили поливариантность архитектурных типов у особей сердечника недотроги. Анализ структуры системы побегов *C. impatiens* проводили на основе учета следующих признаков: 1) структура главного модуля (побега) и особенности размещения ассимиляционных структур; 2) направление и характер роста по мере увеличения общей биомассы; 3) характер распределения репродуктивных структур.

В результате анализа данных, полученных при наблюдении на экспериментальных участках и при работе с материалами гербария, удалось выделить три архитектурных типа растений (рис. 3), характеристика которых представлена в таблице.

Ветвление сердечника-недотроги сопровождалось утратой придаточных корней у розеточных растений и отмиранием листьев. Листья розеточного побега отмирали постепенно, начиная со 2 и заканчивая 4–6 междоузлием. Ассимиляционную функцию выполняли листья, находившиеся на удлиненном побеге первого порядка и на побегах второго и третьего порядков.

Архитектурные типы выделены в зависимости от наличия и последовательности возникновения боковых побегов второго (в некоторых случаях третьего) порядка на главном побеге.

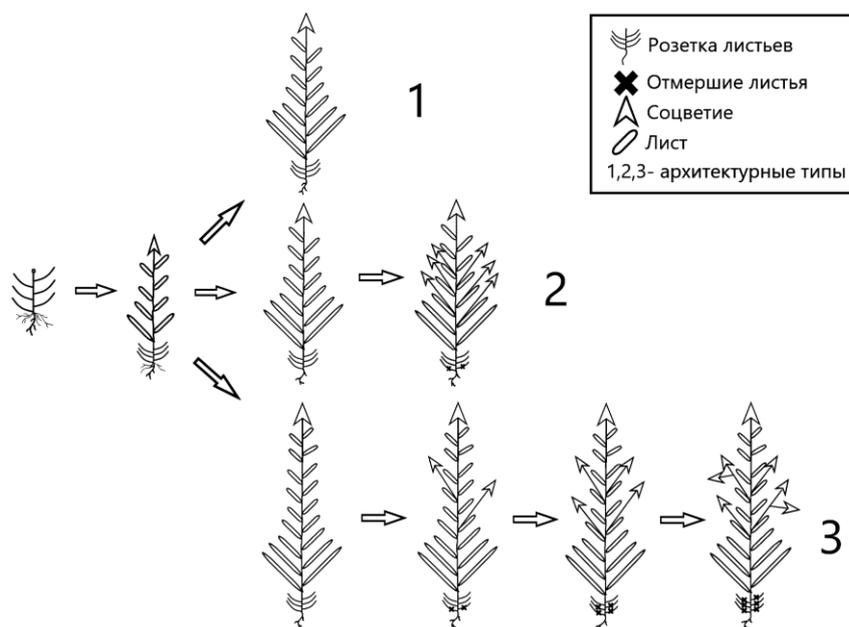


Рис. 3. Схемы архитектурных типов *Cardamine impatiens*

Таблица

**Характеристика архитектурных типов в локальных популяциях
*Cardamine impatiens***

Архитектурный тип	Характеристика
1 тип	Нет боковых побегов; верхушечное соцветие сформировано на оси первого порядка. Среднее число междуузлий – 13.
2 тип	Боковые побеги формируются в средней части побега первого порядка (пазухи листьев 4–8 узла). Соцветия сформированы на главном и боковых побегах. Среднее число междуузлий – 13.
3 тип	Боковые побеги формируются в верхней части побега первого порядка (пазухи листьев 12–15 узла). Побеги второго порядка ветвятся, давая начало побегам третьего порядка. Соцветия сформированы на главном и боковых побегах. Среднее число междуузлий – 18.

В изучаемых популяциях сердечника-недотроги было выделено три архитектурных типа особей, отличающихся наличием и последовательностью возникновения боковых побегов второго порядка. Второй архитектурный тип был представлен во всех локальных популяциях. Только в одной популяции на территории Национального парка «Лосиный остров» одновременно были представлены все три архитектурных типа. Популяция на территории Ботанического сада им. Цицина состояла исключительно из особей второго архитектурного типа.

Библиографический список

- Марков М. В. Популяционная биология растений. М.: Изд-во КМК, 2012. 387 с.
Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КАК ЭЛЕМЕНТ КОМПЛЕКСНОГО АНАЛИЗА ПОЛЕМОХОРОВ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

*А. А. Нотов¹, Л. В. Петухова¹, Е. Н. Степанова¹, А. Ф. Мейсурова¹,
В. А. Нотов^{1,2}, С. А. Иванова¹, Л. В. Зуева¹*

¹*Тверской государственной университет, anotov@mail.ru,
petuchova.lv@mail.ru, petuchova.lv@mail.ru, e_stepanov_a@mail.ru,
alexandrauraz@mail.ru, dmitrievas@mail.ru, zuevabio2012@yandex.ru*
²*МБОУ СОШ № 3 пос. Редкино, vnotov123@mail.ru*

В Тверской области реализуется программа комплексного изучения полемохоров. На территориях, связанных с ключевыми стратегическими объектами военного времени, ценотическая роль полемохоров может быть значительной. В таких районах начаты биоморфологические исследования. Для некоторых видов они сочетаются с анализом анатомии осевых органов.

Ключевые слова: биоморфология, полемохоры, комплексный анализ, адвентивные растения, экология, Тверская область, Великая Отечественная война.

BIOMORPHOLOGICAL STUDIES AS AN ELEMENT OF A COMPREHENSIVE ANALYSIS OF POLEMOCHORES IN THE TVER REGION

*A. A. Notov¹, L. V. Petukhova¹, E. N. Stepanova¹, A. F. Meysurova¹,
V. A. Notov^{1,2}, S. A. Ivanova¹, L. V. Zueva¹*

¹*Tver State University,*
²*Secondary School № 3, Redkino Settlement*

A program of comprehensive study of polemochores is being implemented in the Tver Region. In areas associated with key strategic wartime sites the plant community role of polemochores species may be significant. We have started biomorphological research in such areas. For some species, they are combined with an analysis of the anatomy of axial organs.

Keyword: biomorphology, polemochores, comprehensive analysis, alien plants, ecology, Tver Region, Great Patriotic War.

В 2018 году в Центральной России начато специальное изучение полемохоров (Нотов и др., 2020а; Решетникова и др., 2021). Его результаты представляют большой интерес для различных разделов биологии и экологии. В Тверской области районы боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.), охватывающие наиболее стратегически значимую часть бывшего Ржевско-

Вяземского плацдарма, представляют уникальную модельную территорию для комплексного исследования полемохоров. Продолжительная оккупация, концентрация колоссальных сил немецкой армии и активные боевые действия способствовали массовому заносу семян чужеродных растений. Некоторые полемохоры сохранились до настоящего времени и играют существенную фитоценотическую роль в сообществах (Нотов и др., 2020а, 2022). В этой связи традиционный флористический анализ данной группы адвентивных растений, мы дополнили фитоценотическими, популяционными и биоморфологическими исследованиями (Нотов и др., 2020а, б, 2021, 2022; Петухова и др., 2021 и др.). Высокая численность и устойчивость популяций позволяют осуществлять детальный анализ жизненных форм с учетом поливариантности онтогенеза, разнообразия экотопов и динамики растительного покрова.

Подобные исследования весьма актуальны, так как биоморфологические сведения о многих среднеевропейских видах фрагментарны. Даже в таких авторитетных изданиях как биологические флоры Британских островов и Центральной Европы данные о жизненных формах и онтоморфогенезе очень неполные и нуждаются в корректировке (см., например, Wheeler, Hutchings, 2002; Jung et al., 2012). В российских работах можно найти информацию лишь о близких видах или результаты исследований, которые проведены в условиях интродукции, преимущественно в ботанических садах (Седельникова, 2004; Найденова, Оспищева, 2015).

В качестве первых объектов для биоморфологического изучения выбраны *Colchicum autumnale* L. и *Phyteuma nigrum* F. W. Schmidt (Нотов и др., 2020б, 2021; Петухова и др., 2021). Высокая численность и устойчивость их популяций позволяет детализировать различные варианты анализа с учетом специфики структурных особенностей конкретного вида, что позволило нам получить интересные предварительные результаты.

Биоморфологические особенности некоторых представителей рода *Colchicum* L. изучались Н. И. Шориной. Ее работы по близкому виду *Colchicum speciosum* Stev. являются основополагающими (Шорина, 1967а, б, 1968 и др.). Этот вид исследован ею в лесном и субальпийском поясах западного Закавказья. Однако по *Colchicum autumnale* материалов немного (Фельбаба-Клушина, 1995; Jung et al., 2012). На территории России его в основном изучали в условиях интродукции (Седельникова, 2004; Найденова, Оспищева, 2015).

Популяции *Colchicum autumnale* в Тверской области дают возможность исследовать роль вегетативного размножения в разных сообществах и местообитаниях, анализировать структуру и динамику развития клонов-гнезд. В настоящее время нами выявлено 5 популяций этого вида, которые расположены в окрестностях пл. 208 км и дер. Ревякино (Зубцовский р-н), пл. Рождественно, дер. Папино и пос. Мончалово (Ржевский р-н). В ходе сукцессий в ряде случаев происходила их дифференциация на несколько ценопопуляций. В каждом местонахождении отмечено не менее 50–100 особей (Нотов и др., 2020б, 2022). Наиболее высока численность в окрестностях дер. Ревякино

(рис. 1). В 2022 г. нами отмечено более 500 особей, а с учетом дочерних в 219 клонах-гнездах, всего особей – более 1200. В Ревякино доля клонов существенно выше.



Рис. 1. Клоны-гнезда *Colchicum autumnale* и локусы с их концентрацией (Зубцовский р-н, окрестности дер. Ревякино, 13.05.2022 г., фото В. А. Нотова)

Ценопопуляционные локусы с максимальной концентрацией клонов и числом особей в гнездах приурочены к сообществам с высококонкурентными видами растений. Среди них *Urtica dioica* L., *Rubus caesius* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. В среднем в клонах-гнездах по 4–5 дочерних особей. Выявлено 10 клонов, в каждом из которых – 10 и более особей. В двух клонах – по 15 особей (рис. 1). Предполагается более детальный структурный анализ поливариантности *Colchicum autumnale*.

Информация о жизненной форме *Phyteuma nigrum* и других видов рода *Phyteuma* L. фрагментарна и противоречива (Wheeler, Hutchings, 2002; Фадеева, 2008). *Phyteuma nigrum* обладает утолщенными подземными органами, выполняющими функцию запаса (см. статью Л. В. Петуховой и Е. Н. Степановой в данном сборнике). В этой связи при анализе онтоморфогенеза нами изучены особенности их анатомического строения (Петухова и др., 2021). Работа с литературой показала, что публикаций по анатомической структуре осевых органов видов рода *Phyteuma* мало (Schweingruber et al., 2012, 2014). В них есть только некоторые данные о структуре стеблей цветonoсов 12 представителей этого рода. Однако *Phyteuma nigrum* не был объектом специального изучения. В этой связи особое внимание мы уделили изучению анатомии подземных органов *Phyteuma nigrum* (Петухова и др., 2021).

В коровой части всех подземных органов *Phyteuma nigrum* обнаружена обильно развитая везикулярно-арбускулярная микориза (Петухова и др., 2021). Арбускулы в основном располагаются во внутренних слоях коровой паренхимы и во флоэме, образуя хорошо заметный слой (рис. 2).

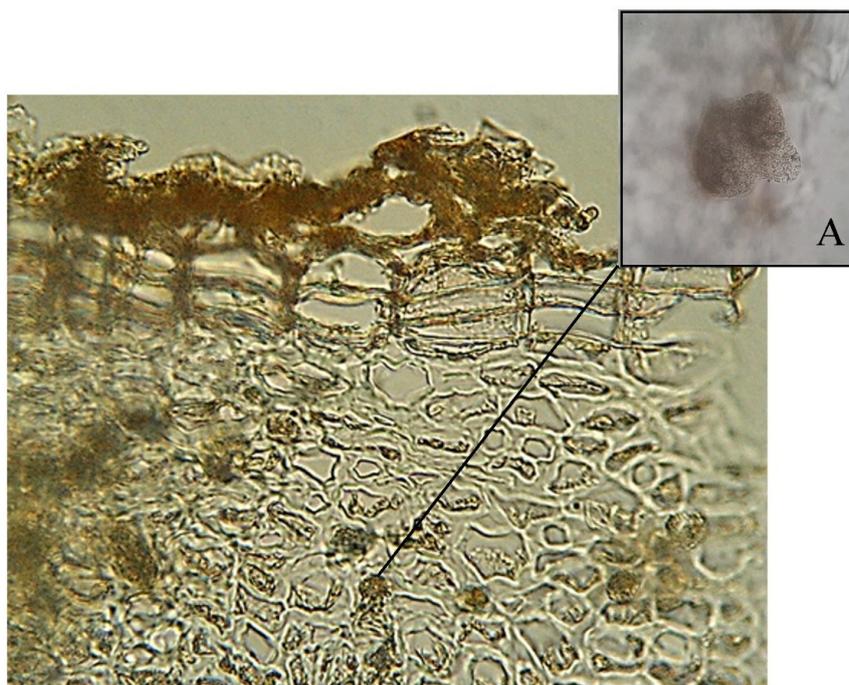


Рис. 2. Часть вторичной коры стебля каудекса *Phyteuma nigrum* с арбускулами в клетках:

А – арбускула; снаружи перидерма, видны остатки первичной коры

Способность к образованию везикулярно-арбускулярной микоризы отмечена в литературе у некоторых травянистых представителей родов *Phyteuma* и *Campanula* (Wheeler, Hutchings, 2002; Cripps, Eddington, 2005). Однако во всех исследованиях микоризу отмечали только в корнях. По нашим данным у *Phyteuma nigrum* микориза обильна и в главном корне у его основания, и в гипокотиле, и в звеньях каудекса. По-видимому, заражение происходит в первый год жизни растения через корневые волоски и через эпидерму.

Предполагается провести биоморфологический анализ и других полемохов. Имеющиеся в Тверской области модельные популяции и территории позволяют выполнить его с учетом структурной, экологической поливариантности, а также поливариантности размножения. В последнем отношении особенно интересен *Colchicum autumnale*.

Таким образом, биоморфологический анализ не только дополняет экологические и фитоценотические исследования полемохов, но и позволяет получить новые оригинальные данные по средневропейским видам растений. Многие виды в Центральной Европе в этом отношении специально не изучали. Актуально также сопоставление их биоморфологических особенностей в пределах первичного и вторичного ареала.

Библиографический список

Найденова Е. И., Осипцева Н. В. Морфобиологические особенности вида *Colchicum autumnale* L. при интродукции на Юге Среднерусской возвышенности // Исследования в области естественных наук. 2015. № 6 (42). С. 30–34.

Нотов А. А., Нотов В. А., Зуева Л. В., Иванова С. А. Сукцессионная динамика фитоценозов с участием полемохов // Полевой журнал биолога. 2020а. Т. 2. № 4. С. 260–271.

Нотов А. А., Нотов В. А., Зуева Л. В., Петухова Л. В., Иванова С. А., Андреева Е. А. Особенности натурализации некоторых полемохов в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1(65). С. 141–163.

Нотов А. А., Нотов В. А., Петухова Л. В., Иванова С. А., Андреева Е. А. О полемоховых популяциях *Colchicum autumnale* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2020б. № 4 (60). С. 95–105.

Нотов А. А., Нотов В. А., Петухова Л. В., Мейсурова А. Ф., Зуева Л. В., Иванова С. А., Андреева Е. А. *Phyteuma nigrum* в экосистемах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 2 (62). С. 134–147.

Петухова Л. В., Степанова Е. Н., Нотов А. А. Особенности анатомического строения осевых органов *Phyteuma nigrum* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 4 (64). С. 123–130.

Решетникова Н. М., Нотов А. А., Майоров С. Р., Щербаков А. В. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохов в Центральной России // Журн. общ. биологии. 2021. Т. 82. № 4. С. 297–317.

Седельникова Л. Л. Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных геофитов при интродукции в лесостепную зону Западной Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2004. 32 с.

Фадеева И. А. Возрастной состав и состояние ценопопуляций редкого для Средней России вида *Phyteum nigrum* F.W. Schmidt на территории Смоленской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы междунар. науч. конф., посвящ.

135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, 13–16 мая 2008 г. Ч. 1. Пенза: ПГПУ им. В. Г. Белинского, 2008. С. 147–148.

Фельбаба-Клушина Л. М. Биоэкология *Colchicum autumnale* L. и мониторинг состояния его популяций в Украинских Карпатах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ужгород, 1995. 25 с.

Шорина Н. И. Возрастной спектр популяций *Colchicum speciosum* Stev. в некоторых ассоциациях Западного Закавказья // Бюл. МОИП. 1967а. Отд. биол. Т. 72. Вып. 4. С. 141–142.

Шорина Н. И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967б. С. 70–99.

Шорина Н. И. Возрастные спектры и численность популяций бессмертника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийских поясах Западного Закавказья // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М.: Наука, 1968. С. 125–154.

Cripps C. L., Eddington L. H. Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, U.S.A., in reference to large-scale patterns in arctic-alpine habitats // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2005. Vol. 37. No. 2. Pp. 177–188.

Jung L. S., Eckstein R. L., Otte A., Donath T. W. Biological flora of Central Europe: *Colchicum autumnale* L. // Perspectives of Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2012. Vol. 13. Pp. 227–244.

Schweingruber F. H., Börner A., Schulze E. D. Atlas of stem anatomy in herbs shrubs and trees. Vol. 2. Heidelberg, Dordrecht, London, New York: Springer, 2012. 415 p.

Schweingruber F. H., Říha P., Doležal J. Variation in stem anatomical characteristics of campanuloideae species in relation to evolutionary history and ecological preferences // PLoS ONE. 2014. Vol. 9. No. 2. e88199.

Wheeler B. R., Hutchings M. J. Biological flora of the British Isles: *Phyteuma spicatum* L. // J. Ecology. 2002. Vol. 90. No. 3. Pp. 581–591.

РАЗДЕЛ IV БИОМОРФОЛОГИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ И ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

ПСЕВДОВИВИПАРИЯ – РЕДКИЙ ТИП КЛОНАЛЬНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ВОД

А. Г. Лапиров¹, Е. А. Беляков^{1,2}

¹*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
a_lapir@ibiw.ru, euganybeliakov@yandex.ru*

²*Череповецкий государственный университет*

Впервые в Европейской части России описано явление псевдовивипарии у гелофитов *Butomus umbellatus* и гибрида *Sparganium* × *longifolium*.

Ключевые слова: псевдовивипария, стратегия клонального роста, растения вод, *Butomus umbellatus*, *Sparganium* × *longifolium*.

PSEUDOVIPARIA – A RARE TYPE OF CLONAL REPRODUCTION OF SOME WATER PLANTS

A. G. Lapirov¹, E. A. Belyakov^{1,2}

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS,*

²*Cherepovets State University*

For the first time in the European part of Russia, the phenomenon of pseudovivipary in the helophytes *Butomus umbellatus* and the hybrid *Sparganium* × *longifolium* is described.

Keywords: pseudoviviparia, clonal growth strategy, water plants, *Butomus umbellatus*, *Sparganium* × *longifolium*.

Псевдовивипария – особая форма и, одновременно, стратегия клонального роста (Elmqvist, Cox, 1996), при которой в соцветиях, вместо цветков (или совместно с ними), развиваются специализированные вегетативные органы размножения (апомиктические или бесполое отростки (Elmqvist, Cox, 1996), например, луковички (бульбочки), вегетативные побеги), способные к быстрому обособлению от материнского растения (Goebel, 1905; Elmqvist, Cox, 1996; Farnsworth, 2000; Cota-Sánchez, 2004; Lombello et al., 2020).

По мнению ряда зарубежных и отечественных ученых псевдовивипария, по своей сути, является результатом пролиферации, представляющей собой осевое израстание цветка или соцветия, нередко сопровождающееся пре-

образованием чашелистиков, а иногда и лепестков цветка в листоподобные структуры (Коновалов, 1948; Нотов, Андреева, 2013; Bell, 1991; Elmqvist, Cox 1996; Pierce, 1999). При этом процессы пролиферации соцветий у трав знаменуют возврат процесса роста побега из генеративной к вегетативной фазе (Pierce, 1999).

Некоторые авторы полагают, что псевдовивипария развилась в ответ на короткий вегетационный период (Lee, Harmer 1980; Elmqvist, Cox 1996), другие, что она коррелирует со способностью растений расти в сухой почве (в областях со средиземноморским и полузасушливым климатом) (Salisbury, 1942). Ссылаясь на S. Pierce с соавт. (2003), A. S. Vega, Z. E. Rúgolo de Agrasar (2006, p. 559) отмечают, что «...псевдовивипария – это бесполовая репродуктивная стратегия, демонстрируемая некоторыми арктическими/альпийскими травами, у которых облиственные ростки (leafy plantlets) с законсервированными полезными геномами создают стресс-толерантное преимущество в этих бедных питательными веществами местообитаниях...». Все это подтверждает точку зрения И. В. Енущенко и Н. С. Пробатовой (2017, с. 47), что в большинстве случаев псевдовивипария является реакцией «...растения на стрессовые воздействия с целью увеличения эффективности размножения в резко изменившихся, суровых условиях окружающей среды...». К стрессовым факторам можно отнести бедные почвы, широкий диапазон температурных колебаний, длину фотопериода, дефицит влаги и резкое изменение уровня водоема (Elmqvist, Cox, 1996; Ballesteros et al., 2005; Gordon-Gray et al., 2009; Lombello et al., 2020; Кайбелева и др., 2020). Молекулярный механизм псевдовивипарии до сих пор неизвестен, а её частое возникновение в экстремальных условиях указывает на то, что за это ответственны лишь несколько ключевых регуляторов (Wang et al., 2010).

Elizabeth A. Sinclair с соавт. (Sinclair et al., 2016) отмечает, что псевдовивипария встречается у растений как в наземных, так и морских условиях. Так псевдовивипария была зарегистрирована только в одном семействе водорослей, Posidoniaceae (Ballesteros et al., 2005). При этом высказано предположение, что псевдовивипария у Posidoniaceae была сохранена от предков однодольных, но это еще не наблюдалось среди других таксонов в пределах рода (Sinclair et al., 2016). Кроме того, псевдовивипария отмечена и среди водных и прибрежно-водных растений. Например, это явление было отмечено для таких растений как *Cyperus gymnocaulos* Steud., *C. bipartitus* Torr., *C. flavescens* L., *C. marginatus* Thunb., *C. involucratus* Rottb., *C. prolifer* Lam., *Juncus acuminatus* Michx., *Scirpus atrovirens* Willd., *S. georgianus* Harper., *S. polyphyllus* Vahl., *Schoenoplectus purshianus* (Fern.) Strong., *S. corymbosus* и *Cladium mariscus* (L.) Pohl subsp. *jamaicense* (Crantz) Kük., *Isolepis prolifera* (Rottb.) R. Br. и ряд др. (Blanch, 1977; Leck, Leck, 2005; Jiménez-Mejías et al., 2007; Gordon-Gray et al., 2009).

Образование вегетативных почек в соцветиях, развивающихся в побеги, было описано также для *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl. (Kozłowski et al., 2008), которая принадлежит к семейству Alismataceae Vent. порядку

Alismatales Dumort., который, в основном, состоит из водных растений (Kozłowski et al., 2008). К этому же порядку принадлежит и *Butomus umbellatus* L. (сем. Butomaceae Mirb.). Появление луковичек в его соцветиях наблюдалась немногочисленными исследователями (Luther, 1951; Lohammar, 1954; Jans, 1989; Hroudova et al., 1996) ранее нерегулярно и редко.

Нам обнаружить луковички в соцветиях *B. umbellatus* удалось лишь однажды в 1991–1992 гг. в популяции, произрастающей на обсыхающем мелководье р. Волги, в окрестностях с. Глебово Ярославской обл. (Рыбинский р-н) (рис. 1).

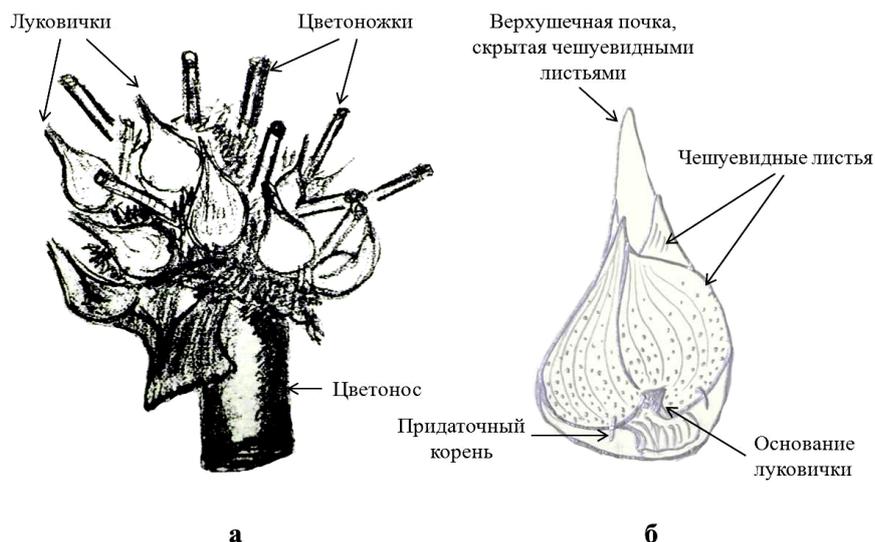


Рис. 1. Псевдовивипария у *Butomus umbellatus*:
а – луковички в соцветии; б – внешний вид луковички

Количество цветков в соцветиях с луковичками достигало $35,1 \pm 3,7$ шт., в то время как самих луковичек в основании соцветия – $8,1 \pm 1,5$. Хотя G. Lohammar (1954) отмечает, что размер и форма луковичек в соцветии очень лабильный признак (к сожалению, в его работе отсутствуют данные, подтверждающие это), наши материалы говорят об обратном. По нашим наблюдениям длина луковички (с терминальной почкой) достигает $10,5 \pm 1,3$ мм, диаметр 5–7 мм. Основание луковички образовано 1 разросшимся в диаметре метамером (длина основания луковички – $2,6 \pm 0,7$ мм). В его основании располагается узел с открытой пленчатой чешуей (длиной $3,0 \pm 1,2$ мм), с выраженными жилками и килем. Здесь же возможно развитие нескольких межузловых молодых корней (Lohammar, 1954), длиной менее 0,5 мм. В основании вышележащего узла находится либо замкнутая, либо полураскрытая пленчатая чешуя (по своей структуре подобная предыдущей), скрывающая терминальную почку, длиной $2,3 \pm 0,7$ мм. Емкость терминальной почки – $9,4 \pm 1,2$ листовых зачатков, из которых 2 пленчатых чешуевидных листа, остальные – листья срединной формации. Еще G. Lohammar (1954) отмечал, что в пазухах листьев луковичек (в том числе и чешуевидных) можно обнаружить 1–2 почки. Нами они были отмечены в пазухах 1 и 3 либо 2 и 4 листьев. Емкость пер-

вой (нижней) пазушной почки – 6–8 листовых зачатков, второй – в 2 раза меньше (3–4).

Наши попытки вырастить из луковичек *B. umbellatus* молодые растения в лабораторных условиях, оказались безуспешны. При помещении луковичек в воду происходило разворачивание всех чешуевидных листьев верхушечной почки, после чего побеги останавливались в росте и, затем, отмирали. Это не подтверждает указание G. Lohammar (1954) на то, что луковички, помещенные летом в теплую воду, начинают свое развитие в то время, как если погрузить луковички осенью в холодную воду, то они остаются в покое до весны. По-видимому, размножение *B. umbellatus* луковичками является факультативным (Ballesteros et al., 2005), не очень важным (Hroudova et al., 1996) и их роль в расселении вида (по сравнению с генеративными зачатками и участками корневища) чрезвычайно мала. Это связано с тем, что луковички не опадают с материнского растения, а лежат на грунт вместе со всем соцветием (Lohammar, 1954).

Явление псевдовивипарии в головчатых соцветиях мы наблюдали и у гелофита – *Sparganium × longifolium* Turcz. ex Ledeb., что, с нашей точки зрения, может быть обусловлено, скорее, его гибридным происхождением (Yu et al., 2022), нежели условиями среды. Подобные экземпляры растения мы обнаружили на оз. Заозерье (2018 г., Ростовский р-н, Ярославская обл.). В составе их головчатых соцветий, наряду с пестичными и тычиночными цветками, находились молодые, слабо развитые вегетативные розеточные побеги (рис. 2 а, б).



Рис. 2. Молодые розеточные побеги в головчатых соцветиях у *Sparganium × longifolium*:

а, б – внешний вид молодых розеточных побегов; 1 – пленчатые структуры, подобные прицветникам; 2 – пленчатые ассимилирующие листья; 3 – ассимилирующий линейный лист; 4 – основание розеточного побега

В их основании находились 3–4 пленчатых образования, подобные прицветникам, длиной до $0,31 \pm 0,04$ см, шириной – $0,11 \pm 0,04$ см. Далее располагались листья переходного типа – от чешуевидных к нормально развитым (3–5(5), длиной – $0,30 \pm 0,06$ см, шириной – $0,10 \pm 0,03$) – пленчатые ассимилирующие, с большим влагалищем и коротким острием в верхней части. Затем нами было отмечено 1–2 ассимилирующих линейных листа (с пленчатым вла-

галищем на 2/3 листа), длиной $0,70 \pm 0,42$ см и шириной $0,03 \pm 0,01$ см. Емкость верхушечных почек розеток – $3,0 \pm 0,7$ листовых зачатка. Пазушные почки отсутствовали. Длина основания розеточного побега достигала $0,05 \pm 0,01$ см, а диаметр – $0,05 \pm 0,02$ см.

Описанные нами розеточные побеги в головчатых соцветиях *S. × longifolium*, также, как и луковички у *B. umbellatus*, не способны к самостоятельному отделению от материнского растения. Последнее также указывает на факультативность этого явления, вызванного генетическими нарушениями в репродуктивной сфере у гибрида *S. × longifolium*. В этой связи следует согласиться с Э. И. Кайбелевой с соавторами (2020, с. 401), отмечавшими, что «... Не исключено, что роль внешних факторов в инициации псевдовивипарии несколько преувеличена, и она в большей степени, чем принято считать, определяется генотипом растения...».

В заключении отметим, что наши примеры псевдовивипарии у некоторых растений вод созвучны с мнением Elizabeth A. Sinclair с соавторами (Sinclair et al., 2016), высказанным в статье «Reproduction at the extremes: pseudovivipary, hybridization and genetic mosaicism in *Posidonia australis* (Posidoniaceae) (Экстремальное размножение: псевдовивипария, гибридизация и генетический мозаицизм у *Posidonia australis* (Posidoniaceae))», что появление псевдовивипарии в качестве способа размножения у Posidoniaceae (а мы бы добавили, и у других растений вод) поднимает интересные эволюционные вопросы: «... например, является ли этот признак производным или он был сохранен от наземных или водно-пресноводных предков? Почему вегетативное размножение так распространено у водных растений? Это легче или это реакция на неудачное половое размножение? Все ли водные группы сохранили способность к размножению псевдовивипарией, или она наблюдается только при определенном наборе стрессоров окружающей среды?..» (Sinclair et al., 2016, p. 245).

Если это так, то следует согласиться с авторами этой статьи, предполагающими, что «... псевдовивипария является «адаптивно-гибкой» особенностью («adaptive plastic» trait, Sexton et al., 2009), которая гораздо реже встречается в воде (или с меньшей вероятностью наблюдается), чем на суше...» (Sinclair et al., 2016, p. 245).

Работа выполнена по теме государственного задания № 121051100099-5 «Разнообразие, структура и функционирование сообществ водорослей и растений континентальных вод».

Библиографический список

Енущенко И. В., Пробатова Н. С. Новые таксоны овсяницы родства *Festuca agg. rubra* (Poaceae) из Байкальской Сибири и с Дальнего Востока России // Новости систематики высших растений. 2017. Т. 48. С. 46–57.

Кайбелева Э. И., Архипова Е. А., Юдакова О. И., Воронин М. Ю. Репродуктивная стратегия *Poa bulbosa* L. в степных сообществах Нижнего Поволжья // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2020. Т. 20. Вып. 4. С. 395–403. doi: 10.18500/1816-9775-2020-20-4-395-403

Коновалов И. Н. Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации. О механизме пролификации и условиях ее возникновения // Ботан. журн. 1948. Т. 33. № 5. С. 496–509.

Нотов А. А., Андреева Е. А. Аномалии генеративных структур у моноподиально-розеточных розоцветных (Rosaceae: Rosoidae): Монография. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2013. 198 с.

Ballesteros E., Cebrian E., Garcia-Rubies A., Alcoverro T., Romero J., Font X. Short communication pseudovivipary, a new form of asexual reproduction in the seagrass *Posidonia oceanica* // Botanica Marina. 2005. Vol. 48. Pp. 175–177. doi: 10.1515/BOT.2005.026

Bell A. D. Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Oxford: Oxford University Press, 1991. 341 p.

Blanch S. J. Influence of water regime on growth and resource allocation in aquatic macrophytes of the Lower River Murray, Australia: a thesis submitted ... of Doctor of Philosophy. Adelaide, 1997. 420 p. doi: 10.1016/j.ppees.2007.12.003

Cota-Sánchez J. H. Vivipary in the Cactaceae: its taxonomic occurrence and biological significance // FLORA – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 2004. Vol. 199. No. 6. Pp. 481–490. doi: 10.1078/0367-2530-00175

Elmqvist T., Cox P. A. The evolution of vivipary in flowering plants // Oikos. 1996. Vol. 77. Pp. 3–9. doi: 10.2307/3545579

Farnsworth E. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds // Annual Review of Ecology and Systematics. 2000. Vol. 31. No. 1. Pp. 107–138. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.107

Goebel K. Organography of plants, especially of the Archegoniatae and Spermatophyta. Oxford: Oxford University. 1905 p.

Gordon-Gray K. D., Baijnath H., Ward C. J., Wragg P. D. Studies in Cyperaceae in southern Africa 42: Pseudo-vivipary in South African Cyperaceae // South African Journal of Botany. 2009. Vol. 75. No. 1. Pp. 165–171. doi: 10.1016/j.sajb.2008.07.012

Hroudová Z., Krahulcová A., Zikravský P., Jarolímová V. The biology of *Butomus umbellatus* in shallow waters with fluctuating water level // Hydrobiologia. 1996. Vol. 340. Pp. 27–30.

Jans A. Broedknoppen in de bloeiwijze van *Butomus umbellatus* L. // Dumortiera. 1989. Vol. 45. Pp. 18–19.

Jiménez-Mejías P., Luceño M., Castroviejo S. *Schoenoplectus corymbosus*: a tropical Old-World sedge (Cyperaceae) discovered in Spain and Morocco // Nordic Journal of Botany. 2007. Vol. 25. No. 1–2. Pp. 70–74. doi: 10.1111/j.2008.0107-055X.00007.x

Kozłowski G., Jones R. A., Nicholls-Vuille F. -L. Biological Flora of Central Europe: *Baldellia ranunculoides* (Alismataceae) // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2008. Vol. 10. Pp. 109–142. doi: 10.1016/j.ppees.2007.12.003

Leck M. A., Leck C. F. Vascular plants of a Delaware River tidal freshwater wetland and adjacent terrestrial areas: Seed bank and vegetation comparisons of reference and constructed marshes and annotated species // Journal of the Torrey Botanical Society. 2005. Vol. 132. No. 2. Pp. 323–354. doi: 10.3159/1095-5674(2005)132[323:VPOADR]2.0.CO;2

Lee J. A., Harmer R. Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stresses? // Oikos. 1980. Vol. 35. No. 2. Pp. 254–265.

Lohammar G. Bulbis in the inflorescences of *Butomus umbellatus* // Svensk Bot. Tidsskr. 1954. Bd. 48. H. 2. Pp. 485–488.

Lombello J. C., Biondi M., Teodoro G. S., Coelho F. F. Dry soil determines the pseudoviviparous reproduction in *Comanthera nivea* (Eriocaulaceae) in the Campos Rupestres in southeastern Brazil // Plant Species Biol. 2020. Vol. 35. Pp. 81–88. doi: 10.1111/1442-1984.12255

Luther H. Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenas-Gegend II // Acta Bot. Fenn. 1951. Vol. 50. S. 1–370.

Pierce S. Resource allocation in the pseudoviviparous alpine meadow grass (*Poa alpina* L.): a thesis submitted ... of Doctor of Philosophy. Durham, 1999. 229 p.

Pierce S., Stirling C. M., Baxter R. Pseudoviviparous reproduction of *Poa alpina* var. *vivipara* L. (Poaceae) during long-term exposure to elevated atmospheric CO₂ // *Annals of Botany*. 2003. Vol. 91. No. 6. Pp. 613–622. doi: 10.1093/aob/mcg067

Salisbury E. J. *The Reproductive Capacity of Plants*. London: G. Bell and Sons, 1942. 244 p.

Sexton J. P., McIntyre P. J., Angert A. L., Rice K. J. Evolution and ecology of species range limits // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2009. Vol. 40. Pp. 415–436.

Sinclair E. A., Statton J., Hovey R., Anthony J. M., Dixon K. W., Kendrick G. A. Reproduction at the extremes: pseudovivipary, hybridization and genetic mosaicism in *Posidonia australis* (Posidoniaceae) // *Annals of Botany*. 2016. Vol. 117. No. 2. Pp. 237–247. doi: 10.1093/aob/mcv162

Vega A. S., Rúgolo de Agrasar Z. E. Vivipary and pseudovivipary in the Poaceae, including the first record of pseudovivipary in *Digitaria* (Panicoideae: Paniceae) // *South African Journal of Botany*. 2006. Vol. 72. No. 4. Pp. 559–564. doi: 10.1016/j.sajb.2006.03.012

Wang K., Ding Tang D., Hong L., Xu W., Huang J., Li M., Gu M., Xue Y., Cheng Z. DEP and AFO regulate reproductive habit in rice // *PLoS Genetics*. 2010. Vol. 6. No. 1. Pp. e1000818. doi: 10.1371/journal.pgen.1000818

Yu Y., Li F., Belyakov E. A., Yang W., Lapirov A. G., Xu X. Molecular confirmation of the hybrid origin of *Sparganium longifolium* (Typhaceae) // *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12. Pp. 7279. doi: 10.1038/s41598-022-11222-8

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИЗОЭТИДОВ

М. В. Марков, Д. О. Грушенков

*Московский педагогический государственный университет,
markovsmail@gmail.com, dmgrushenkov.mos@yandex.ru*

Обсуждаются классификации жизненных форм растений, основанные на сходстве морфологического габитуса, с особым упором на изоэтиды. Представлены и охарактеризованы основные представители изоэтид, включая многолетние растения, а также однолетние виды.

Ключевые слова: жизненная форма, изоэтиды, биоморфологический облик.

BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF ISOETIDES

M. V. Markov, D. O. Grushenkov

Moscow State Pedagogical University

Plant life forms classifications based on the resemblance of the morphological habitus with a special reference to isoetides are discussed. The main representatives of isietides including perennials as well as annual species are presented and characterized.

Keywords: life forms, isoetides, biomorphological habitus.

Внедрение морфологических понятий в наименование жизненных форм растений может в определенной степени способствовать прояснению их сущности, особенно в том случае, когда в названиях фигурируют достаточно строго в морфологическом смысле определенные признаки. При этом нельзя отрицать некоторой полезности и классификаций использующих аналоги морфологического облика (габитуса) растений, особенно если в качестве дополнительных в учет идут и физиологические признаки. Названия (как правило, латинские, но в русской транскрипции), чаще, наиболее известных и широко распространенных растений используются как символы или модели для обозначения групп.

Так, например, **изоэтиды** – ризофиты – ведущие начало от древних разноспоровых плауновидных, с коротким или практически отсутствующим стеблем (Папченков и др., 2005), образующие жесткие, от линейных до шиловидных листья, часто располагающиеся в густой розетке виды родов *Isoetes* (сем. Isoetaceae), *Littorella* (сем. Plantaginaceae) и *Subularia* (сем. Brassicaceae, рис.) и физиологически иногда способные к использованию седиментов для извлечения CO₂, необходимого для фотосинтеза (*Lobelia dortmanna* – сем. Lobeliaceae, рис.) (Марков, Тихомиров, 2017).

Эта классификация по названию групп перекликается с классификацией Дю Рие (Du Rietz, 1930, цит. по: Щербаков, 1991), включающей: 1) изоэтиды; 2) валлиснерииды; 3) элодеиды; 4) микрофиллиды; 5) батрахииды; 6) нимфеиды; 7) цератофиллиды; 8) гидрохарида; 9) стратиотиды; 10) лемниды; 11) риччиелиды. Характеристика групп биоэкологическая, или эколого-морфологическая (изоэтиды – ризофиты с коротким стеблем и розеткой радиальных листьев; валлиснерииды – корневищные ризофиты с коротким стеблем и розеткой длинных лентовидных листьев; и т. д.).

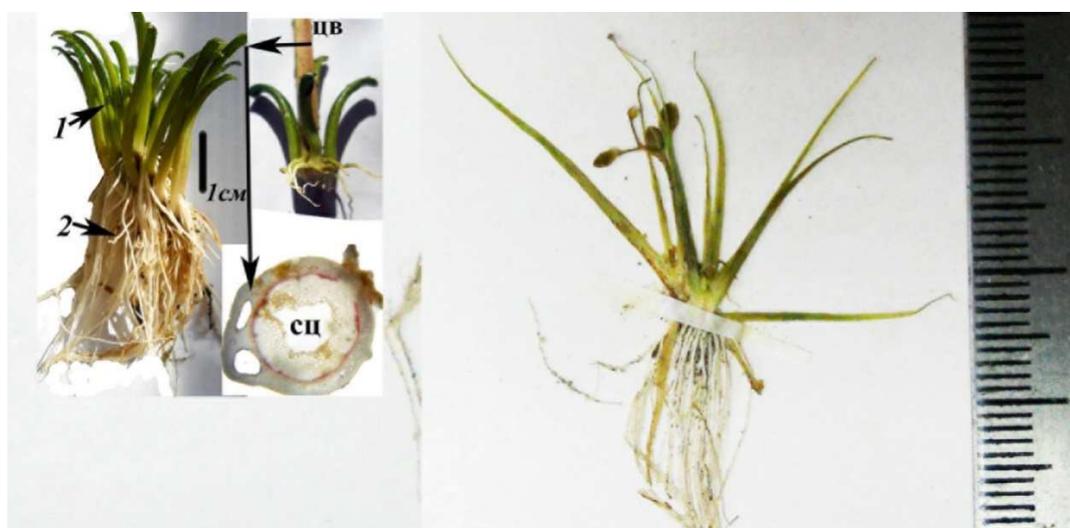


Рис. Многолетний (*Lobelia* – слева) и однолетний (*Subularia* – справа) представители жизненной формы изоэтиды

Принципов и признаков, на которых может быть основано построение классификации жизненных форм, известно довольно много. Не случайно уже к настоящему времени опубликовано немало классификаций. При этом по меньшей мере странно выглядят некоторые суждения, а также и термины, фигурирующие в ряде опубликованных статей. Не могут не вызывать удивления утверждения, что в ботанике до сих пор нет четких, устоявшихся критериев в определении жизненной формы (Волков, Кирпотин, 2003), утверждения, что водные и околоводные малолетние растения практически не изучены (Жмылев и др., 2017). И это при том, что в институте биологии внутренних вод РАН давно и успешно работает ботаническая лаборатория, возглавляемая в настоящее время А. Г. Лапировым!

Нивелируя многие экологические показатели, водная среда способствует созданию сходного комплекса условий даже в географически удаленных пунктах – отсюда космополитизм многих водных растений.

Конвергентное упрощение внутренней структуры, характерное для большинства водных растений (слабое развитие арматурных тканей, обязательное наличие воздухоносной ткани – аэренхимы), в меньшей степени проявляется во внешнем строении, разнообразии его вариантов, возникающих на базе разных таксонов и выраженных морфологическими средствами этих таксонов. Даже такой относительно редкий вариант как изоэтидность в ходе эволюции возникала в разных таксонах и сохранялась до появления однолетности. Несмотря на требуемую в этом случае олиготрофность водоема и сопряженную с нею прозрачность воды, пропускающей достаточно света к укорененным на дне розеткам, изоэтиды, ставшие редкими растениями и пополнившие Красные книги, все же сохраняются в некоторых водоемах, не выпадая из состава конкретной флоры.

Можно видеть, что однолетние растения (терофиты) представлены в нескольких разных систематических группах, разделяя с другими членами групп (к примеру, изоэтиды *Littorella* и *Subularia*) важные физиологические свойства, необходимые для успешной фотосинтетической деятельности и влияя на кислородный режим придонных местообитаний.

Следует, только, посетовать на то, что в названии синтаксона «Класс Isoëto-Nano juncetea Br.-Bl. et R. Tx. 1943» – сообщества отмельных эфемеров (пойменный эфемеретум) – в ценозах умеренного климата фигурирует растение Isoëtes, которое практически близко к исчезновению, встречается крайне редко и потому слабо подходит в качестве символа для обозначения морфо-экологической группы и синтаксона. Русское название «эфемеретум» явно неудачно, поскольку плохо соответствует представленным среди диагностических видов синтаксона жизненным формам – и полушник, и большинство мелких ситников – это многолетние растения, а отнюдь не эфемеры.

Библиографический список

Волков И. В., Кирпотин С. Н. Вопросы терминологии в экологической морфологии растений // Вестник ТГПУ. Серия Естественные и точные науки. 2003. Вып. 4 (46). С. 61–64.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна, 2017. 325 с.

Марков М. В., Тихомиров О. А. О некоторых особенностях популяционной биологии *Lobelia dortmanna* – одного из основных компонентов литоральных аквальных комплексов изотидных олиготрофных озер // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: сб. материалов III Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Астраханского государственного университета. 2017. С. 132–135.

Папченков В. Г. Различные подходы к классификации растений водоемов и водотоков // Материалы VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2005» (пос. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск, 2006. С. 16–24.

Щербаков А. В. Флора водоёмов Московской области: дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 481 с.

ЕЩЕ ОБ ОДНОМ ПУТИ ВТОРИЧНОГО ОСВОЕНИЯ ВОДОЁМОВ ЦВЕТКОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ

С. В. Шабалкина, Н. П. Савиных

*Вятский государственный университет,
Nasturtium2017@yandex.ru, savva_09@mail.ru*

В работе продемонстрирован сравнительно-морфологический ряд узловых биоморф в соответствии с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования по градиенту повышения устойчивости увлажнения в направлении пойменные луга – побережья, пляжи – урез воды. Исходной узловой биоморфой определена *Filipendula ulmaria*, изменения которой могли происходить в пяти линиях при освоении разных экотопов побережий.

Ключевые слова: биоморфа, модель побегообразования, переменное обводнение, универсальный модуль, девиация, пролонгация, аббревиация.

ON ANOTHER WAY OF SECONDARY DEVELOPMENT OF WATER BODIES BY FLOWERING PLANTS

S. V. Shabalkina, N. P. Savinykh

Vyatka State University

The paper demonstrates a comparative morphological series of nodal biomorphs in accordance with the sympodial semirosette model of shoot formation along the gradient of increasing moisture stability in the direction of floodplain meadows – coastal areas, beaches – water line. *Filipendula ulmaria* was defined as the initial nodal biomorph, changes in which could occur in five lines during the development of different coastal ecotopes.

Keywords: biomorph, shoot-formation model, variable watering, universal module, deviation, prolongation, abbreviation.

Освоение большинством однодольных трав водной среды датируется мелом или палеогеном, двудольных растений – неогеном (Гамалей, 2012), что сопровождалось множеством морфолого-анатомических перестроек. Мы предположили, что трансформация габитуса наземных трав при освоении местообитаний с переменным обводнением и при вторичном заселении водоемов, вероятно, могла идти в соответствии с моделями побегообразования, описанными Т. И. Серебряковой (1977, 1979). Ранее показана роль симподиальной длиннопобеговой (Savinykh, Shabalkina, 2020) и моноподиальной розеточной (Savinykh, Shabalkina, 2021) моделей побегообразования в формировании побеговых систем и эволюции трав сезонного климата. Данное сообщение посвящено возможным преобразованиям биоморф с симподиальной полурозеточной моделью, встречающихся по градиенту повышения устойчивости увлажнения: пойменные луга – побережья, прирусловые отмели – урез воды.

Для демонстрации возможных преобразований предложено понятие – «узловая биоморфа» – габитус растения, отражающий приспособленность к условиям конкретного местообитания (статический аспект, модель) и определенный этап – звено в череде меняющихся биоморф в ходе их эволюции (динамический аспект) (Савиных, Шабалкина, 2020). Она обозначена по названию вида модельного растения на латинском языке. В качестве узловых биоморф в этом ряду выбраны *Alisma plantago-aquatica* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Gnaphalium uliginosum* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Rorippa* × *anceps* (Wahlenb.) Reichenb., *Sagittaria sagittifolia* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Sium latifolium* L., *Typha latifolia* L. Побегообразование и габитус этих видов соответствует одноименным узловым биоморфам, название которых не отмечается курсивом.

Материал для анализа собран в ходе полевых исследований на модельных площадках в течение 2013–2020 гг. преимущественно в окрестностях г. Кирова. Схема преобразования биоморф построена с использованием сравнительно-морфологического (Серебряков, 1964) и биоморфологического (Хохряков, 1981) методов, положений о модульной организации (Savinykh, 2015), поливариантности развития (Жукова, 1995), времени и типе морфологической дезинтеграции (Ценопопуляции растений..., 1976), модусах морфологической эволюции (Серебрякова, 1983).

Симподиальная полурозеточная модель побегообразования характеризуется симподиальным нарастанием ди- или олигоциклических монокарпических полурозеточных побегов. Главный побег отличается наиболее длительным малым жизненным циклом, нарастает в течение двух и более лет моноподиально, цветет; далее наступает перевершинивание, и вся система становится симподиальной. Боковые побеги развиваются по ди- или моноциклическому типу. При этом способе формирования побеговой системы комбинируются два типа поведения побегов и их частей: цветonoсные удлиненные части ежегодно отмирают, оси розеточных участков с почками возобновления

втягиваются в субстрат, становятся многолетними фрагментами (резидами) корневища или каудекса (Серебрякова, 1977).

Остановимся кратко на характеристике модельных биоморф. *Filipendula ulmaria* – поликарпик; многолетник; вегетативно слабо подвижное неявнополицентрическое травянистое растение со специализированной частичной нормальной морфологической дезинтеграцией и полурозеточными озимыми монокарпическими побегами; универсальный модуль – монокарпический побег; гемикриптофит.

Gnaphalium uliginosum – монокарпик; однолетник с полурозеточными побегами; моноцентрическое растение; универсальный модуль – система зрелого моноподиального побега в виде синфлоресценции; терофит.

Petasites spurius – поликарпик; малолетник / однолетник вегетативного происхождения; вегетативно-подвижное ацентрическое травянистое растение со специализированной ранней полной морфологической дезинтеграцией и двухлетними монокарпическими побегами; универсальный модуль – монокарпический побег; геофит.

Sium latifolium – поликарпик; малолетник; существует в виде следующих биоморф: 1) вегетативно-подвижное явнополицентрическое корнеотпрысковое растение с полной ранней специализированной морфологической дезинтеграцией; 2) неявнополицентрическое растение с неспециализированной ранней частичной / полной морфологической дезинтеграцией с образованием компактного клона; 3) замещающий моноцентрический малолетник с неспециализированной ранней полной морфологической дезинтеграцией (Петрова, 2016, с нашими дополнениями); универсальные модули – полурозеточный побег, розеточный вегетативный побег; гелофит.

Rorippa × anceps – поликарпик; существует в природе в виде следующих жизненных форм: 1) вегетативно-подвижный явнополицентрический корнеотпрысковый малолетник вегетативного происхождения с озимыми или дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами (универсальными модулями), с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией, геофит, гемикриптофит; 2) вегетативно-подвижный явнополицентрический первично (или вторично) стержнекорневой или каудексовый корнеотпрысковый многолетник с озимыми или дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами (универсальными модулями) с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией, гемикриптофит; 3) вегетативно-неподвижный моноцентрический первично (или вторично) стержнекорневой или каудексовый многолетник с озимыми или дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами (универсальными модулями), гемикриптофит.

Rorippa amphibia – существует в виде нескольких биоморф: 1) поликарпик, вегетативно-подвижный малолетник вегетативного (побегового) происхождения с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией с фенобиоморфой явнополицентрического растения; 2) моноцентрический двулетник-монокарпик; 3) корнеотпрысковый вегетативно-

подвижный малолетник с ранней полной морфологической дезинтеграцией; 4) поликарпик, вегетативно слабо подвижный моноцентрический замещающийся малолетник; универсальный модуль – система зрелого моноподиального побега в виде системы озимого, ди- или трициклического полурозеточного монокарпического побега с боковыми вегетативными розеточными побегами на удлинённой и укороченной частях побега; гелофит.

Typha latifolia – поликарпик; малолетник; вегетативно-подвижное явнополицентрическое травянистое растение с нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией; универсальный модуль – система зрелого моноподиального побега; гелофит.

Scirpus sylvaticus – поликарпик; малолетник; вегетативно-подвижное явнополицентрическое травянистое растение с нормальной специализированной морфологической дезинтеграцией; универсальные модули – монокарпические побеги возобновления и замещения (при итеративном ветвлении); геофит.

Alisma plantago-aquatica – поликарпик; малолетник; вегетативно неподвижное моноцентрическое травянистое растение с нормальной неспециализированной морфологической дезинтеграцией и дициклическими полурозеточными монокарпическими побегами со сложными синфлоресценциями из-за итеративного ветвления монокарпического побега n-го порядка; универсальный модуль – система зрелого моноподиального побега; гелофит.

Oenanthe aquatica – существует в природе в виде нескольких биоморф: 1) вегетативно-неподвижный моноцентрический двулетник, 2) олигокарпический вегетативно-неподвижный моноцентрический двулетник вегетативного происхождения, с фенобиоморфами – вегетативно-подвижный явнополицентрический олигокарпический малолетник с полной нормальной неспециализированной / специализированной морфологической дезинтеграцией, с анизотропным лежащим полурозеточным полициклическим монокарпическим побегом или с ортотропным полурозеточным полициклическим монокарпическим побегом и анизотропным приподнимающимся столонно-верхнерозеточным побегом, онтобиоморфой – вегетативно-неподвижный моноцентрический монокарпический малолетник; универсальные модули – монокарпические побеги, отличающиеся длительностью жизни и положением в пространстве, розеточный вегетативный побег; гелофит.

Sagittaria sagittifolia – поликарпик; однолетник вегетативного происхождения; вегетативно-подвижное столонно-клубневое травянистое растение с явнополицентрической фенобиоморфой, ранней специализированной морфологической дезинтеграцией и полурозеточными монокарпическими побегами со сложными синфлоресценциями из-за итеративного ветвления; универсальный модуль – дизъюнктивная система моноподиального побега при акробазитонном ветвлении с образованием геофильных участков – будущих столонов и итеративного ветвления в соцветии; гелофит.

Исходной узловой биоморфой считаем *Filipendula ulmaria*, которая встречается во всех местообитаниях с переменным обводнением. Эта био-

морфа отличается относительной моноцентричностью в течение большей части онтогенеза, даже в фазе компактного клона, выносом почек возобновления над субстратом в слой травяной ветоши, наличием спящих почек. Кроме того, Е. К. Комаревцевой и В. А. Черемушкиной (2016) описана корнеотпрысковость как основной способ самоподдержания ценопопуляций этого вида на юге Западной Сибири. По-видимому, эта модель, прежде всего благодаря способности к формированию длинных и коротких междоузлий, а также корнеотпрысковости, была способна к трансформации в значительной степени. Изменения ее могли происходить в зависимости от условий в пяти направлениях.

1. На пляжах в результате акселерации в репродуктивной сфере и развития побегов обогащения онтогенез завершался за один вегетационный сезон и через серию промежуточных форм, как у *Oenanthe aquatica*. В этих условиях могли сформироваться однолетники монокарпики – модель *Gnaphalium uliginosum*. Эта особая гигрофильная линия эволюции формирования терофитов. Она продемонстрирована на примерах родов *Veronica* (Савиных, 2006), *Rorippa* (Шабалкина, 2013), *Polygonum* и других.

2. Наиболее специализированной является модель *Petasites spurius* в условиях подвижных субстратов. Кроме структурных, в этой модели очевидны ритмологические перестройки – переход к полуэфемероидному ритму развития с переносом цветения на начало следующего вегетационного сезона. Этому способствовали, прежде всего, итеративное ветвление и акселерация в вегетативной сфере.

3. В луговых формациях прирусловой поймы на базе модели *Filipendula ulmaria* могла возникнуть вегетативная подвижность через усиление корнеотпрысковости, когда первичное парциальное образование представлено многолетником поликарпиком. Раметы, возникшие из корневых отпрысков, по продолжительности жизни и числу плодоношений являются уже олигокарпиками. У биоморфа этой модели сокращение продолжительности жизни первичной особи компенсируется акселерацией и в вегетативной (возрастание тенденции к корнеотпрысковости), и репродуктивной (формирование синфлоресценций с выпадением средней зоны торможения монокарпического побега) сферах. В наибольшей степени эта тенденция реализуется на влажных подвижных субстратах – модель *Rorippa x ancers*.

4. Следствием этого же варианта развития, но при повышении устойчивости увлажнения, является возникновение биморфы модели *Sium latifolium*. В этом случае относительно сохраняется структурно-функциональная зональность монокарпического побега из-за формирования сложных синфлоресценций, что обеспечивает высокую энергию семенного размножения. Наряду с этим встречается корнеотпрысковость, но, несмотря на заложение большого числа придаточных почек, число корневых отпрысков невелико.

Растения модели *Oenanthe aquatica* встречаются в местообитаниях с разными микроусловиями. При произрастании в условиях уреза воды биоморфа малолетника сохраняется, как у *Sium latifolium*. Иногда происходит по-

легание исходных побегов и развитие из почек зоны, структурно соответствующей средней зоне торможения, силлептических побегов. Эта тенденция закрепляется у модели *Rorippa amphibia*, полегание побегов которого облигатно. В стебле дочерних розеточных побегов – будущих рамет – откладываются запасные вещества, образуется стеблеродный орган.

В условиях физиологической сухости на сплавинах и кочках, онтогенез особи заканчивается единственным цветением с формированием монокарпика-терофита – модель *Oenanthe aquatica*.

Эксплерентная жизненная стратегия наблюдается у биоморфы модели *Alisma plantago-aquatica*, когда в течение всей жизни сохраняется моноцентричность, даже при переходе в фазу компактного клона; длительность жизни генеты сохраняется лишь до 5 лет, что компенсируется высокой энергией семенного воспроизведения. Последнее обеспечивается итеративным ветвлением и формированием сложных синфлоресценций на основе дициклических монокарпических побегов.

5. Способность исходной узловой модели *Filipendula ulmaria* к формированию геофильных участков с длинными междоузлиями приводит к обеспечению вегетативной подвижности и вегетативного размножения в условиях луговых фитоценозов прибрежий – модель *Scirpus sylvaticus*. В этом случае растяжение первого междоузлия и развитие розеточного участка монокарпического побега сопровождается итеративным ветвлением и формированием сложных побеговых систем.

Вероятно, при повышении устойчивости увлажнения модель *Scirpus sylvaticus* с развитыми геофильными участками (система зрелого моноподиального побега), оказалась адаптивна и реализуется в модели *Typha latifolia*.

В местообитаниях у уреза воды с отсутствием устойчивых ценозов сформировалась жизненная форма модели *Sagittaria sagittifolia*, у которой обеспечиваются обе стратегии самоподдержания за счет итеративного ветвления: семенная репродукция при акротонном, вегетативное воспроизведение – при базитонном с образованием вегетативных диаспор.

Полученные данные подтверждают определенные ранее модусы морфологической эволюции, обеспечившие заселение водоемов цветковыми растениями, с другими моделями побегообразования – девиации, пролонгации и аббревиации на уровне и особей, и отдельных побегов, которые реализуются в разных комбинациях. Конечными звеньями в преобразованиях стали малолетники и однолетники вегетативного происхождения и терофиты.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 13-04-01-057, № 16-04-01073)

Библиографический список

Гамалей Ю. В. Выход на сушу и возврат в воду сосудистых растений // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 7. С. 841–856.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Комаревцева Е. К., Черёмушкина В. А. Развитие *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций на юге Западной Сибири // Растит. мир Азиатской России: Вест. Центр. сиб. ботан. сада СО РАН. 2016. № 1 (21). С. 35–41.

Петрова С. Е. Зонтичные (Umbelliferae) Средней России: биоэкологический анализ: Монография. М.: МАКС Пресс, 2016. 280 с.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2006. 324 с.

Савиных Н. П., Шабалкина С. В. «Узловые» биоморфы как этапы в эволюции вторично-водных трав // Материалы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам «Гидророботаника 2020» (Борок, Россия, 17–21 октября 2020 г.). Борок : ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань, 2020. С. 144–145.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82 (5). С. 112–128.

Серебрякова Т. И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 97–109.

Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: «Наука», 1976. 217 с.

Шабалкина С. В. Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (сем. Cruciferae Juss): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2013. 19 с.

Savinykh N. P. Modularity as a Basis of Heterochronies and Heterotopies in Flowering Plants // Paleont. Journal. 2015. Т. 49. No. 14. Pp. 1657–1666. doi: 10.1134/S0031030115140166

Savinykh N.P. Shabalkina S. V. Shoot-Formation Model as a Basis for Adaptations of Flowering Plants // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13. No. 3. Pp. 226–236. doi: 10.1134/S1995425520030105

Savinykh N.P. Shabalkina S. V. A Monopodial Rosette Model of Shoot Formation as a Program of Secondary-Aquatic Grasses Appearing // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 38 (00109). 6 p.. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800109>

ОСОБЕННОСТИ ВЕТВЛЕНИЯ *SALVINIA NATANS* (L.) ALL.

Ф. А. Орлюк, Н. С. Барабанищикова

*Московский педагогический государственный университет,
barabanshchikova@mpgu.su*

Рассмотрены основные характеристики ветвления у однолетнего водного папоротника *Salvinia natans*: внепазушное положение побегов, акропетальный порядок их развития, базитония, силлепсис, высокая интенсивность ветвления, наличие сериальных комплексов. Данные особенности позволяют виду в сжатые сроки создать большую фотосинтетическую и спороносящую поверхность, а также способствуют активному расселению в текучих водах.

Ключевые слова: *Salvinia natans*, спорофит, боковое ветвление, силлепсис, базитония, сериальные почки.

FEATURES OF BRANCHING OF *SALVINIA NATANS* (L.) ALL.

F. A. Orlyuk, N. S. Barabanshchikova
Moscow State Pedagogical University

The main characteristics of branching in the annual water fern *Salvinia natans* are considered: lateral non-axillary position of shoots, acropetal order of their development, basitonia, sillepsis, high intensity of branching, the presence of serial complexes. These features allow the species to create a large photosynthetic and spore-bearing surface in a short time, and also contribute to active distribution in flowing reservoirs.

Keywords: *Salvinia natans*, sporophyte, lateral branching, sillepsis, basitonia, serial buds.

Ветвление – один из важнейших способов увеличения размеров тела (Серебрякова и др., 2006). В результате ветвления возникает система побегов, отдельные побеги которой или обязательно включаются в общую цепь развития растения от семени до семени, или остаются побочными, усиливая мощь растения и обеспечивая его вегетативное возобновление и размножение (Серебряков, 1952). Для характеристики ветвления в современной морфологии растений используют ряд признаков, среди которых: тип ветвления (верхушечное или боковое); положение бокового побега относительно пазухи листа (пазушное и внепазушное); последовательность распускания побегов на оси (акропетальная, базипетальная, дезъюнктивная); направление роста побегов относительно оси; интенсивность ветвления (от неветвящихся растений до интенсивно ветвящихся); количество боковых побегов в узле (одиночные побеги, комплексы побегов, возникающие из сериальных или коллатеральных почек, а также в результате ветвления почек); положение на оси наиболее мощных боковых побегов (акротония, мезотония, базитония); ритм распускания побегов в связи с длительностью покоя боковых почек (силлепсис, пролепсис, каталепсис, гипнолепсис).

Монограф Filicales F. O. Bower (цит. по: Шорина, 2008) не сомневался в наличии у них почек. Он различал у папоротников терминальные почки, обеспечивающие моноподиальное нарастание корневищ, и боковые – ветвление. Боковые почки внепазушные, очень редко расположены близко к пазухам и производят впечатление пазушных.

Из-за отсутствия аксиллярного комплекса, папоротниковидные обладают специфическими способами ветвления побегов: филлогенным (Goebel, 1928, цит. по: Шорина, 2001), когда боковые почки закладываются на филлоподиях вайи, и акрогенным (Troll, 1937, цит. по: Шорина, 2001), когда боко-

вые почки возникают на осях корневищ вблизи их верхушек. При акрогенном ветвлении почки закладываются более или менее регулярно, при филлогенном – эпизодически. Акрогенно почки закладываются или вообще вне связи с вайями, или в разном по отношению к ним положении: впереди, напротив, позади вайи, иногда в середине междуузлия, но никогда в пазухах. Способы ветвления папоротников сопряжены с особенностями их жизненных форм: акрогенно ветвящиеся папоротники безрозеточные, филлогенно ветвящиеся – образуют розетки (Шорина, 2001).

Одни авторы (Махлин, Сурова, 1978; Тимонин, Филин, 2009; Барабанщикова, 2012) указывают, что побеги *Salvinia* ветвятся латерально в узлах, а почки возникают между листьями. А. Г. Лапиров и Е. А. Беляков (2019), рассмотрев по литературным данным и гербарному материалу модульную организацию ряда водных растений, в том числе и салвинии плавающей, не пришли к однозначному мнению относительно точного положения боковых почек и побегов у данного вида. Подробного описания процесса ветвления, включающего признаки, применяемые в современной морфологии растений, для салвинии плавающей нет. Поэтому целью нашего исследования стало выявление основных характеристик ветвления *S. natans* (L.) All. (Salviniaceae).

Объект и методы. Объектом исследования стали спорофиты однолетнего разноспорового водного папоротника *S. natans* на всех этапах онтогенеза. Изучение особей проводили в течение нескольких лет в водоемах Астраханской области. Проанализировано несколько тысяч растений. Методы исследования – сравнительно-морфологический с учетом ритмологического аспекта и онтогенетический.

Результаты. Появление спорофитов *S. natans* на поверхности воды происходило обычно в первой половине мая. На начальных этапах онтогенеза спорофита побег *S. natans* (главный побег) нарастает моноподиально за счет верхушечной почки и до иматурного онтогенетического состояния представляет собой одноосное образование, состоящее из стебля, несущего мутовки листьев, два из которых цельные плавают на воде, а один сильно рассечен и погружен в воду, и почек. Междуузлия длинные, так как их длина превышает диаметр стебля. В листорасположении наблюдается маятниковая симметрия. Каждая тройка листьев на стебле смещена в плоскости, параллельной поверхности воды то в одну, то в другую сторону. Кроме того, каждый последовательно формирующийся на стебле подводный лист не занимает среднее положение в мутовке между парой наводных листьев, а смещен в сторону того наводного листа, куда и смещена вся мутовка. Маятниковая симметрия носит строго закономерный характер и отражается на ветвлении.

Ветвление у *S. natans* боковое внепазушное. Боковые почки открытые, внешне они выглядят как маленькие зеленые бугорки, позднее их окраска меняется на коричневую. Местоположение боковой почки – на стебле, под местом прикрепления черешка того наводного листа, ближе к которому расположен в данном узле подводный лист. В итоге боковые почки и формирующиеся из них боковые побеги располагаются по оси очередно. Размещение

боковых почек на стебле в узлах, но во внепазушном положении дает основание отнести ветвление *S. natans* к акрогенному типу (Серебряков, 1952; Шорина, 2001).

Впервые боковые почки закладываются в имматурном состоянии. Их обычно можно обнаружить, начиная с первой–второй пары наводных супротивных листьев и в выше расположенных узлах по всей длине побега. Около ювенильных листьев боковые почки не формируются. У имматурных особей, как правило, боковая почка в узле одна.

Ветвление начинается в прегенеративном периоде онтогенеза и связано с переходом особей в виргинильное онтогенетическое состояние, которое наступает в первой половине июня. Самые нижние боковые почки, заложенные на главном побеге, могут не реализоваться. Но нами обнаружены особи, у которых первый боковой побег отходил от узла, несущего вторую пару супротивных наводных листьев, то есть можно сказать почти от самого основания главного побега. Последовательность распускания боковых побегов акропетальная (от основания к верхушке оси). В ритмологическом аспекте все боковые побеги *S. natans* развиваются силлептически, то есть без периода покоя, одновременно с ростом материнского побега.

В ходе морфогенеза бокового побега первым вытягивается гипоподий – участок стебля от основания бокового побега до его первого узла, что позволяет вынести будущей боковой побег за пределы контуров листьев главной оси и минимизировать налегание листьев побегов разных порядков друг на друга. На верхушке гипоподия расположен меристематический бугорок, в котором не удается эпиморфологически различить зачатки листьев. Затем в первом узле бокового побега вычленяется рассеченный на сегменты подводный лист, немного позже становятся различимы сложенные пополам (не улиткообразно) наводные листья, и, наконец, первая пара наводных листьев разворачивается. Каждый боковой побег может в свою очередь ветвиться. По видимому, ветвление особей достигает 4–5 (и более) порядков. Однако в таком сильно разветвленном состоянии особи обнаружить не удавалось, что связано с рано начинающейся дезинтеграцией побегового тела *S. natans*.

К началу виргинильного состояния, когда развиваются первые боковые побеги, базальный участок главного побега обычно перегнивает (иногда это происходит еще в имматурном состоянии), а вместе с его гибелью утрачиваются признаки ранних этапов онтогенеза (наличие мегаспорангия, женского гаметофита, листа проростка, ювенильных листьев), которые позволяли определить происхождение особи (из зиготы или вегетативное) и истинный порядок ее ветвления. В конце июня, находясь еще в прегенеративном периоде, основная масса особей в ценопопуляциях представляет собой побеговые системы, достигающие только трех порядков ветвления. Возможно часть этих особей – не успевшие сильно разветвиться генеты, утратившие основание главного побега, а другая часть – раметы, возникшие путем уже произошедшего вегетативного распада более крупных генет. При этом рост и ветвление и тех, и других не прекращаются, что в свою очередь снова приводит укруп-

нившиеся растения к партикуляции. Распад может осуществляться вплоть до одиночных метамеров, каждый из которых, благодаря развитию из почки бокового побега, способен дать новое растение. Максимальные размеры обнаруженных целостных особей-рамет в летний период составили 20 см на 25 см, в осенний период – 20 см на 18 см. Это свидетельствует о некоторых пределах размера, при котором *S. natans* способна сохранять морфологическую целостность.

В целом побеговая система *S. natans* занимает плагиотропное положение, размещаясь горизонтально на воде, и только рассеченные подводные листья свисают в водную толщу. Однако в пределах каждой оси боковые побеги имеют разное направление роста. Верхние боковые побеги расположены под острым углом к материнской оси, средние – перпендикулярно ей, а нижние – сильно отклонены назад, что придает растениям очертания овала или даже круга.

Во второй половине лета и осенью подавляющее большинство особей *S. natans* – генеративные растения, у которых сорусы формируются в узлах на подводных листьях. Анализ наиболее мощных особей, собранных в конце вегетационного сезона показал, что боковые почки обнаружены на 2/3 метамеров от общего количества всех метамеров растения, а боковые побеги только на 1/5 метамеров от их общего количества. Однако на оси первого порядка раметы около половины метамеров несли боковые побеги, что говорит о более интенсивном ветвлении побегов низших порядков по сравнению с побегами высших порядков. Наиболее мощные боковые побеги расположены в проксимальной части оси, то есть имеет место базитония. При этом, как правило, все нижние узлы несут боковые побеги, а верхние – нет.

У *S. natans* нами впервые были обнаружены добавочные почки, по расположению соответствующих сериальным. У генеративных особей примерно половина всех метамеров, уже несущих развитые боковые побеги, также имели и боковые почки, которые возможно способны дать начало ещё одному боковому побегу в случае отрыва более взрослого. У некоторых особей отмечены сериальные комплексы, состоящие из двух-трех боковых побегов разного размера. В процессе роста они могут разворачиваться в разные стороны относительно несущей их оси, создавая видимость отхождения бокового побега из-под каждого наводного листа в пределах одного узла.

Заключение. Внепазушное положение боковых почек *S. natans* связано с принадлежностью вида к достаточно древнему отделу папоротниковидных, где «природа как бы искала путей наилучших отношений между листьями и боковыми почками» (Серебряков, 1952), однако пазушное положение почек в этой группе высших споровых растений достигалось лишь единично.

Базитония и своеобразное расположение боковых побегов вдоль оси придает особям благоприятную для передвижения в воде овальную или округлую форму. Высокая интенсивность ветвления, реализация сериальных почек и силлеписис дают возможность *S. natans* как однолетнику в сжатые сроки создать большую фотосинтетическую и спороносящую поверхность.

Данные особенности ветвления, а также рано начинающаяся партикуляция усиливают возможности вегетативного и спорового размножения вида и позволяют ему быстро осваивать жизненное пространство, а также активно расселяться в текущих водоемах.

Библиографический список

Барабанищикова Н. С. Жизненная форма сальвинии плавающей (*Salvinia natans* (L.) All., Salviniaceae) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 154–156.

Лапиров А. Г., Беляков Е. А. Проблемы применимости концепции модульной и структурно-функциональной организации цветковых растений к анализу структуры побегов у некоторых групп споровых растений // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. № 6. С. 427–438.

Махлин М. Д., Сурова Т. Д. Семейство Сальвиниевые (Salviniaceae) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 248–254.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Батыгина Т. Б., Шорина Н. И., Савиных Н. П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учеб. для вузов. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.

Тимонин А. К., Филин В. Р. Ботаника: в 4 т. Систематика высших растений: учебник для студ. высш. учеб. заведений. Т. 4. В 2 кн. Кн. 2. М.: Изд. центр «Академкнига», 2009. 320 с.

Шорина Н. И. Гомологии в модульной организации спорофитов папоротниковидных и семенных растений // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX шк. по теорет. морф. раст. «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». СПб.: СПбСУ, 2001. С. 129–135.

Шорина Н. И. О гомологиях почек Polypodiophyta и Angiospermae // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 279–287.

РАСТЕНИЯ РЕЧНЫХ ОТМЕЛЕЙ: СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ

М. Н. Скоробогатая, Н. П. Савиных
Вятский государственный университет,
mariyashakleina@mail.ru, savva_09@mail.ru

В работе показано, что свободные территории речных отмелей осваивают растения, обладающие вторичными жизненными стратегиями. Они сочетают признаки и особенности строения как виолентов, так и эксплерентов, но выраженные в разной степени в зависимости от микроусловий среды.

Ключевые слова: речные отмели, жизненные стратегии, экотопы.

PLANTS OF RIVER SHALLOWS: SURVIVAL STRATEGIES

M. N. Skorobogataya, N. P. Savinykh
Vyatka State University

The paper shows that the free territories of river shallow are mastered by plants with secondary life strategies. They combine the signs and structural features of both violents and explerents, but expressed to varying degrees depending on the micro-conditions of the environment.

Keywords: river shallow, life strategies, ecotope.

Природа не однажды стучалась в одни и те же двери
И. В. Гете

Речные отмели – своеобразная «арена» для возникновения пионерных группировок растительности, которые представляют собой первичный этап в развитии фитоценозов речных пойм (Чалов, 2016). Это – участки с резко меняющимися в течение вегетационного сезона влажностью и температурным режимом. Речную отмель, как правило, слагают яснослоистые, хорошо промытые пески. В нижней части отмели это более крупнозернистые диагонально слоистые пески, в верхней – более тонкозернистые пески вплоть до алевритов, имеющие тонкую мелколинзовую косоволнистую слоистость. При спаде воды на отмелях иногда отлагается прослой заиления, более характерный для мутных рек (Лаврушин, 1963).

На этих территориях возникают типичные первичные фитоценозы, растения которых имеют особые свойства и специфику строения для расселения и закрепления особей. В составе ассоциаций речных отмелей отмечено до 30 видов цветковых растений. Общий спектр жизненных форм растений этих территорий невелик (рис.). Ближе к урезу воды преобладают однолетники и малолетники вегетативного происхождения. По направлению к пойме доминантами становятся многолетники в основном – длиннокорневищные и каудексовые.

В зависимости от удаления от уреза воды и перепада высот субстратов среди речных отмелей выделяется несколько принципиально различных экотопов:

- 1) граничащий с прирусловой поймой;
- 2) возвышенные верхушки будущих грив;
- 3) понижения.

Одним из типичных видов речных отмелей является *Petasites spurius* (Retz.) Rchb., который отмечен во всех экотопах. Это – лесостепной травянистый вегетативно подвижный малолетник без выраженных центров воздействия на среду, с побеговой системой, формирующейся по симподиальной полурозеточной модели побегообразования (Шаклеина и др., 2018). Особи обладают рядом особенностей биологии и строения, обеспечивающих адаптацию к жизни на песках. На участках, расположенных ближе к урезу воды произрастают молодые прегенеративного особи, а на границе с прирусловой поймой растения формируют обширные клоны. По сути, *P. spurius* является эдификатором растительности речных отмелей.

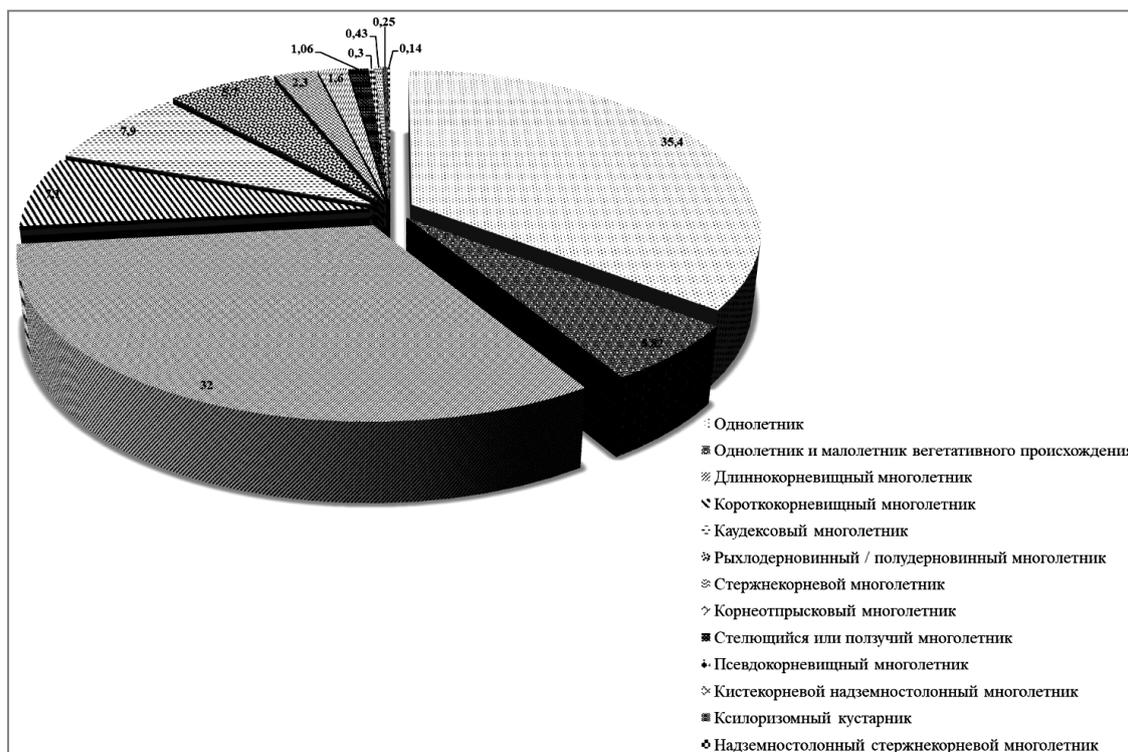


Рис. Спектр жизненных форм растений речных отмелей

За счет формирования протяженной побеговой системы (до 3 и более метров в год), неоднократно меняющей направление роста в течение вегетационного сезона, особи *P. spurius* быстро занимают свободное пространство прирусловых отмелей. Варьирование способов самоподдержания ценопопуляций в зависимости от условий произрастания: на границе с прирусловой поймой – только вегетативно; в свободных понижениях семенное и вегетативное размножение практически равны. Поэтому в большинстве ценопопуляций преобладают левосторонние спектры с пиками на вегетативных парциальных образованиях, что подчеркивает незначительную роль семенного воспроизведения. Эти особенности свидетельствуют об эксплерентной стратегии *P. spurius* (Shakleina, Savinykh, 2021). Она обеспечивается особым образом – за счет вегетативного разрастания и размножения, а не семенного как у типичных эксплерентов-однолетников. Поэтому вид долго удерживает территорию – признак типичных виалентов, – но не за счет длительной жизни одних и тех же растений, а путем последовательно сменяющихся ежегодно малолетних и однолетних потомков вегетативного происхождения в составе постоянно и закономерно обновляющихся клонов. Таким образом, жизненная стратегия *P. spurius* имеет смешанный характер и является вторичной – эксплерент-виолентной (Shakleina, Savinykh, 2021).

На возвышенных верхушках будущих грибов, как совместно с *P. spurius* так и при формировании монодоминантных сообществ, произрастает *Silene tatarica* (L.) Pers. Это – прибрежно-опушечный (Цвелев, 2000) травянистый поликарпик, существующий в зависимости от условий экотопа в виде длиннокорневищно-стержнекорневого или каудексового моноцентрического

травянистого многолетника с симподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования (Лелекова и др., 2020). Однажды занятое пространство растение удерживает долго и может осваивать неоднократно. Это обеспечивается благодаря развитой корневой системе с глубоко залегающим главным корнем (более 50 см) и толстыми горизонтально расположенными боковыми; банку спящих почек на геофильных частях особи, которые способны к медленному нарастанию и формированию комплексов боковых дочерних почек (Лелекова и др., 2020). Они (спящие почки) обеспечивают возобновление особи, но лишь при повреждении или изменении условий биотопа. Эти особенности определяют *S. tatarica* как виолента. Но вегетативное размножение и разрастание у растений отсутствует, самоподдержание ценопопуляций только семенное. Онтогенетические спектры большинства изученных ценопопуляций этого вида левосторонние с пиком на молодых вегетативных особях. Семена сдуваются ветром вместе с частицами песка, задерживаются и скапливаются в понижениях, где и прорастают. Однако, лишь некоторые из них достигают взрослого состояния, большая часть уносится водой или погребается песком. Такая динамика численности популяции, идущая по экспоненциальному пути, характеризует *S. tatarica* как эксплерента (Shakleina, Savinykh, 2021), что характерно для многих многолетних трав в условиях открытых свободных пространств. Поэтому жизненную стратегию *S. tatarica* на территории речных отмелей считаем возможной определить, как вторичную – виолент-эксплерентную.

В понижениях, среди песков, произрастает циркумбореальный вид – *Limosella aquatica* L. – моноподиально нарастающий явнополицентрический монокарпик с моноподиальной розеточной моделью побегообразования, боковыми столонно-верхнерозеточными побегами и их системами до четырех порядков ветвления (Savinykh, Shakleina, 2020).

Формируются боковые побеговые системы непрерывно в течение вегетационного сезона из почек главного и боковых побегов. Поэтому в основании первичного розеточного побега они более разветвлены. Такое побегообразование аналогично итеративному ветвлению (беспрерывное образование за вегетационный период нескольких, следующих друг за другом побегов замещения, формирующих ось растения), типичному для трав гигрофитов и гидрофитов. Формирование пазушных комплексов повышает площадь ассимилирующей поверхности, энергию семенной репродукции особи, содействует одновременному длительному плодоношению и их активному расселению. Семенная продуктивность может достигать 1500 семян на растение. Плоды по мере созревания растрескиваются продольной щелью, формируя банк семян, которые частично смываются и разносятся течением по территории отмели во время половодья. Таким образом, итеративное ветвление, непрерывное моноподиальное нарастание осей и цветение, а также формирование пазушных комплексов обеспечивает особи быстрое освоение территории в текущем году и в будущем (благодаря высокой энергии семенного воспроизведения). Это – типичная эксплерентная жизненная стратегия, как у всех

однолетников-терофитов. Но в отличие от них, *L. aquatica* еще вегетативно разрастается, активно расселяется (Shakleina, Savinykh, 2021).

Таким образом, территории речных отмелей осваивают растения со смешанной жизненной стратегией, сочетающие признаки виолентов и эксплерентов, но в разной степени. Так у *P. spurius* они проявляются в равной степени, поэтому он может занимать все экотопы отмелей. У *S. tatarica* преобладают признаки виолентной жизненной стратегии, что ограничивает ее существование участком верхушки будущих грив; тогда как у *L. aquatica* наоборот наиболее выражены признаки эксплорента и особи способны существовать только на ограниченных территориях понижений. Поэтому к заселению речных отмелей способны разные виды растений, но со сходными женными стратегиями, которые обеспечиваются по-разному у каждого из них.

Библиографический список

Лаврушин Ю. А. Аллювий равнинных рек субарктического пояса и перигляциальных областей материковых оледенений // Тр. ГИН АН СССР. 1963. Вып. 87. 266 с.

Лелекова Е. В., Шаклеина М. Н., Савиных Н. П. Побегообразование у *Silene tatarica* (Caryophyllaceae) на песчаных отмелях р. Вятки (г. Киров) // Ботан. журнал. 2020. Т.105. № 7. С. 697–704.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХВА. 2000. 781 с.

Чалов Р. С. Руслловые процессы (русловедение): учебное пособие. М.: ИНФРА-М, 2016. 565 с.

Шаклеина М. Н., Савиных Н. П., Шабалкина С. В. Варианты строения и развития монокарпического побега *Petasites spurius* (Asteraceae) // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. 2018. № 19. С. 69–73.

Savinykh N., Shakleina M. Biomorph *Limosella aquatica* L. and its contribution in stolon-rossette water grasses formation // BIO Web of Conferences. 2020. Vol. 24. 00073.

Shakleina M., Savinykh N. Life strategies of plants of meander bars // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 38. 00113.

МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ОТМЕЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ВОДОТОКОВ И ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА АМУРА

Д. Ю. Цыренова

Тихоокеанский государственный университет, duma@mail.ru

Выявлено, что адаптация к песчано-илистым отмельным местообитаниям осуществляется благодаря гистологическим преобразованиям тканей растения: суберинизации кортикальных тканей и кутинизации поверхностных тканей, аэренхиматизации, склерификации стелы.

Ключевые слова: *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Dichostylis micheliana*, *Centipeda minima*, *Symphyllocarpus exilis*, *Coleanthus subtilis*.

MICROMORPHOLOGICAL ADAPTATIONS OF SHALLOW PLANTS OF WATER CURRENTS AND WATER BODIES OF THE AMUR BASIN

D. Ju. Tsyrenova
Pacific State University

It was revealed that adaptation to sandy-silty shallow habitats is carried out due to histological transformations of plant tissues: suberinization of cortical tissues and cutinization of surface tissues, aerenchymatization, and sclerification of the stele.

Keywords: *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens*, *Dichostylis micheliana*, *Centipeda minima*, *Symphylocarpus exilis*, *Coleanthus subtilis*.

Научный интерес к флоре отмелей (отмельной флоре) бассейна Амура существует давно. Многие исследователи (Максимович, 1859; Комаров, 1901; Ворошилов, 1968; Нечаев и Гапека, 1970; Нечаевы, 1973; Крюкова, 2005; Цыренова, Касаткина, 2013) подчеркивали флористическую и экологическую оригинальность отмельной флоры бассейна Амура, находящейся под влиянием муссонного климата Восточной Азии. Своеобразие климатических условий обуславливает высокий эндемизм флоры. В настоящее время с вводом в эксплуатацию крупных гидротехнических сооружений на рр. Зея и Бурея значительно изменился режим затоплений пойменных местообитаний растений (Махинов, 2006), вследствие чего возникла реальная угроза исчезновения природного феномена как отмельная флора. Поэтому изучение отмельной флоры Амура остается актуальной научной задачей.

В данном сообщении с позиций экологической анатомии описана микроморфология представителей отмельной флоры рек и озер Амурского бассейна и определены адаптации к условиям существования.

Материал для исследований собран в пределах Среднеамурской низменности вдоль основного русла р. Амур, малых рр. Черная, Сита и Кия, оз. Синдинское и Петропавловское. Исследования проведены по общепринятой методике. Учитывалось типичное строение органов, различия между надземными и подземными органами, а затем уже адаптивные особенности в строении поверхностных и кортикальных тканей, обилие межклетников и воздухоносных полостей, степень развития проводящих и механических тканей, характер видоизменений клеточных стенок и др.

Объекты исследования: *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel (сем. Poaceae), *Dichostylis micheliana* (L.) Nees (сем. Cyperaceae), *Gratiola japonica* Miq., *Limosella aquatica* L., *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (сем. Plantaginaceae), *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. и *Symphylocarpus exilis* Maxim. (сем. Asteraceae).

Исследования микроморфологии вегетативных органов у отбельных видов показывают, что в листе, стебле и корне сохраняется типичное строение, свойственное надземным и подземным органам растения. Отклонений в общем плане строения органов, обусловленных эфемерностью и терофитностью растений, не обнаружено. Также не обнаружены признаки микроструктурного упрощения, связанные со специфическими отбельными условиями существования. Анатомические различия между двумя исследованными видами связаны с видоспецифичностью. Однако гистологические особенности органов подвержены, как мы считаем, адаптивным преобразованиям.

В строении листа выявлены следующие особенности.

1. Функционирование эпидермы листа в качестве дополнительной ассимиляционной ткани. У *Centipeda minima* и *Symphyllocarpus exilis* эпидермальные клетки содержат хлоропласты. Экологическое значение – сохранение фотосинтеза при кратковременных затоплениях экотопа.
2. Равнозначность верхней и нижней эпидермы (амфистоматическая эпидерма). Очертания антиклинальных стенок одинаково извилистые. Лист амфистоматный с устьицами на верхней и нижней стороне листа. Например, у *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* Экологическое значение – усиление транспирации и газообмена.
3. Поверхностные устьица. У всех изученных видов наблюдаются поверхностные устьица, замыкающие клетки их расположены вровень с основными клетками эпидермиса. На поперечном срезе листа видны крупные подустыичные пространства. Устьичные щели открытые. Экологическое значение – усиление транспирации и газообмена.
4. Форма эпидермальных клеток. Эпидермальные клетки однослойные, крупные бесцветные, б.м. склерифицированные и пузыревидные. Например, у *Coleanthus subtilis* и *Dichostylis micheliana*. Экологическое значение – усиление поверхностного водообмена. Крупные бесцветные эпидермальные клетки, по-видимому, создают экран, уменьшающий интенсивность проникающего в лист света. Они же возможно могут обводняться при затоплениях растений, сохраняя листовым пластинкам их форму под водой.
5. Секреция эпидермы. У *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* на обеих сторонах листовой пластинки имеются эфиромасличные железы с четырех-восьми-десятиклеточными головками. Экологическое значение – обеспечение несмачиваемости листьев.
6. Признаки кранц-анатомии. У *Dichostylis micheliana* хлоренхима мезофилла листа веером окружают проводящие пучки, образуя кранцевую обкладку вокруг них. На прибрежных отмелях, где постоянно присутствуют экстремальные факторы среды, мы отмечаем присутствие высоко адаптивного C₄-пути фотосинтеза у отбельных растений.

В строении стебля выявлены следующие особенности.

1. Кутинизация эпидермы. Кутикула у *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* очень толстая и мелко гофрированная. Экологическое значение – защита от намокания внутренних тканей.
2. Наличие в первичной коре схизогенных воздушных полостей, отграниченными друг от друга живыми ненарушенными клетками паренхимы. У *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*,

Lindernia procumbens. Экологическое значение – предохраняют органы растения от проникновения внутрь воды. 3. Суберинизация эндодермы. У *Symphyllocarpus exilis* эндодерма отчетливо выражена и хорошо заметна по суберинизированным клеточным стенкам. Экологическое значение – защита центрального цилиндра от выщелачивающего воздействия воды. 4. Наличие воздушных полостей в сердцевине стебля. У *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* здесь наблюдается образование рексигенной воздушной полости. Экологическое значение – функционирование в качестве опорной системы и системы плавучести при затоплении водой.

В строении корня выявлены следующие особенности. 1. Суберинизация кортикальных тканей. У *Dichostylis micheliana* суберинизированные клетки располагаются радиальными рядами, образуя опорный каркас наподобие колесных спиц у *Coleanthus subtilis* суберинизируются 1–2 паренхимных слоя, близлежащих к эндодерме, т. е. внутренние слои коровой паренхимы; у *Lindernia procumbens* опробковывают поверхностные клетки 1–2 слоя. Экологическое значение – защита от намокания внутренних тканей и сохранение целостности структуры органа в стенобионтных условиях существования. 2. Аэренхиматизация. У *Coleanthus subtilis* и *Dichostylis micheliana* выявлена первичная аэренхима с рексигенными или схизогенными воздушными полостями; у *Lindernia procumbens* отмечается вторичная аэренхима со схизогенными воздушными полостями. Экологическое значение – помощь при газообмене, функционирование в качестве опорного каркаса. 3. Склерификация стелы. У *Limosella aquatica*, *Lindernia procumbens* центральный цилиндр сплошной и выполнен развитой вторичной ксилемой. Паренхимные лучи склерифицированы и почти неразличимы от сосудов ксилемы, у *Coleanthus subtilis* стела также сплошь склерифицированная. Экологическое значение – закоривание растения в подвижном аллювиальном субстрате прибрежных отмелей.

Таким образом, у изученных видов выявлен комплекс типичных и специфических адаптивных микропризнаков как гигроморфной, так и гелиоморфной природы. Несомненно, микроморфологические структуры составляют существенную часть адаптивной системы видов и способствуют выживанию их в особых условиях существования.

По стратегии выживания отмельные виды являются пациентами, т. е. приспособляются к условиям среды с помощью специальных адаптаций. Пациентная стратегия, по-видимому, является первичной по происхождению, поскольку она поддерживается консервативными и эволюционно устойчивыми микроморфологическими структурами. Приобретение же эксплерентности, т. е. адаптаций к сильным нарушениям, скорее всего, явление более позднее и поддерживается оно макроморфологическими преобразованиями жизненной формы. При этом вторичная стратегия не вызывает перестроек во внутреннем строении растений.

У изученных видов обнаружено больше признаков сухопутной микроморфологии (склерификация, суберинизация и кутинизация тканей, наличие

секретирующих структур листа и большая извилистость эпидермальных клеток), нежели гидрофитной. Можно предположить, что специфический отмельный комплекс сложился преимущественно из сухопутных видов.

Автор признательна А. П. Касаткиной за помощь в изготовлении микропрепаратов.

Библиографический список

Ворошилов В. Н. Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР. Вып. 68. М., 1968. С. 45–48.

Комаров В. Л. Species novae Florae Asiae Orientalis (Manshuriae et Koreae borealis) // Acta Hort Petropol. 1901. Vol. 18. № 6. Pp. 419–449.

Максимович К. И. Primitiae Florae Amurensis. St.-Petersburg, 1859. 504 p.

Нечаев А. П., Гапека З. И. Эфемеры меженной полосы берегов нижнего Амура // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 8. С. 1127–1137.

Нечаев А. П., Нечаев А. А. *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidl. в приамурской части ареала // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 404–446.

Крюкова М. В. Флора водоемов Нижнего Амура. Владивосток: Дальнаука, 2005. 159 с.

Махинов А. Н. Хабаровский водный узел: пути решения сложной проблемы // Наука и природа Дальнего Востока. 2006. № 2. С. 55–59.

Цыренова Д. Ю., Касаткина А. П. Экологическая структура флоры прибрежных отмелей реки Амур вблизи Хабаровска (Нижний Амур) // Ученые записки Забайкальского гуманитарно-педагогического университета им. Н. Г. Чернышевского. Серия «Естественные науки». Чита, 2013. № 1 (48). С. 58–72.

АНАЛИЗ ПОЛИМОРФИЗМА ПРОРОСТКОВ В РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *PINGUICULA VULGARIS* И *P. ALPINA*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

Л. А. Николаева, Г. Е. Титова

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
pushkareva-lubov@mail.ru*

Изучен полиморфизм проростков у двух односемядольных видов рода *Pinguicula* (*P. vulgaris* L. и *P. alpina* L.) в условиях их различных популяций (Ленинградская, Мурманская области). Установлено, что способность к образованию наряду с односемядольными также двусемядольных проростков и разнообразных переходных форм, является свойством их отдельных популяций.

Ключевые слова: *Pinguicula vulgaris* L., *Pinguicula alpina* L., полиморфизм проростков, псевдомонокотилия, синкотилия, Северо-Запад РФ.

ANALYSIS OF SEEDLINGS POLYMORPHISM IN DIFFERENT POPULATIONS OF *PINGUICULA VULGARIS* AND *P. ALPINA* GROWING IN THE NORTH-WEST OF RUSSIA

L. A. Nikolaeva, G. E. Titova

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,
pushkareva-lubov@mail.ru

The seedlings polymorphism of two monocotyledonous species of the genus *Pinguicula* (*P. vulgaris* L., *P. alpina* L.) growing in the conditions of their different populations (Leningrad and Murmansk regions) was studied. It was established that their ability to the forming of the monocotyledonous seedlings together with dicotyledonous ones and their various transitional forms is a property of their individual populations.

Keywords: *Pinguicula vulgaris* L., *P. alpina* L., polymorphism of seedlings, pseudomonocotyly, syncotyly, North-West of the Russia.

Виды рода *Pinguicula* L. (жирянка) - многолетние травянистые насекомоядные растения из сем. Lentibulariaceae Rich, принадлежащие к классу Двудольных растений (Dicotyledoneae), часть из которых (*P. vulgaris* L., *P. alpina* L., *P. corsica* Bernard & Gren., и др.), однако, имеют зародыш с единственной семядолей (Degtjareva et al., 2004, 2006 и др.), то есть, проявляют феномен псевдомонокотилии. Происхождение единственной семядоли в роде *Pinguicula* спорно: трактуется как результат недоразвития одной из семядолей двусемядольного зародыша (Velenovsky, 1907; Naccius, Hartl-Baude, 1957) или их конгенитального срастания (Sargant, 1903; Goebel, 1932; Титова, 2012); некоторые авторы интерпретируют ее как первый настоящий лист (Treviranus, 1848). Решение этого спорного вопроса полезно как для познания общих закономерностей эволюции зародыша покрытосеменных растений, так и происхождения зародыша однодольных растений, взгляды на которое, как известно, также являются дискуссионными (гипотезы недоразвития – F. Hegelmaier, 1878 синкотилии – E. Sargant, 1903, гетерокотилии – A. Hill, 1906, и др.; см. Батыгина, Красников, 1997; Juguet, 2002; Sokoloff et al., 2008; и др.).

Решению вопроса о происхождении псевдомонокотилии в роде *Pinguicula* (как и других родов ложнооднодольных растений) способствует анализ переходных форм между дву- и односемядольными зародышами/проростками. Однако такие переходные формы обнаружены лишь у отдельных видов рода *Pinguicula* – двусемядольной *P. lusitanica* L. и односемядольной *P. vulgaris*. Так, у *P. lusitanica*, выявлена способность к образованию не только двусемядольных, но и односемядольных проростков, а также разнообразных переходных форм, характер которых, однако, не уточнялся (Schultz, 1965). У *P. vulgaris*, произрастающей в условиях Северо-Запада России (Глядино, Ленинградская обл.), наоборот, выявлена способность к обра-

зованию не только односемядольных, но и типично двусемядольных проростков и также разнообразных переходных форм с различной степенью и формами конгенитального срастания семядолей. Последний факт был использован как аргумент в пользу точки зрения о возникновении псевдомонокотилии в роде *Pinguicula* на основе унимаргинальной синкотилии (Титова, 2012). Следует, однако, отметить, что при проращивании семян *P. vulgaris* и *P. lusitanica* из других мест произрастания подобного полиморфизма проростков не выявлено (Heide, 1912; Degtjareva et al., 2006), что возможно обусловлено склонностью к этому явлению лишь их отдельных популяций. Не ясен вопрос и о том, проявляют ли эту способность все или отдельные особи этих популяций.

Цель работы состояла в сравнительной оценке полиморфизма проростков *P. vulgaris*, образующихся из семян, сформировавшихся в условиях ее различных популяций на территории Северо-Запада России, а также (в случае выявления этого полиморфизма) – проверке способности их разных особей к формированию двусемядольных и переходных форм. Дополнительным аспектом являлась также проверка способности к данному явлению особей одной из популяций односемядольной *P. alpina*.

Материал и методы. Для исследования выбраны три популяции *P. vulgaris* (окр. пос. Пудость и Глядино, Гатчинский и Ломоносовский р-ны Ленинградской области, соответственно; окр. пгт. Ревда, Ловозерский район Мурманской области) и одна популяция *P. alpina* (окр. пгт. Ревда, Ловозерский район Мурманской области).

Сбор плодов и семян в популяциях проводили в июле 2019–2021 гг. Для получения проростков выполненные семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, согласно методике Титовой (2012), при оптимальном режиме 3 мес. холодной стратификации (0–3°C), с последующим выносом в тепло и на свет. Для выявления способности разных особей к полиморфизму проростков семена – отдельно из каждой коробочки (обычно одна особь – одна коробочка) помещали в отдельные чашки Петри. Анализировали от 30 до 58 коробочек из каждой популяции.

Прижизненные наблюдения за развитием проростков осуществляли с использованием стереомикроскопа Stemy-2000 C Zeiss. Структуру органов проростков анализировали методом СЭМ на сканирующем электронном микроскопе JSM-6390 LA (“Jeol Ltd”, Japan) (с предварительной фиксацией материала в 2,5 %-ном глутаровом альдегиде, с последующей отмывкой материала, его обезвоживанием в серии спиртов, ацетона, заключением в изоамиловый эфир уксусной кислоты и высушиванием на Critical point). Оценка строения устьиц и гидатод проводили методом световой микроскопии на временных препаратах. Для этого образцы просветляли в смеси гипохлорита, хлорида и гидроксида кальция в течение 5 мин., отмывали в воде, окрашивали толуидиновым синим и заключали в глицерин. Препараты анализировали на микроскопе AxioPlan 2, фотографии получали с помощью цифровой камеры-насадки на микроскоп AxioCam MRc3 и ПО AxioVision.

Полученные данные обрабатывали статистически в программе MS Office Excel (с подсчетом среднего арифметического и стандартной ошибки).

Результаты и обсуждение. Особи *P. vulgaris* и *P. alpina* характеризуются достаточно высокой всхожестью семян в лабораторных условиях. У особей *P. vulgaris* из популяции Глядино средний процент прорастания (при выбранном оптимальном режиме) составил около 41 %, в популяции Пудость – 57 %, в популяции Ревда – 42 %. У особей *P. alpina* из популяции Ревда он составил 78 %. В то же время, количество проросших семян у разных особей сильно варьировало: у *P. vulgaris* из Глядино (в зависимости от особи) от 2 до 97 %, из Пудости – от 4 до 100 %, из Ревды – от 1 до 86 %; у *P. alpina* из Ревды – от 11 до 100 %. Полученные данные в целом подтверждает литературные данные о наличии неглубокого физиологического покоя семян у изученных видов рода *Pinguicula* (Kinzel, 1920; Титова, 2012, по классификации Николаевой и др., 1985). Однако, часть семян этих видов, несмотря на 3 месяца холодной стратификации, все же не проросла, что наблюдалось также в опытах Титовой (2012), что вероятно указывает на наличие у них более глубокого физиологического покоя. Причины низкого прорастания семян у отдельных особей всех видов пока остаются не ясными (возможно, особи этих популяций характеризуются высокой гетерогенностью семян по типу покоя).

Проростки, полученные из семян, собранных в обеих популяциях *P. vulgaris* в Ленинградской области (Пудость, Глядино) – отдельно, из каждой коробочки, характеризуются высокой степенью полиморфизма. Выявлено 6 типов проростков: крупные двусемядольные (1 тип) и двусемядольные с частичным односторонним срастанием семядолей в основании (2 тип), крупные односемядольные с апикальной выемкой на семядоле (3 тип) и без (4 тип), мелкие односемядольные с апикальной выемкой (5 тип) и без (6 тип) (рис. 1, 1–5). При этом у *P. vulgaris* из популяций Глядино и Пудость формирование двусемядольных проростков (1 и 2 типы) отмечено у 45 % изученных особей, однако их количество у каждой особи невелико – 4 и 1 % (от общего количества проростков, полученных из семян, сформированных в каждой коробочке), соответственно. Остальные проростки являлись односемядольными: доля типично односемядольных проростков (4, 6 типы) в обеих популяциях была примерно одинаковой (81 % в Глядино, 79 % в Пудости); доля односемядольных проростков с выемкой на семядоле (3, 5 типы) была намного ниже (16 % и 20 %, соответственно) (табл.).

В отличие от обеих популяций Ленинградской области, у *P. vulgaris* из популяции в Мурманской области (Ревда) полиморфизм проростков выражен очень незначительно: выявлено лишь 2 типа проростков – крупные типично односемядольные и односемядольные с апикальной выемкой на семядоле (соответствующие 4 и 3 типам проростков *P. vulgaris*, из Глядино и Пудости; данные не проиллюстрированы). При этом у всех особей данной популяции преобладали типично односемядольные проростки – 99 %; доля односемядольных проростков с апикальной выемкой на семядоле составляла лишь 1 % (табл.).

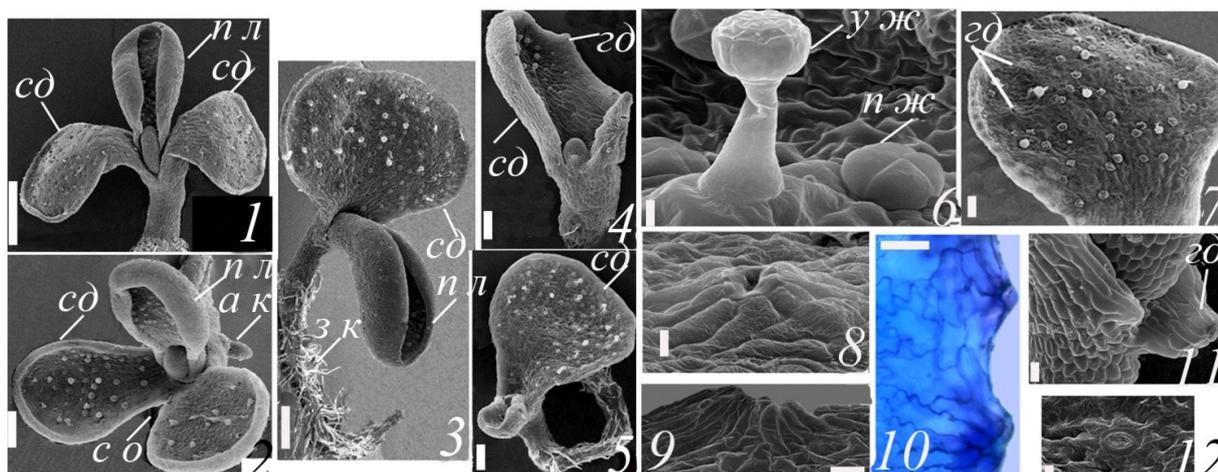


Рис. 1. Строение проростков *Pinguicula vulgaris* из популяции Глядино: 1 – крупные двусемядольные проростки (I тип); 2 – двусемядольные с частичным срастанием семядолей в основании (II тип); 3 – крупные односемядольные без апикальной выемки в семядоле (IV тип); 4 – мелкие односемядольные с апикальной выемкой (V тип); 5 – мелкие односемядольные без апикальной выемки (VI тип) (III тип не представлен в связи с его значительным сходством с IV типом, за исключением наличия апикальной выемки в семядоле); 6 – улавливающая и пищеварительная железы; 7 – адаксиальная поверхность пластинки семядоли; 8–11 – гидатоды; 12 – устье; а к – адвентивный корень; гд – гидатода; з к – зародышевый корень; н ж – пищеварительная железа; н л – первый лист; сд – семядоля; с о – частичное срастание семядолей в основании; у ж – улавливающая железа. Масштабная линейка: 1 – 500; 2, 3 – 200; 4, 5, 7 – 100; 10, 11 – 50; 8 – 20; 6, 9, 12 – 10 мкм.

У *P. alpina* из популяции Ревда полиморфизм проростков не выражен: все проростки (100 %) были односемядольными, без апикальной выемки в семядоле (рис. 2, 1), двусемядольных и переходных форм не выявлено (табл.).

Таблица

Доля различных типов проростков, формирующихся из семян, созревших в пределах одной коробочки/особи у *Pinguicula vulgaris* из популяций Глядино, Пудость и Ревда и *Pinguicula alpina* из популяции Ревда

Вид и популяция	<i>Pinguicula vulgaris</i> Глядино n=31	<i>Pinguicula vulgaris</i> Пудость n=58	<i>Pinguicula vulgaris</i> Ревда n=30	<i>Pinguicula alpina</i> Ревда n=32
Типы проростков				
Типично односемядольные проростки, %	81,27±0,03 (46,34–100)	79,37±0,03 (0–100)	99,44±0,00 (96,15–100)	100±0,00 (100–100)
Односемядольные проростки с апикальной выемкой, %	16,61±0,03 (0–53,33)	19,45±0,03 (0–100)	0,56±0,00 (0–3,85)	0 (0–0)
Двусемядольные проростки, %	4,06±0,73 (0–20,00)	1,18±0,00 (0–14,29)	0 (0–0)	0 (0–0)

Примечание: в скобках приведены минимальные и максимальные значения; n – выборка.

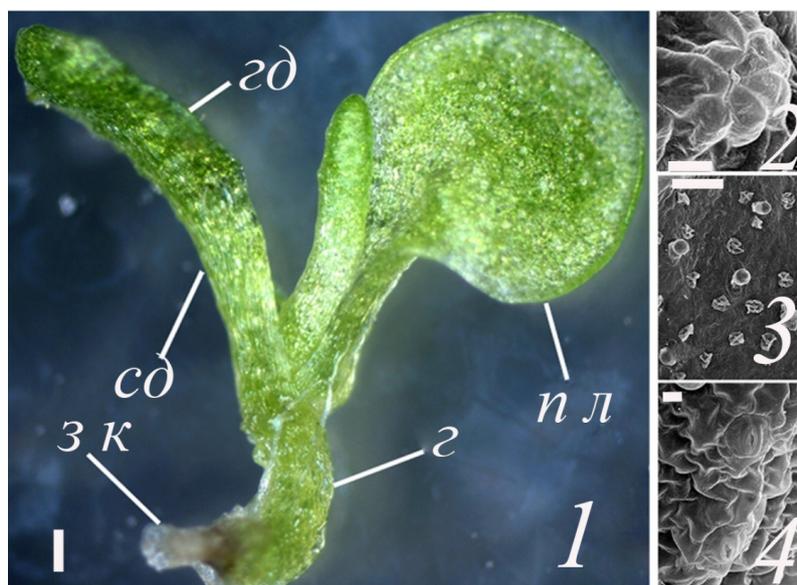


Рис. 2. Строение проростков *Pinguicula alpina*:

1 – проросток; 2 – гидатода; 3 – пищеварительные и улавливающие железки; 4 – устьица; г – гипокотиль; гд – гидатода; зк – зародышевый корень; пл – первый лист; сд – семядоля. Масштабная линейка: 1, 3 – 100; 2, 4 – 10 мкм.

Следует отметить, что, независимо от различий в строении семядольного аппарата, проростки всех выявленных типов у *P. vulgaris* и *P. alpina* являлись жизнеспособными (по крайней мере, на отслеженных этапах развития – в течение 2 мес. от начала прорастания). Они имели надземный тип прорастания и сходный общий ход развития, проходящий в несколько этапов: вскрывание семени (посредством оперкулюма), выход из него гипокотиля и зародышевого корня (с формированием системы всасывающих волосков), развертывание семядоли (в зависимости от вида овальной или округлой формы), формирование 1-го настоящего листа, развитие главного зародышевого корня с последующим заложением адвентивных корней в основании настоящих листьев (рис. 1, 1–5, рис. 2, 1). На адаксиальной поверхности семядоли проростков всех типов у обоих видов формируются пищеварительные и улавливающие железки. Улавливающие железки многоклеточные, головчатые, на ножке, пищеварительные – также многоклеточные, но сидячие, хотя у мелких односемядольных проростков *P. vulgaris* (из Глядино и Пудости) их количество на семядолях было визуально меньшим, чем у крупных односемядольных проростков. По краям пластинки и на апексе семядоли у всех видов отмечено формирование гидатод, а на ее абаксиальной поверхности – устьиц аномоцитного типа (рис. 1, 6–12, рис. 2, 2–4). Полученные данные по развитию проростков в целом согласуются с литературными данными по этому вопросу (Heide, 1912; Титова. 2012).

Заключение. Результаты проведенного исследования выявили достаточно высокую лабораторную всхожесть семян *P. vulgaris* и *P. alpina*, произрастающих на территории Северо-Запада России. Оба вида характеризуются физиологическим типом покоя семян, но, вероятно, различаются по глубине

этого покоя. Полученные данные по этому вопросу в целом согласуются с литературными данными (Николаева и др., 1985; Титова, 2012).

Обе популяции *P. vulgaris* из Ленинградской области (близкие территориально – на удалении 30 км друг от друга и с общим расположением на Ижорской возвышенности) характеризуются высокой степенью полиморфизма проростков (наличие односемядольных, двусемядольных и переходных форм), что существенно отличает их от популяции этого вида в Мурманской области (преобладание односемядольных проростков, с незначительным присутствием переходных форм – лишь с выемкой в апикальной части семядоли односемядольных проростков). Для изученной популяции *P. alpina* в Мурманской области полиморфизм проростков не характерен. Эти данные указывают на то, что полиморфизм проростков является свойством отдельных популяций этих видов.

В обеих популяциях *P. vulgaris* Ленинградской области образование двусемядольных проростков свойственно сходному количеству особей (45 %), хотя их количество у этих особей было незначительным (4 % – в Глядино, 1 % – в Пудости). Вопрос о том, является данный полиморфизм свойством всех особей этих популяций, пока остается открытым: отсутствие образования двусемядольных проростков у части особей связано с неполным прорастанием семян коробочек при испытанном режиме предпосевной обработки (вследствие их более глубокого покоя и недостаточной длительности стратификации).

Независимо от различий в строении семядольного аппарата, проростки всех выявленных типов у *P. vulgaris* и *P. alpina* были жизнеспособными и имели значительное сходство начальных этапов развития, хотя дальнейшие этапы нуждаются в дополнительном анализе. При этом полученные данные по развитию проростков разных типов у *P. vulgaris* из популяций Глядино и Пудость Ленинградской области в целом согласуются с полученными ранее данными по этому виду из популяции Глядино (Титова, 2012), а данные о наличии конгенитального срастания семядолей у их двусемядольных проростков подтверждают точку зрения о возникновении псевдомонокотилии в роде *Pinguicula* на основе унимаргинальной синкотилии (Sargent, 1903; Goebel, 1932; Титова, 2012).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-34-90134 Аспиранты).

Библиографический список

Батыгина Т. Б., Красников Л. Г. Новая концепция происхождения зародыша однодольных // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. 1997. № 3. С. 470–492.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.

Титова Г. Е. О природе псевдомонокотилии у цветковых растений // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 76–91.

Титова Г. Е. Биология прорастания *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 1137–1162.

- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena: Fischer, 1932. Teil 3. H. 1. S. 1379–1820.
- Degtjareva G., Casper S., Hellwig F., Sokoloff D. D. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny // Botanische Jahrbucher fur Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 2004. Vol. 125. No. 4. Pp. 431–452.
- Degtjareva G. V., Casper S. J., Hellwig F. H., Schmidt A. R., Steiger J., Sokoloff D. D. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution // Plant Biology. 2006. Vol. 8. No. 06. Pp. 778–790.
- Haccius B., Hartl-Baude E. Embryologische und histogenetische Studien an “monokotylen Dikotylen” II. *Pinguicula vulgaris* L. und *Pinguicula alpina* L // Österreichische Botanische Zeitschrift. 1957. Vol. 103. No. 5. S. 567–587.
- Heide F., Ostenfeld C. E. H., Warming E. Lentibulariaceæ: (*Pinguicula*). CA Reitzels Forlag, 1912. 481 p.
- Hill A. W. The morphology and seedling structure of the geophilous species of *Peperomia*, together with some views on the origin of monocotyledons // Annals of Botany. 1906. Vol. 20. No. 80. Pp. 395–427.
- Hegelmaier F. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime: Mit Berücks. d. pseudo-monokotyledonen. Mit 9 lithograph. Taf. Schweizerbart, 1878.
- Juguet M. Origine et étapes de la monocotylie chez les Monocotylédones. IV—La zone cotylédogène annulaire des Spermaphytes et l'origine de la monocotylie // Acta botanica gallica. 2002. Vol. 149. No. 1. Pp. 3–33.
- Kinzel W. Frost und licht als beeinflussende kräfte bei der samenkeimung: Erläuterungen und ergänzungen zum ersten buche.[Nachtrag I-II]. E. Ulmer, 1920. Vol. 2. 187 p.
- Sargant E. A theory of the origin of monocotyledons, founded on the structure of their seedlings // Annals of Botany. 1903. Vol. 17. № 65. Pp. 1–92.
- Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Macfarlane T. D., Tuckett R. E., Ramsay M. M., Beer A. S., Yadav S R., Rudall P. J. Seedling diversity in Hydatellaceae: implications for the evolution of angiosperm cotyledons // Annals of Botany. 2008. Vol. 101. No. 1. Pp. 153–164.
- Schulz B. Fleischfressende Pflanzen. Series: Die neue Brehm Buecherei // Wittenberg Lutherstadt: Ziehmsen. 1965. 112 s.
- Treviranus L. C. Hat *Pinguicula vulgaris* L. zwei Cotyledonen // Botanische Zeitung. 1848. Vol. 6. Pp. 441–444.
- Velenovský J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. // Prag: Rivnác, 1907. S. 279–731.

ИНВЕНТАРИЗАЦИОННОЕ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФЛОР ОЗЁРНЫХ ЭКОТОПОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Ю. А. Бобров¹, Д. А. Филиппов²

¹Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,
orthilia@yandex.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
philippov_d@mail.ru

В работе показана возможность использования современного математического аппарата для оценки биоморфологического разнообразия. Используются индексы Шеннона и Пиелу, а также новый показатель – индекс био-

морфологической насыщенности. Визуализация проведена ординацией в полях рассчитанных индексов, а также методом главных компонент.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, биоморфологическое разнообразие, инвентаризационное разнообразие, Вологодская область, озёра, флора семенных растений, жизненные формы.

INVENTORY BIOMORPHOLOGICAL DIVERSITY OF LAKE ECOTOPS FLORA OF THE VOLOGDA REGION (RUSSIA)

Yu. A. Bobrov¹, D. A. Philippov²

¹*Pitirim Sorokin Syktyvkar State University*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*

The paper shows the possibility of using a modern mathematical apparatus for assessing biomorphological diversity. The Shannon and Pielou indices were used, as well as a new indicator – the index of biomorphological saturation. Visualization was carried out by ordination in the fields of calculated indices, as well as by the method of principal components.

Keywords: biological diversity, biomorphological diversity, inventory diversity, Vologda region, lakes, flora of seed plants, life forms.

Стремление оценить разнообразие жизненных форм описанных ботаниками фитоценозов, флор отдельных регионов или естественных таксонов возникло, фактически, с начала зарождения биоморфологии как науки. Наверное, наиболее ранним из известных примеров этого можно считать построенные Ch. Raunkiaer'ом (1934) спектры выделенных им биологических типов разных областей суши Земного шара. Такой вариант отображения закрепился в науке и стал стандартным методом для последующих ботаников, оперировавших при этом разными вариантами жизненных форм. Однако их оценка обычно сводилась (и до сих пор сводится) к описанию преобладания представителей той или иной группы в составе спектра, а также к попытке объяснения причин отсутствия или малой доли других групп.

При этом к настоящему времени в биологической статистике накоплен большой объём методов характеристики инвентаризационного биологического разнообразия (Уиттекер, 1980). Это и индексы таксономического богатства (Margalef, 1958; Menhinick, 1964 и др.), и меры доминирования или разнообразия (Simpson, 1949; McIntosh, 1967; Berger & Parker, 1970; Hill, 1973; Heip, 1974; Kempton & Taylor, 1976; Camargo, 1993; Bulla, 1994; Smith & Wilson, 1996; Strong, 2002 и др.), а также информационно-статистические индексы (Shannon, 1948; Shannon & Weaver, 1949; Brillouin, 1956; Pielou, 1969 и др.). Составной частью общего биоразнообразия является разнообразие эколого-

морфологическое, в том числе, – разнообразие жизненных форм⁶, или биоморфологическое разнообразие, для которого пока такие индексы не применялись. В этой связи была сформулирована цель настоящей работы – показать возможность использования современного аппарата биологической статистики к оценке инвентаризационного биоморфологического разнообразия (на примере флор озёр Вологодской обл.).

Материал и методы. Объектом изучения стали флоры 137 озёр разного происхождения Вологодской области, описанные в 2005–2021 гг. и опубликованные в виде единого набора данных на портале GBIF.org (Philippov & Котагова, 2021). Полевые исследования (составление флористических списков, сбор гербария, фотофиксация) проводили преимущественно в период наибольшего развития макрофитов (июль и август) либо на модельных участках, либо путём пешего обхода или объезда на лодке вдоль береговой линии озера (Philippov et al., 2022).

Растения для определения жизненных форм изучены в природе на живых экземплярах и в лаборатории на высушенных по стандартным методикам и/или фиксированных спиртом образцах. Основным способом анализа структуры растений стал сравнительно-морфологический метод; жизненные формы были описаны в соответствии с методологией и системой И. Г. Серебрякова (1962, 1964) с некоторыми авторскими дополнениями.

Все используемые в работе формулы приведены и расшифрованы на рисунке 1.

$$H' = -\sum_{i=1}^B \frac{n_i}{N} \times \ln \frac{n_i}{N} [1] \qquad I_p = \frac{H'}{\ln B} [2]$$

$$I_b = \frac{B}{S} [3]$$

Рис. 1. Редакции использованных в работе формул:

H' – индекс Шеннона; I_p – индекс Пиелу; B – число жизненных форм анализируемого спектра; I_b – индекс биоморфологической насыщенности; N – суммарное обилие жизненных форм анализируемого спектра; n_i – обилие i -ой жизненной формы; S – число видов анализируемого спектра. Комментарии в тексте.

Общий уровень биоморфологического разнообразия отдельного водного объекта определён с помощью индекса Шеннона (Shannon, 1948; Shannon & Weaver, 1963; MacArthur, 1955; рис. 1, 1), взяв вместо p_i оригинальной формулы отношение n_i / N (Pielou, 1969); отдельно рассчитана его мера выравнивания, или индекс Пиелу (Pielou, 1969; рис. 1, 2). Выбор этой пары индексов связан как с тем, что они достаточно известны отечественным ботани-

⁶ Интересно в этой связи предложение J. L. Harper'a (1977) об отказе при анализе биоразнообразия от оценки его таксономического компонента, но концентрации усилий на изучении разнообразия биоморф.

кам, так и с тем, что здесь возможна оценка степени достоверности проводимых сравнений.

Дополнительно был определён вводимый нами индекс биоморфологической насыщенности флоры как отношение числа выделенных жизненных форм к общему числу видов (рис. 1, 3). Его значение теоретически колеблется от нуля, не принимая его, до бесконечности; при этом, чем он больше, тем выше насыщенность жизненными формами анализируемой точки, исходя из следующей логики: чем выше экологическое разнообразие экотопа, тем больше разных жизненных форм требуется для его освоения.

Визуализация уровня инвентаризационного разнообразия выполнена в пространствах «индекс Шеннона – индекса Пиелу», «индекс Шеннона – индекс биоморфологической насыщенности», «индекс биоморфологической насыщенности – индекс Пиелу», а также ординацией методом главных компонент.

Результаты и их обсуждение. Для семенных растений озёрных экотопов Вологодской области нами выявлены 33 жизненные формы (рис. 2). При этом в спектре не учтены некоторые варианты: так, не разделены листопадные и вечнозелёные формы кустарничков и не выделены отличающиеся длительностью вегетации и положением побегов в пространстве биоморфы однолетних трав.

В спектре мы видим закономерное преобладание недерновых подземностолонных жизненных форм (а также столонных форм вообще), большие доли длиннопобеговых плавающих поликарпиков, а среди наземных трав – рыхлокустовых (как столонных, так и нет) и кистекорневых поликарпиков. Хорошо объяснима и высокая доля геоксильных кустарничков, а вот значительное присутствие однолетних трав нетипична и объясняется высокой антропогенной нагрузкой на ряд обследованных экотопов.

Статистический анализ показывает, что индекс Шеннона для всей обследованной флоры составляет 3,02 при выравнивании 0,86. Если первое значение сравнить пока не с чем, то выравнивание достаточно хорошая.

Распределение биоморфологических спектров изученных флор в полях индекса Шеннона и его выравнивания показано на рисунке 3 (рис. 3, а).

Из диаграммы хорошо видно, что все экотопы (кроме оз. Онежское и оз. Сеза, где в спектре по одной биоморфе – длиннопобеговые плавающие поликарпики в первом случае и недерновые подземностолонные поликарпики во втором; эти экотопы из последующего обсуждения исключены) имеют хорошо выравненные биоморфологические спектры (индекс Пиелу варьирует от 0,82 до 1,00). При этом каждый из них закономерно беднее жизненными формами, чем вся флора озёр Вологодской области в целом: действительно, индекс Шеннона для отдельных экотопов колеблется от 0,69 для оз. Святое и 1,04 для оз. Бородаевское до 2,81 для оз. Буозера и 2,83 для оз. Долгое. Основная же масса экотопов характеризуется индексом Шеннона в пределах от 2,0 до 2,5.

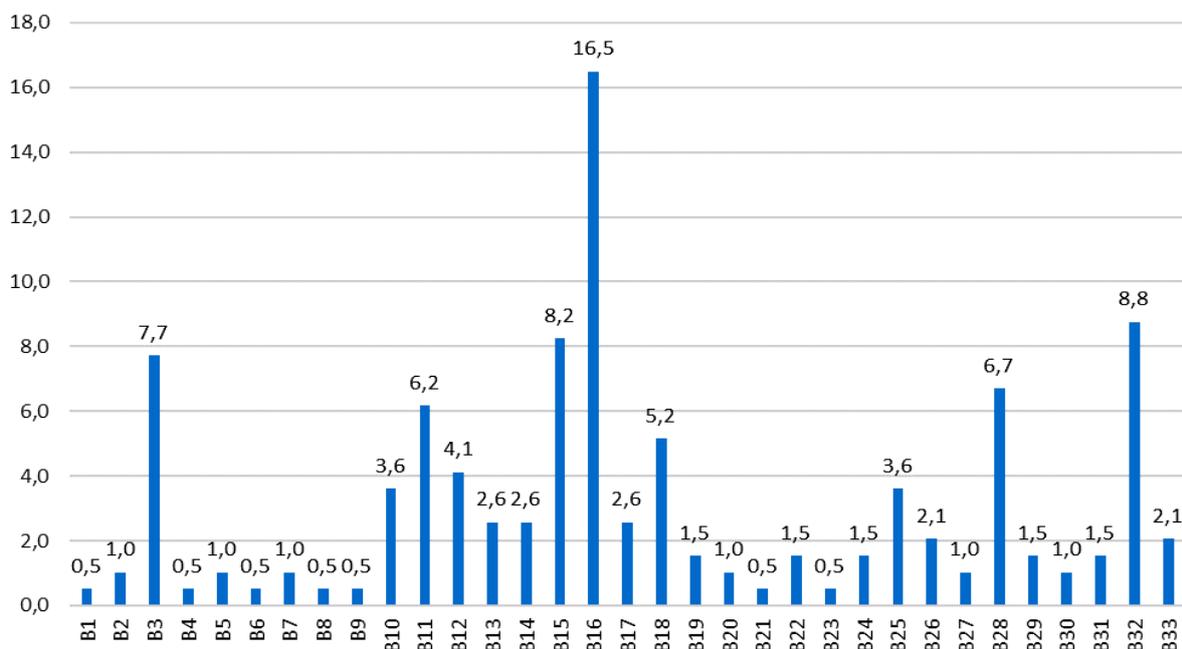


Рис. 2. Спектр жизненных форм озёр Вологодской области:

B1 – дерево субарктического типа; B2 – аэроксильный кустарник; B3 – геоксильный кустарник; B4 – стелющийся кустарник; B5 – полунеподвижный кустарничек; B6 – кустарничек шпалерного типа; B7 – ползучий кустарничек; B8 – лианоидный полукустарник; B9 – полукустарничек; B10 – стержнекорневой поликарпик; B11 – кистекопневой поликарпик; B12 – резиднокорневищный недерновый поликарпик; B13 – резиднокорневищный поликарпик с итеративным ветвлением; B14 – плотнокустовой поликарпик; B15 – рыхлокустовой поликарпик; B16 – недерновый подземностолонный поликарпик; B17 – плотнокустовой подземностолонный поликарпик; B18 – рыхлокустовой подземностолонный поликарпик; B19 – длиннопобеговый надземностолонный поликарпик; B20 – кистекопневой надземностолонный поликарпик; B21 – стеблеклубневой поликарпик; B22 – столонноклубневой поликарпик; B23 – корнеотпрысковый поликарпик; B24 – турионный поликарпик; B25 – ползучий поликарпик; B26 – лианоидный поликарпик; B27 – двулетний монокарпик; B28 – однолетний монокарпик; B29 – листецовый плавающий поликарпик; B30 – столонно-кистекопневой плавающий поликарпик; B31 – столонно-длиннопобеговый плавающий поликарпик; B32 – длиннопобеговый плавающий поликарпик; B33 – бескорневой плавающий поликарпик

Распределение биоморфологических спектров в полях индекса Шеннона и индекса биоморфологической насыщенности показано на рисунке 3 (рис. 3, б); две точки слева – это два исключённых из прошлого анализа экотопа. Значения индекса биоморфологической насыщенности колеблются от 0,36 до 1,00, причём и низкие, и высокие значения встречаются примерно одинаково. Основная часть экотопов характеризуется величиной этого показателя, варьирующей около 0,5, то есть, к одной жизненной форме относится примерно по два вида во флоре, что можно считать средневысоким показателем.

Интересно и распределение биоморфологических спектров в полях индекса Пиелу и индекса биоморфологической насыщенности (рис. 3, в) – здесь видно, что экотопы выстроились в общем вдоль линии, идущей от отметки 0;0, показывающей наименьшее разнообразие, к отметке 1;1, маркирующей (в

данном случае) разнообразие наибольшее. Если это не случайность, характерная именно для рассматриваемого набора данных (Philippov et al., 2022), то такой вариант диаграммы рассеивания представляется нам крайне полезным.

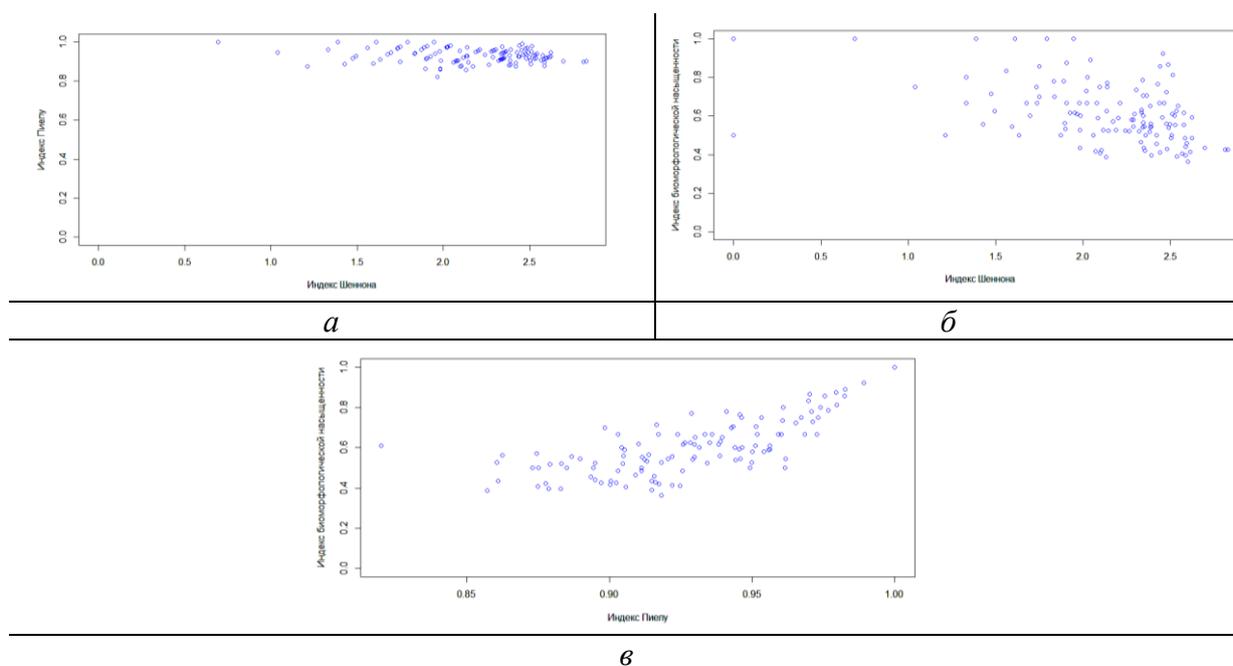


Рис. 3. Ординация биоморфологических спектров флор семенных растений озёрных экотопов Вологодской области в разных осях: *а* – «индекс Шеннона – индекс Пиелу», *б* – «индекс Шеннона – индекс биоморфологической насыщенности», *в* – «индекс Пиелу – индекс биоморфологической насыщенности»

Наиболее наглядную картину биоморфологического разнообразия показывает ординация методом главных компонент (рис. 4). Здесь хорошо видно, что экотопы распределены хаотично, скоплений практически не образуют. Менее разнообразные сообщества по всему комплексу признаков сконцентрированы в нижней части диаграммы, тяготея к нулевой отметке: наименее разнообразный экотоп – это водоём под номером 45, оз. Кишемское, с показателями $I_{Sh} = 1,2$; $I_p = 0,88$; $I_b = 0,5$. Наиболее разнообразные сообщества собраны в верхней части; это пул из четырёх водных объектов – 77 (оз. Михайлово), 35 (оз. Глубокое), 105 (оз. Сергозеро) и 4 (оз. Азлецкое). У них показатели варьируют в следующих пределах: $I_{Sh} = 2,44–2,51$; $I_p = 0,97–0,99$; $I_b = 0,81–0,92$.

Вполне ожидаемо, что векторы индекса Шеннона и индекса биоморфологического разнообразия несколько разнонаправлены (причём вектор индекса Пиелу, в общем, сонаправлен со вторым, а не с первым, как можно было бы ожидать): то есть, чем больше видов приходится на одну жизненную форму, тем меньше жизненных форм придётся на один и тот же вид.

Исходя из направлений этих векторов, можно говорить, что наиболее выравненные экотопы находятся в левой части диаграммы, а наиболее богатые видами – в правом верхнем квадрате. Действительно, расположенные на одном вертикальном уровне озеро номер 118 (оз. Сягозеро) имеет $I_p = 1,0$ и I_b

= 1,0, а озеро номер 20 (оз. Чировское) $I_p = 0,81$ и $I_b = 0,61$; с другой стороны, у озера номер 26 (оз. Долгое) $I_{Sh} = 2,83$ и число найденных видов 54, а у находящегося на той же линии, совпадающей с линией вектора, озера номер 25 (оз. Доброозеро) $I_{Sh} = 1,33$ и число найденных видов 5.

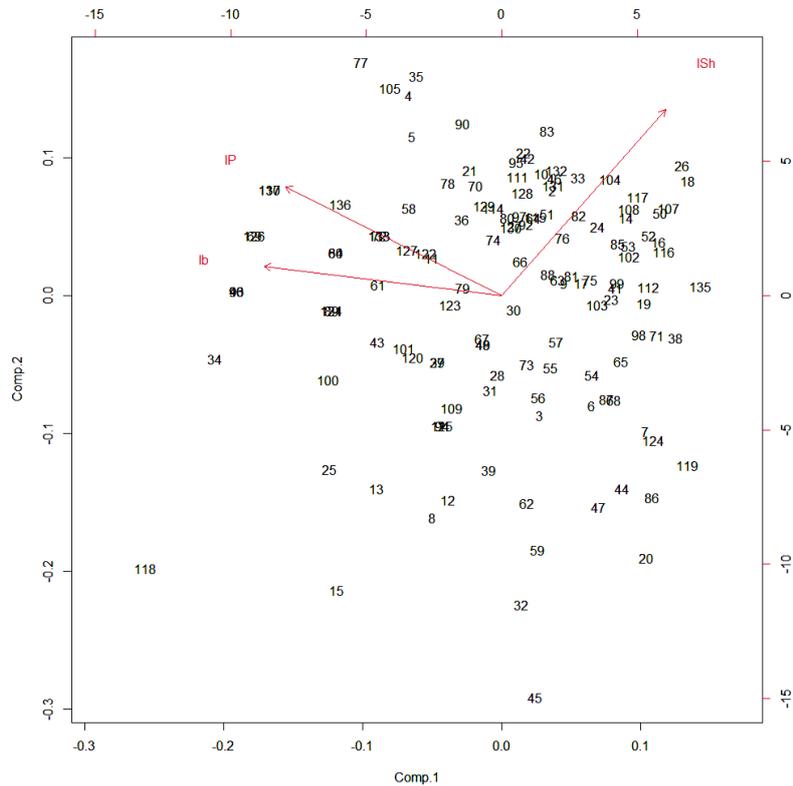


Рис. 4. Ординация биоморфологических спектров флор семенных растений озёрных экотопов Вологодской области, выполненная методом главных компонент

Заключение. Таким образом, математический аппарат позволяет быстро и качественно определить биоморфологическое разнообразие изучаемых экотопов, а также обоснованно обсудить полученные результаты. В качестве инструментов статистического анализа инвентаризационного разнообразия мы предлагаем индексы Шеннона, Пиелу и биоморфологической насыщенности. Визуализировать распределение экотопов оптимально ординацией методом главных компонент, но вполне допустимо и в полях двух рассчитанных индексов (в этом случае, вероятно, – индекса Шеннона и индекса биоморфологической насыщенности). Особую ценность методу придаёт то, что такие расчёты можно проводить с описаниями, в которых отсутствует оценка обилия видов.

Работа Д. А. Филиппова выполнена в рамках государственного задания для ИБВВ РАН № 121051100099-5. Авторы благодарят А. С. Комарову (ИБВВ РАН) за помощь в подготовке набора данных по флорам озёр.

Библиографический список

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. В 5 т. Т. 3. С. 146–205.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 326 с.

Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. Vol. 168. No. 3937. Pp. 1345–1347.

Brillouin L. Science and information theory. New York: Academic Press, 1956. 320 p.

Bulla L. An Index of evenness and its associated diversity measure // Oikos. 1994. Vol. 70. No. 1. Pp. 167–171.

Camargo J. A. Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interactions? // J. of Theoret. Biol. 1993. No. 161. Pp. 537–542.

Harper J. L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.

Heip C. A new index measuring evenness // J. Mar. Biol. Ass. UK. 1974. Vol. 54. No. 3. Pp. 555–557.

Hill M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // Ecology. 1973. Vol. 54. No. 2. Pp. 427–432.

Kempton R. A., Taylor L. R. Models and statistics for species diversity // Nature. 1976. No. 262. Pp. 818–820.

MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. 1955. Vol. 36. No. 7. Pp. 353–356.

Margalef R. Information theory in ecology // Gener. Syst. 1958. No. 3. Pp. 36–71.

McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // Ecology. 1967. Vol. 48. No. 3. Pp. 1115–1126.

Menhinick E. F. A Comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects // Ecology. 1964. Vol. 45. No. 4. Pp. 859–861.

Philippov D. A., Ivicheva K. N., Makarenkova N. N., Filonenko I. V., Komarova A. S. Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (north-western Russia) // Biodiversity Data Journal. 2022. Vol. 10. e77626.

Philippov D. A., Komarova A. S. Data on the biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (North-Western Russia): macrophytes. Occurrence dataset. 2021. URL: <https://doi.org/10.15468/g8g33q> (accessed 2021-10-14).

Pielou E. C. An introduction to mathematical ecology. Wiley, New York, 1969. 294 p.

Raunkiaer Ch. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

Shannon C. E. A mathematical theory of communication // Bell System Tech. J. 1948. Vol. 27. No. 3. Pp. 379–423.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. The University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 1949. 117 p.

Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. 1949. No. 163. Pp. 688.

Smith B., Wilson J. B. A consumer's guide to evenness measures // Oikos. 1996. Vol. 76. No. 1. Pp. 70–82.

Strong W. L. Assessing species abundance unevenness within and between plant communities // Commun. Ecol. 2002. No. 3. Pp. 237–246.

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФИТОИНДИКАЦИОННОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ЭКОБИОМОРФ НЕКОТОРЫХ ГИГРОГЕЛОФИТОВ

Т. А. Мальцева

Челябинский государственный университет, oberetok2006@yandex.ru

В статье представлены результаты экологического анализа местообитаний *Cicuta virosa* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Caltha palustris* L., *Ranunculus sceleratus* L. по шкалам Д. Н. Цыганова. Рассчитаны потенциальная и реализованная экологические валентности, коэффициент экологической эффективности и индекс толерантности.

Ключевые слова: экологические шкалы, потенциальная и реализованная экологические валентности, коэффициент экологической эффективности, индекс толерантности.

ON APPLYING A USING A PHYTO-INDICATION APPROACH IN THE STUDY OF ECOBIOMORPHS OF SOME HYGROGELOPHYTES

T. A. Maltseva

Chelyabinsk State University

The article gives the results of an environmental analysis of populations of habitat *Cicuta virosa* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Caltha palustris* L., *Ranunculus sceleratus* L. scale D. N. Tsiganiova. Besides the potential and realized ecological valency, ecological efficiency and tolerance index are calculated.

Keywords: ecological scale, the potential and realized ecological valency, factor environmental performance, index of tolerance.

Реакция растений на изменения экологических условий местообитания находит отражение в формировании растительных группировок в конкретном экотопе. С этих позиций наиболее интересными к рассмотрению являются группы растений, обитающих в постоянно меняющихся условиях, что вызывает необходимость выработки у них специализированных адаптаций для жизнедеятельности и возможности конкурировать с представителями других групп экотипов.

Одним из средств познания условий местообитания является экологический анализ видового состава фитоценоза. Для реализации этого направления были разработаны и активно используются различные экологические шкалы видов, которые позволяют исследователю провести оценку величины и динамики экологических факторов их среды обитания (Раменский, 1956; Элленберг, 1974; Ландольт, 1977; Цыганов, 1983 и др.).

Оценка экологических режимов исследуемых видов была произведена с помощью фитоинкационных диапазонных шкал Д. Н. Цыганова (1983), которые успешно были применены при проведении анализа экологических ареалов популяций древесных растений (Заугольнова, 1995, 1998; Жукова и др., 1996, 1998; Гетманец, 2011) и составлении экологических характеристик местообитаний растений. Следует заметить, что подавляющее большинство исследований проведено на наземных растениях. Растения водоёмов и водотоков с данных позиций значительно менее изучены.

Объектами нашего исследования являются представители группы гигрогелофитов – растения уреза воды, занимают промежуточное положение между воздушно-водными растениями и береговыми растениями сырых местообитаний; способны жить как на длительно заливаемых, так и менее влажных (не затопляемых) территориях: вех ядовитый (*Cicuta virosa* L.), омежник водный (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.), калужница болотная (*Caltha palustris* L.), лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus* L.).

Ранее на модельных видах было проведено детальное изучение биоморфологии и охарактеризованы их приспособительные особенности к среде обитания и механизмы формирования их в онто- и филогенезе (Мальцева, 2009). Было отмечено, что благодаря биоморфологическим адаптациям реализуется разнообразие путей онтоморфогенеза, что приводит к морфологической поливариантности, т. е. в онтогенезе видов возможна смена жизненной формы. Ее традиционно, согласно представлениям И. Г. Серебрякова (1962), определяли по строению особей в зрелом генеративном возрастном состоянии и описывали как основную биоморфу растения. Габитус растений отдельных онтогенетических состояний, вслед за А. П. Хохряковым (1981), обозначаем как онтобиоморфу, биоморфы же генеративных особей, существующие очень недолгое время, характеризуем как фенобиоморфы растений. Использование такого подхода позволило нам описать для модельных видов 8 основных биоморф, 3 онтобиоморфы и 3 фенобиоморфы (Мальцева, 2009). Выявленное разнообразие биоморф у одного и того же вида является результатом влияния на него комплекса действующих экологических факторов и позволяет осваивать различные местообитания.

Целью данной работы явилась оценка экологических параметров местообитаний кистекорневых гигрогелофитов и определение потенций группы. Исследование осуществлено путем заложения временных пробных площадок (ВПП). На них осуществляли регистрацию списков растений с указанием обилия по шкале О. Друде (с дополнениями А. А. Уранова). Для получения экологических параметров местообитаний списки видов на ВПП были преобразованы в специальный формат и обработаны с использованием компьютерной программы «EcoScaleWin» (Грохлина, Ханина, 2006; Грохлина, 2008). Полученные данные проиллюстрированы в таблице 1.

На основе положения видов по шкалам Д. Н. Цыганова определяли потенциальную экологическую валентность видов по отношению к отдельным факторам среды, оценивали их экологическую толерантность.

**Характеристика обследованных площадок
(метод средневзвешенной середины интервала)**

Ассоциация	Объекты	Экологическая шкала									
		Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Nt	Rc	Lc	fH
1. Осоковая 1	С.р., О.а., С.в., R.s.	7,51	8,38	8,09	6,77	16,62	7,61	6,16	7,58	2,72	6,00
2. Телорезовая	О.а., С.в.	8,05	8,23	7,91	6,95	19,41	6,82	6,95	7,91	2,64	7,19
3. Тростниковая	С.р.	7,78	8,39	8,39	6,94	15,22	8,22	5,44	7,83	2,94	6,56
4. Роголистниково-тростниковая	С.в.	8,39	8,48	8,10	7,42	18,23	7,84	6,77	7,84	2,74	7,40
5. Тростниково-узколистно-рогозовая	О.а., С.в.	7,78	8,44	7,82	7,22	16,22	8,28	6,50	7,56	2,56	6,36
6. Камышовая	R.s.	7,10	8,25	8,30	6,30	15,35	7,30	5,95	7,45	2,60	5,60
7. Осоковая 2	С.р., С.в., R.s.	7,50	8,64	8,18	6,91	15,68	8,55	6,27	8,09	2,68	5,89
8. Лабазниково-осоковая	С.р.	7,00	8,70	8,00	6,80	15,80	8,50	5,30	7,50	3,00	6,10
9. Тростниково-черноольховая	С.р., О.а., С.в.	7,13	8,48	8,44	6,50	15,35	7,22	5,63	7,04	2,83	5,34
10. Ивовая	R.s.	7,26	8,30	8,09	6,61	16,04	7,13	5,74	7,43	2,87	5,57

Примечание: объекты: С.р. – *Caltha palustris*; О.а. – *Oenanthe aquatica*; С.в. – *Cicuta virosa*; R.s. – *Ranunculus sceleratus*

На основе полученных данных обследованных ассоциаций рассчитывали показатель реализованной экологической валентности и коэффициент эффективности освоения экологического пространства (табл. 2).

Анализ потенциальной валентности модельных видов показал, что *O. aquatica* является стеновалентным по фактору увлажнение почв (Hd), *C. virosa* стеновалентен по фактору переменность увлажнения (fH), *R. sceleratus* – по шкале освещенности-затенения (Lc). Стеновалентные виды характеризуются низкой потенциальной экологической валентностью и могут выдерживать лишь ограниченные изменения определенного фактора. Таким образом мы определили факторы, к которым виды проявляют наибольшую требовательность, а, следовательно, это позволяет рассматривать их как лимитирующие для модельных видов. Для *C. palustris* стеновалентность ни по одному экологическому фактору не выявлена.

Анализ потенциальной и реализованной экологической ниши местообитаний изученных видов (рис.) показал, что их реализованная экологическая валентность близка к потенциальной.

Таблица 2

Характеристика местообитаний модельных видов

<i>Caltha palustris</i> (ассоциации 1, 3, 7, 8, 9)										
Факторы	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Nt	Rc	fH	Lc
Интервал (по Д. Н. Цыганову)	3–12	3–15	5–11	1–11	12–21	1–15	1–11	1–13	2–8	1–5
PEV	0,59	0,87	0,47	0,73	0,43	0,79	1,00	1,00	0,64	0,56
	ГЭВ	ЭВ	МВ	ЭВ	ГСВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГЭВ	МВ
I _t	0,66				0,77					
Реализованная эколог. позиция	7,00–7,78	8,38–8,70	8,00–8,44	6,50–6,94	15,22–16,62	7,22–8,55	5,30–6,27	7,04–8,09	5,34–6,56	2,68–3,00
REV	0,53	0,81	0,41	0,67	0,39	0,74	0,92	0,93	0,55	0,45
K _{ec/eff} (%)	90	93	87	92	91	94	92	93	86	80
<i>Oenanthe aquatica</i> (ассоциации 1, 2, 5, 9)										
Интервал	4–11	3–13	5–11	5–11	15–21	3–11	3–9	5–11	3–8	1–5
PEV	0,47	0,73	0,47	0,47	0,30	0,47	0,64	0,54	0,55	0,56
	МВ	ЭВ	МВ	МВ	СВ	МВ	ГЭВ	МВ	МВ	МВ
I _t	0,53				0,50					
Реализованная эколог. позиция	7,13–8,05	8,23–8,48	7,82–8,44	6,50–7,22	15,35–19,41	6,82–8,28	5,63–6,95	7,04–7,91	5,34–7,19	2,56–2,83
REV	0,42	0,67	0,41	0,41	0,26	0,43	0,55	0,47	0,46	0,45
K _{ec/eff} (%)	89	92	87	87	87	91	86	87	84	80
<i>Cicuta virosa</i> (ассоциации 1, 2, 4, 5, 7, 9)										
Интервал	3–11	3–15	4–12	1–11	12–21	3–13	3–9	5–13	3–5	1–5
PEV	0,53	0,87	0,60	0,73	0,43	0,58	0,64	0,69	0,27	0,56
	МВ	ЭВ	ГЭВ	ЭВ	ГСВ	ГЭВ	ГЭВ	ЭВ	СВ	МВ
I _t	0,68				0,52					
Реализованная эколог. позиция	7,13–8,39	8,23–8,64	7,82–8,44	6,50–7,42	15,35–19,41	6,82–8,55	5,63–6,95	7,04–8,09	5,34–7,40	2,56–2,83
REV	0,48	0,81	0,54	0,67	0,39	0,53	0,55	0,62	0,19	0,45
K _{ec/eff} (%)	90	93	90	92	91	91	86	91	70	80
<i>Ranunculus sceleratus</i> (ассоциации 1, 6, 7, 10)										
Интервал	3–14	2–15	2–14	1–14	12–20	3–11	7–11	7–11	1–5	1–3
PEV	0,71	0,93	0,87	0,93	0,39	0,47	0,45	0,38	0,45	0,33
	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ЭВ	ГСВ	МВ	ГСВ	ГСВ	ГСВ	СВ
I _t	0,86				0,43					
Реализованная эколог. позиция	7,10–7,51	8,25–8,64	8,09–8,30	6,30–6,91	15,35–16,62	7,13–8,55	5,74–6,27	7,43–8,09	5,57–6,00	2,60–2,87
REV	0,65	0,87	0,81	0,87	0,35	0,43	0,37	0,31	0,37	0,23
K _{ec/eff} (%)	91	93	93	93	90	91	82	81	82	70

Проведенные расчеты коэффициентов экологической эффективности позволили выявить, что по фракциям валентности все изучаемые виды – эв-

ривалентные ($K_{ec/eff}$ 70–94 %), т. е. способны занимать различные местообитания с чрезвычайно изменчивыми условиями по всем анализируемым факторам.

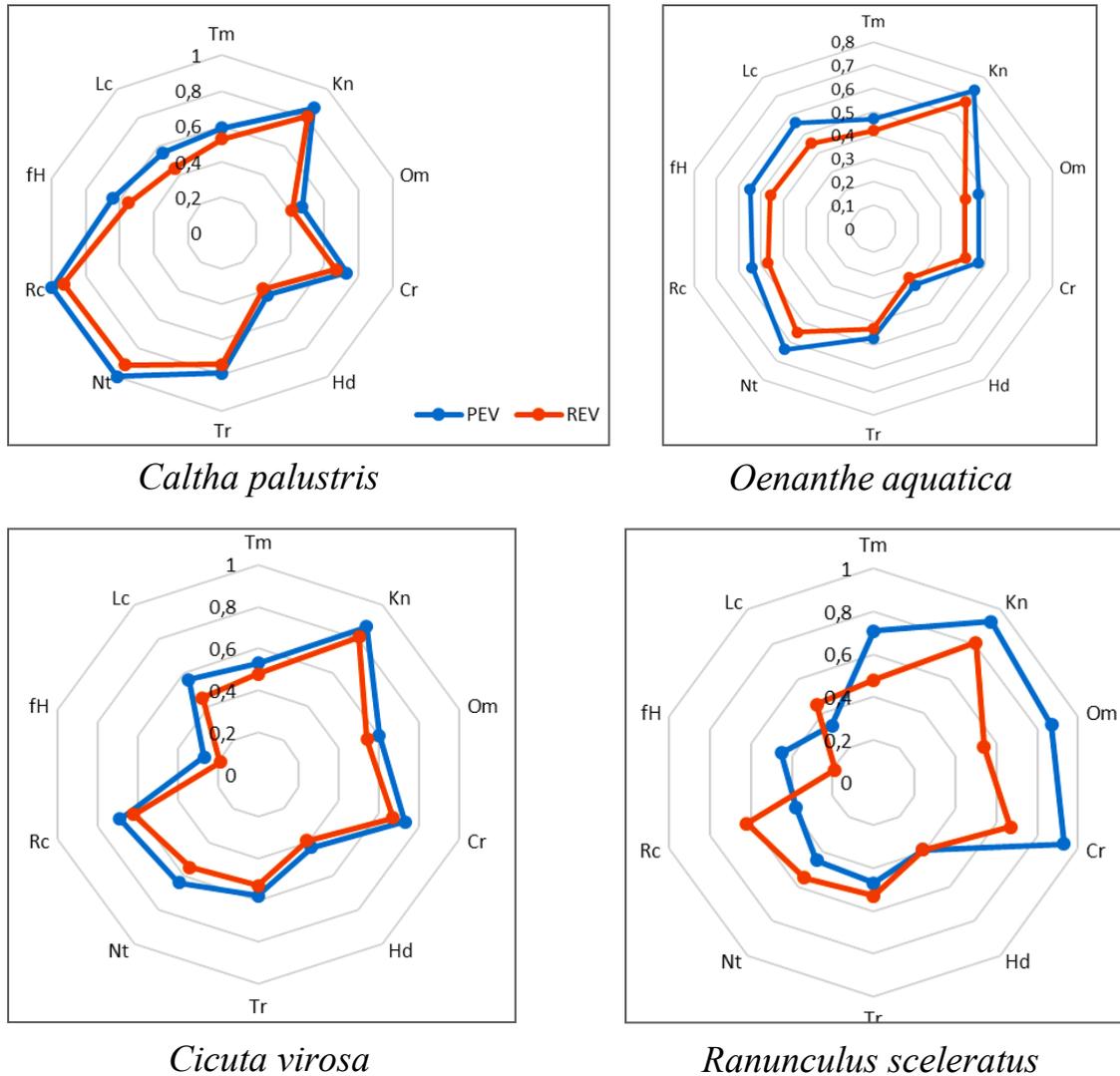


Рис. Потенциальная и реализованная экологические валентности модельных видов

После вычисления климатических и почвенных индексов толерантности модельных видов по шкалам провели распределения видов по группам толерантности (табл. 3).

Таблица 3

Распределение видов по группам толерантности

Вид растения	Индексы и группы толерантности		
	климатические	почвенные	общие
<i>Caltha palustris</i>	0,66 ГЭБ	0,77 ЭБ	0,71 ЭБ
<i>Ranunculus sceleratus</i>	0,86 ЭБ	0,43 ГСБ	0,64 ГЭБ
<i>Cicuta virosa</i>	0,68 ЭБ	0,52 МБ	0,60 ГЭБ
<i>Oenanthe aquatica</i>	0,53 МБ	0,50 МБ	0,51 МБ

Полученные обобщенные данные показывают, что *Caltha palustris* – эврибионтный вид, *Ranunculus sceleratus* и *Cicuta virosa* – относятся к группе гемизврибионты, *Oenanthe aquatica* – мезобионтный вид.

Полученные в исследовании показатели реализованной экологической валентности видов, близость ее к потенциальной экологической валентности и, как следствие, высокий коэффициент экологической эффективности служит подтверждением высокой степени экологической пластичности изученной группы, обусловленной особенностями их морфо-физиологических адаптаций.

Библиографический список

Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южно-Урала: дисс. ... д-ра биол. наук. Омск, 2011. 329 с.

Грохлина Т. И., Ханина Л. Г. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2006. С. 87–89.

Грохлина Т. И. Программа обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам EcoScaleWin: новые возможности // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, Пушкино: Изд-во Мар. гос. ун-та, 2008. С. 467–469.

Жукова Л. А., Шабалин Л. И., Бекмансуров М. В. и др. Использование программного комплекса «EcoScale» для оценки экотопических условий в луговых фитоценозах // Материалы I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. СПб., 1996. С. 46.

Жукова Л. А. Оценка внутривидового биоразнообразия травянистых растений в лесных экосистемах // Материалы науч.-практ. конф. «Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов». Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. С. 71–73.

Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пушкино: ПНД РАН, 1995. 51 с.

Заугольнова Л. Б. Популяции деревьев в неоднородной среде: анализ экологических ареалов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998б. Ч. 1. С. 66–67.

Мальцева Т. А. Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов: дисс. ... канд. бил. наук. Сыктывкар, 2009. 248 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижииков О. Н., Антипов Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойных широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas // Scripta geobotanica. Göttingen, 1974. Vol. 9. 197 s.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zürich, 1977. H. 64. S. 1–208.

РАЗДЕЛ V СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

СВЯЗЬ СИММЕТРИИ ЦВЕТКА БОБОВЫХ (LEGUMINOSAE) С ОСОБЕННОСТЯМИ СРАСТАНИЯ ТЫЧИНОК И МОРФОЛОГИЕЙ ФЛОРАЛЬНЫХ НЕКТАРНИКОВ

А. А. Синюшин

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
sinjushinandrey@gmail.com*

На собственном материале с привлечением данных литературы проанализирована взаимосвязь между симметрией цветка, срастанием тычинок и наличием цветковых нектарников у бобовых (в первую очередь, подсем. Papilionoideae). Мотыльковый венчик может сочетаться с различными вариантами срастания тычинок и любой симметрией нектарника. Актиноморфный венчик за редкими исключениями обычен для цветков со свободными тычинками. Нектарники сохраняются при различных преобразованиях околоцветника и тычинок.

Ключевые слова: актиноморфия, зигоморфия, двубратственный андроцей, однобратственный андроцей.

CORRELLATION BETWEEN FLORAL SYMMETRY, STAMINAL FUSION AND FLORAL NECTARIES IN LEGUMINOSAE

A. A. Sinjushin

Lomonosov Moscow State University

Basing on own results and data available in literature, correlation between floral symmetry, staminal fusion and presence of floral nectaries was reviewed in legumes (primarily subfamily Papilionoideae). Papilionate corolla (flag blossom) may associate with different patterns of staminal fusion and any symmetry of floral nectaries. With rare exceptions, polysymmetric corolla is characteristic for flowers with free stamens. Floral nectaries persist in the course of different alterations of perianth and androecium.

Keywords: diadelphous, monadelphous, monosymmetry, polysymmetry.

Несмотря на огромное разнообразие цветков у представителей третьего по величине семейства покрытосеменных, Бобовых (Leguminosae), их основным аттрактантом является нектар (Синюшин, 2021). Если сведения о морфологии околоцветника и андроцея доступны по крайней мере в формате родового или видового диагноза, строение цветковых нектарников для большинства родов Бобовых не изучено. Исследования флоральных нектарников (ФН) проводят с использованием трех основных подходов: анализ секреции нектара, световая микроскопия, электронная микроскопия. Последний из перечисленных методов дает наиболее надежные сведения о наличии и локализации ФН, хотя все три подхода являются взаимодополняющими. За редкими исключениями (см. ниже) секреция нектара у Бобовых происходит из устьиц, расположенных на цветоложе и/или гипантии.

Далее мы рассмотрим взаимосвязь между различными признаками цветка Бобовых, преимущественно на материале самого обширного подсем. Мотыльковых (Papilionoideae). Собственные данные получены с использованием сканирующей электронной микроскопии.

Срастание тычинок и цветковые нектарники

Общепринято мнение, что наличие ФН у Бобовых напрямую связано с особенностями срастания тычинок (Rodriguez-Riano et al., 1999). Исходный для всего семейства план строения андроцея – десять тычинок в двух кругах. У представителей самого обширного подсемейства Мотыльковых (Papilionoideae), интуитивно воспринимаемого европейскими морфологами как «типичные» Бобовые, возможны следующие варианты строения андроцея (приведены примеры только для таксонов с «мотыльковым венчиком»).

1. Все тычинки свободны (*Thermopsis*, *Anagyris* из трибы Thermopsidae). Такой план сравнительно редок и у перечисленных родов сочетается с наличием ФН. Анагирис секретирует обильный нектар; это единственный европейский представитель семейства, у которого отмечена орнитофилия (Valtuna et al., 2007).

2. Тычинка внутреннего круга, противоположная флагу (вексиллярная), полностью свободна (двубратственный андроцей: *Astragalus*, *Caragana* из трибы Galegeae; *Cajanus*, *Paracalyx*, *Phaseolus* из трибы Phaseoleae и мн. др.). В таких цветках ФН обычны, а их положение вариабельно. Так, у многих представителей Phaseoleae и *Wisteria* ФН обычно представляет собой кольцевидное возвышение вокруг основания плодолистика, на котором более или менее равномерно со всех сторон формируются секреторные устьица. У исследованных нами видов *Astragalus*, *Caragana*, *Colutea*, *Oxytropis* такие устьица обнаруживаются только в абаксиальной части цветоложа и/или гипантия, иногда на различимом возвышении.

3. Вексиллярная тычинка тем или иным образом постгенитально присоединяется к соседним, сохраняя собственную эпидерму (ложнооднобратственный андроцей). Плотный контакт между тычиночными нитями сохраняется на протяжении значительной части времени цветения. У основания век-

силлярной тычинки сохраняются отверстия, обеспечивающие доступ опылителей к нектару или его вытекание за пределы тычиночной трубки. Основания вексиллярной и смежных с ней тычинок могут в большей или меньшей степени изгибаться, эти особенности весьма изменчивы даже в пределах одного рода (Sinjushin et al., 2022). Таковы тычинки представителей триб Fabaeae (*Lathyrus*, *Vicia*), Trifolieae (*Melilotus*, *Trigonella*), Hedysareae (*Onobrychis*), Loteae (*Anthyllis*).

Подобный андроцей сочетается с наличием ФН, обычно локализованного в абаксиальной части цветоложа. Ложнооднобратственный (возможно, двубратственный) андроцей в цветке, лишенном ФН, описан лишь у *Coronilla varia* (Loteae) (Vogel, 1997). Наши предварительные данные подтверждают, что у этого вида отсутствуют ФН типичного для Бобовых строения.

4. Все тычинки сростаются в замкнутую трубку (однобратственный андроцей). Подобный план строения в подсем. Papilionoideae возникает неоднократно. У части представителей трибы Genisteae, для которой в целом характерен однобратственный андроцей, ФН отсутствуют (*Genista*, *Echinopartum*, *Teline* p.p.). У других родов Дроковых (*Chamaecytisus* p.p., *Retama* p.p.) описаны «заместительные» нектарники (substitutive nectaries): сахаристая жидкость выделяется не из устьиц, а из разрывов в эпидерме наружной поверхности тычиночной трубки (Vogel, 1997). По крайней мере у одного вида *Stylosanthes* (триба Aeschynomeneae) с однобратственным (или ложнооднобратственным) андроцеом ФН представляют собой лишенные устьиц желёзки в дистальной части очень длинной трубки гипантия. «Заместительные» нектарники у Genisteae и *Stylosanthes* вторичны и, вероятно, не имеют гомологии с ФН других Мотыльковых.

Как правило, однобратственный андроцей у Papilionoideae, помимо отсутствия ФН, сочетается с диморфизмом тычинок: это связано с тем, что основной аттрактант таких цветков – пыльца. Помимо Genisteae, такие цветки характерны для *Ononis* (Trifolieae) и уже упомянутого *Stylosanthes*. За пределами Papilionoideae дифференциация тычинок также образует синдром с отсутствием ФН в роде *Senna* (включая *Cassia*) из подсем. Caesalpinioideae. Цветки сенн адаптированы к «опылению при вибрации» (buzz pollination). Их тычиночные нити могут сростаться, но иным образом, нежели у Мотыльковых (Marazzi et al., 2007).

Нами установлено наличие ФН и описана их структура у двух неродственных Мотыльковых – *Galega* (триба Galegeae) и *Campylotropis* (триба Desmodieae). Общая особенность обоих родов – однобратственный андроцей, нехарактерный для их ближайших родичей. У *Galega* вексиллярная тычинка не имеет собственной эпидермы, но отделяется от тычиночной трубки раньше прочих (Sinjushin et al., 2022). У *Campylotropis* вексиллярная тычинка также свободна в большей степени, чем остальные, хотя детальное анатомическое исследование андроцея в этом роде не выполнено. Можно предположить, что однобратственный андроцей у этих родов возник в эволюционных масштабах

сравнительно недавно и не сопровождается полной утратой ФН, которые, однако, редуцированы; секреторные устьица немногочисленны.

Одноратственный андроцей входит в видовой диагноз нескольких астрагалов (*A. monadelphus*, *A. donianus*); детальное анатомическое исследование *A. monadelphus* показало, что его андроцей ложноодноратственный (Liu et al., 2010). Сведения о ФН у этих видов отсутствуют. Нам также удалось изучить аномальный гербарный экземпляр *A. albispinus* из Ирана с полностью сросшимися в трубку тычинками (в норме у этого вида андроцей двуратственный). На гипантии у аномальных цветков были обнаружены секреторные устьица, как и у нормальных цветков (Sinjushin et al., 2022).

5. Вексиллярная тычинка прирастает только к одной из двух соседних тычинок (*Pterocarpus*, *Tipuana*: Dalbergieae; *Crotalaria*: Crotalarieae; *Calpurnia*: Podalyrieae). В нижней части андрцея сохраняется асимметричное отверстие, которое позволяет проникновение к ФН.

6. Возможны и иные варианты срастания тычинок. У *Aeschynomene* (Aeschynomeneae) тычинки срастаются в две группы по пять справа и слева от плодолистика. У *Discolobium* (Dalbergieae) свободны вексиллярная и наружная абаксиальная (т.е. расположенные на оси симметрии) тычинки, остальные срастаются в две группы по четыре.

У небольшого числа Мотыльковых внутренний круг тычинок стерилен, превращен в стаминодии (*Astragalus epiglottis*, *A. pelecinus*, *Staminodianthus*). Сходное преобразование отмечено и в других подсемействах: Cercidoideae (*Bauhinia*), Caesalpinioideae (*Pentaclethra*). У однолетних астрагалов подобная редукция сочетается с миниатюризацией цветков, вскрыванием пыльников до распускания цветков и самосовместимостью (Gallardo et al., 1994), т.е. адаптацией к самоопылению. Нами были обнаружены предположительно секреторные устьица у основания плодолистика в цветках *A. epiglottis* и *A. pelecinus*.

Здесь же уместно заметить, что нектарники сохраняются при миниатюризации цветка и у мелкоцветковых вик (*Vicia hirsuta*, *V. tetrasperma*: Fabaeae). Мы установили наличие устьиц в основании плодолистика у *Medicago lupulina* (Trifolieae) – вида, у которого ранее была установлена возможность клейстогамии (Верещагина, Новоселова, 1997).

Можно заключить, что особенности срастания тычинок действительно взаимосвязаны с наличием ФН. Однако, как на регуляторном, так и на эволюционном уровнях связь не является жесткой, что дает наблюдаемое в природе разнообразие комбинаций.

Преобразования симметрии цветка и сопутствующие им изменения

Очевидно, что свободная в той или иной степени вексиллярная тычинка является частью общей зигоморфной симметрии цветка. Это, однако, не исключает существования цветков с мотыльковым венчиком и полностью свободными тычинками. Для установления закономерностей, в соответствии с которыми связаны эти признаки, интересно обратиться не только к природ-

ному разнообразию цветков Бобовых, но и к аномальным вариациям – мутантам, садовым формам.

У декоративной «махровой» формы *Clitoria ternatea* (Phaseoleae) число органов цветка соответствует норме, но все лепестки дифференцируются как флаги. В норме андроцей клитории двубратственный, но у аномальных растений все тычинки свободны. С регуляторной точки зрения такое строение объяснимо: дифференцировка всех лепестков как адаксиальных сопровождается дифференцировкой всех противолежащих им тычинок как вексиллярных, не сросшихся с соседними. Подобная морфология отмечена нами и у аномального экземпляра *Astragalus karl-heinzii* из Ирана, в цветках которого все лепестки приобретали сходство с парусом, а тычинки оказывались свободными.

В нормальных цветках клитории вокруг основания плодолистика обнаруживается структура в виде кольца, незамкнутого на абаксиальной стороне и выступающего над поверхностью гипантия. Хотя этот выступ интерпретировали как ФН (Trelease, 1879), по нашим предварительным данным на поверхности кольца устьяца отсутствуют. Не исключено, что секреция происходит в иной части цветоложа или гипантия, а кольцевидный вырост предотвращает вытекание нектара из ресупинатного цветка. Независимо от интерпретации эта структура отсутствует у «махровой» формы клитории. Это также можно объяснить тем, что на адаксиальной стороне гипантия вырост отсутствует, и при распространении адаксиальной программы развития на все пять лепестков изменения происходят не только в венчике (все лепестки дифференцируются как флаги), но и в андроцее (все тычинки оказываются свободными), и в предполагаемом ФН (исчезает полностью). Следуя линнеевской терминологии, «махровые» цветки клитории представляют собой *peloria anectaria*: аномально актиноморфный околоцветник сочетается с утратой ФН у таксона, для которого в норме характерна зигоморфия (например, Jabbour et al., 2015).

Переход от зигоморфии к актиноморфии в венчике вполне возможен за счет подобной аномальной дифференцировки лепестков по типу паруса (дорсализации). Хрестоматийным (вероятно, в силу своей уникальности) стал пример *Cadia* (Podalygiaceae). У кадии во всех пяти лепестках в процессе развития экспрессируется ген, обычно активный лишь в адаксиальном лепестке будущего мотылькового венчика (Citerne et al., 2006).

Изучение разнообразия цветков в подсемействе Papilionoideae вскрывает следующую закономерность. Зигоморфный (хотя и не обязательно мотыльковый) венчик может сочетаться с любым паттерном срастания тычинок (см. выше), но актиноморфному венчику обычно соответствуют свободные тычинки. Нам известны два случая, когда актиноморфный венчик сочетался бы со сросшимися тычинками, – *Etaballia* и *Riedeliella* (Dalbergiaceae). По крайней мере у *Etaballia* актиноморфия венчика связан не с дорсализацией всех лепестков, а с нарушением делений и роста их клеток, что приводит к развитию пяти очень узких лентовидных лепестков (Sinjushin, 2018). Не исключено, что сходный сценарий реализовался и у *Riedeliella*.

Эти наблюдения подводят к заключению, что вторичное возникновение актиноморфного околоцветника за счет дифференцировки всех лепестков по одному плану (например, дорсализации) имеет лишь ограниченный потенциал в эволюции морфогенеза Бобовых. Подобные преобразования во многих случаях способны повлечь за собой комплексные изменения, которые требуют немедленной перестройки стратегии опыления из-за смены типа андрогцея и/или утраты ФН (или сопутствующих ему структур). «Успешность» такого сценария в случае *Cadia* связана со спецификой проявлений зигоморфии у Podalygiaceae. В нашем распоряжении не было материала по цветкам *Cadia*, но удалось проанализировать структуру андрогцея и ФН у сравнительно близкого рода *Calpurnia* с мотыльковым венчиком из той же трибы Podalygiaceae. Тычинки у представителей Подалириевых практически свободные или сросшиеся лишь основаниями. ФН у *Calpurnia* расположен на гипантии, и секреторные устьица распределены более или менее равномерно со всех сторон от основания плодолистика. Вероятно, адаксиальная программа развития не оказывает влияния на развитие ФН. При дорсализации венчика в такой цветке ФН сохранился бы. Это согласуется с данными о том, что цветки *Cadia* вырабатывают обильный нектар и опыляются птицами (Cronk, Ojeda, 2008). Таким образом, лишь цветки, в которых зигоморфия проявляется только в околоцветнике (как *Calpurnia*), способны претерпевать дорсализацию без существенных потерь. Если зигоморфная симметрия затрагивает андрогцей и ФН, перестройка симметрии приведет к значительным изменениям (как у *Clitoria*). Иными словами, возникновение зигоморфии, распространяющейся на различные части цветка, у Бобовых (и, вероятно, в других семействах) представляет собой эволюционный тупик.

Подводя итог данной работе, можно сделать следующие выводы.

1. Симметрия околоцветника у Бобовых (по крайней мере, в подсем. Мотыльковых) на регуляторном уровне связана с особенностями строения андрогцея. В зигоморфном цветке срастание тычинок может быть различным, для актиноморфных цветков более характерны свободные тычинки.

2. Цветковые нектарники обладают значительной степенью эволюционной консервативности и могут сохраняться при различных формах срастания, полимеризации или редукции частей цветка, при его миниатюризации.

3. В специализированных зигоморфных цветках Бобовых перестройка симметрии венчика может одновременно (не вследствие отбора!) приводить к сопряженным изменениям в срастании тычинок и наличии/локализации цветковых нектарников.

При исследовании Бобовых обращает на себя внимание слабая изученность их цветковых нектарников. Представленная работа призвана сформулировать некоторые закономерности преимущественно регуляторного характера. Однако судить о путях реальной эволюции ФН в масштабах всего семейства или подсемейств в настоящее время практически невозможно из-за неполноты, фрагментарности наших представлений о ФН в конкретных группах. Собственные и доступные в литературе данные показывают, что измен-

чивость ФН можно наблюдать даже в пределах больших родов. Дальнейшие исследования в этом направлении позволят сделать более значимые обобщения как для Бобовых, так и для покрытосеменных в целом.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-54-56046). Автор сердечно благодарит сотрудников Лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ за многолетнюю помощь в проведении исследований.

Библиографический список

Верещагина В. А., Новоселова Л. В. Репродуктивная биология *Medicago lupulina* (Fabaceae) // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 30–39.

Синюшин А. А. Эволюционная история цветка Бобовых (Leguminosae) // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141. № 1. С. 50–65.

Citerne H. L., Pennington R. T., Cronk Q. C. B. An apparent reversal in floral symmetry in the legume *Cadia* is a homeotic transformation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. Vol. 103. Pp. 12017–12020. doi: 10.1073/pnas.060098610

Cronk Q., Ojeda I. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context // J. Exp. Bot. 2008. Vol. 59. Pp. 715–727. doi: 10.1093/jxb/ern009

Gallardo R., Dominguez E., Munoz J. M. Pollen-ovule ratio, pollen size, and breeding system in *Astragalus* (Fabaceae) subgenus *Epiglottis*: a pollen and seed allocation approach // Am. J. Bot. 1994. Vol. 81. Pp. 1611–1619. doi: 10.1002/j.1537-2197.1994.tb11473.x

Jabbour F., Nadot S., Espinosa F., Damerval C. Ranunculacean flower terata: Records, a classification, and some clues about floral developmental genetics and evolution // Flora. 2015. Vol. 217. Pp. 64–74. doi: 10.1016/j.flora.2015.09.009

Liu X. L., Liu P. L., Chang Z. Y., Xu L.R. Pseudomonadelphous characters of *Astragalus monadelphus* Maxim. and its taxonomical significances. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin. 2010. Vol. 30. Pp. 1834–1836.

Marazzi B., Conti E., Endress P. K. Diversity of anthers and stigmas in the buzz-pollinated genus *Senna* (Leguminosae, Cassinae) // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. Pp. 371–391. doi: 10.1086/512105

Rodriguez-Riano T., Ortega-Olivencia A., Devesa J. A. Types of androecium in the Fabaceae of SW Europe // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. Pp. 109–116. doi: 10.1006/anbo.1998.0808

Sinjushin A. A. Notes on floral symmetry in the *Pterocarpus* clade (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae) // Wulfenia. 2019. Vol. 26. Pp. 175–188.

Sinjushin A., Ploshinskaya M., Maassoumi A. A., Mahmoodi M., Bagheri A. Variations in structure among androecia and floral nectaries in the Inverted Repeat-Lacking Clade (Leguminosae: Papilionoideae) // Plants. 2022. Vol. 11. 649. doi: 10.3390/plants11050649

Trelease W. The fertilization of our native species of *Clitoria* and *Centrosema* // Am. Nat. 1879. Vol. 13. Pp. 688–692.

Valtueña F. J., Ortega-Olivencia A., Rodriguez-Riano T. Nectar production in *Anagyris foetida* (Fabaceae): two types of concentration in flowers with hanging droplet // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. Pp. 627–638. doi: 10.1086/513482

Vogel S. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives I. Substitutive nectaries // Flora. 1997. Vol. 192. Pp. 305–333. doi: 10.1016/S0367-2530(17)30798-3

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. О. Рогулева, Н. В. Янков

Ботанический сад Самарского национального исследовательского университета имени академика С. П. Королева, yankov-n@mail.ru

В статье приводятся фотографии, описание, данные о массе 1 000 семян и размерах семян 8 раритетных видов Самарской области: *Adonis volgensis* Steven ex DC., *Trinia hispida* Hoffm., *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch, *Nepeta ucranica* L., *Carex limosa* L., *Rindera tetraspis* Pall., *Astragalus macropus* Bunge, *Laser trilobum* (L.) Borkh.

Ключевые слова: сохранение биоразнообразия, особо охраняемая природная территория, размеры семян, Красная книга Самарской области, раритетные виды.

SEEDS MORPHOLOGY OF SOME RARE PLANTS OF THE SAMARA REGION

N. O. Roguleva, N. V. Yankov

Botanical Garden of Samara National Research University

The article provides photos, descriptions, 1 000 seed weight and seeds' sizes data on of 8 rare species of the Samara region: *Adonis volgensis* Steven ex DC., *Trinia hispida* Hoffm., *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch, *Nepeta ucranica* L., *Carex limosa* L., *Rindera tetraspis* Pall., *Astragalus macropus* Bunge, *Laser trilobum* (L.) Borkh.

Keywords: biodiversity conservation, protected areas, seed sizes, Red Book of the Samara region, rare species.

Активизация исследований биологического разнообразия Самарского региона позволила более четко и объективно оценить картину с исчезающими видами растений (Особо охраняемые..., 2018). Второе издание Красной книги Самарской области (2017) включает 223 вида покрытосеменных растений. Недостаточное внимание на наш взгляд уделяется семенам (диаспорам) раритетных видов, так как в большинстве случаев, только благодаря семенному размножению обеспечивается самоподдержание популяций в дикой природе.

Целью работы было изучение морфологии семян восьми уязвимых видов травянистых растений Самарской области.

Материалы и методы. Объектом исследования служили семена: *Adonis volgensis* Steven ex DC., *Trinia hispida* Hoffm., *Atraphaxis frutescens* (L.) K.

Koch, *Nepeta ucranica* L., *Carex limosa* L., *Rindera tetraspis* Pall., *Astragalus macroopus* Bunge, *Laser trilobum* (L.) Borkh.

Семена растений собраны в 2021 году в ходе полевых экспедиций кафедры экологии, ботаники и охраны природы Самарского университета на различных особо охраняемых природных территориях (ООПТ) области и прилегающих к ним территориях.

Фотографии семян сделаны с использованием микроскопа Микромед МС-5-Zoom LED с видеокуляром ToprCam 16.0 MP. Цифровые фотографии хорошего качества позволяют оценить фактуру поверхности, цвет семенной оболочки и форму семян. Размер семян определяли путём сканирования их на планшетном сканере Epson Perfection V370 Photo при разрешении 2400 dpi и дальнейшем измерении в программе JMicroVision. Точность измерения составила 6 мкм. Длину и ширину семян измеряли по крайним наиболее отдалённым друг от друга точкам. Для описания семян использовали терминологию, предложенную З. Т. Артюшенко (1990).

Массу 1 000 семян определяли гравиметрическим методом с использованием весов Госметр ВЛ-220 с точностью измерения 0,0001 г.

Статистическую обработку полученных данных производили с помощью пакета программ Microsoft Excel.

Исследование семян проводили в рамках работ по созданию регионального банка семян на базе Самарского университета.

Результаты и обсуждения. *Adonis volgensis*, адонис волжский или желтоцвет волжский, представляет собой травянистый многолетник 10–25 см высотой. Цветки крупные бледно-жёлтые, цветение происходит в апреле–мае. Плод – многоорешек овальной формы (Красная книга..., 2017). Семена собраны на ООПТ «Урочище Мулин Дол». Орешки *Adonis volgensis* имеют яйцевидно-клиновидную форму. Их поверхность светло-серая или серо-желтая матовая, обильно покрыта прозрачными волосками. Рубчик серповидной формы хорошо различим, расположен на широкой части семени (рис. 1). Длина семян изменялась в пределах 3,375–4,935 мм, ширина 1,933–3,497 мм. Масса 1 000 семян составила 11,8589 г (табл.).



Рис. 1. Фото семян *Adonis volgensis*

Trinia hispida, или триния щетиноволосая, – травянистое двулетнее растение, высотой 20–25 см. Цветки беловатые, собраны в многочисленные зонтики. Цветение происходит в мае–июне. Плод – вислоплодник (Красная кни-

га..., 2017; Ключков, 2018). Семена собраны на ООПТ «Урочище Мулин Дол». Плоды *T. hispida* распадаются на два равных мерикарпия широкояйцевидной или широкоэллиптической формы. Семена от 2,863 до 3,994 мм длиной и 1,983–2,928 мм шириной, серовато-зеленого цвета, ребристые, опушенные редкими одноклеточными волосками (рис. 2). Масса 1 000 семян составила 3,1216 г (табл.).



Рис. 2. Фото семян *Trinia hispida*

Таблица

Морфометрические показатели семян

Название вида / Показатель	Длина семян, мм		Ширина семян, мм		Масса 1 000 семян, г
	Min–max	Среднее и ошибка	Min–max	Среднее и ошибка	
<i>Adonis vologensis</i>	3,375–4,935	4,335±0,063	1,933–3,497	2,720±0,045	11,8589
<i>Trinia hispida</i>	2,863–3,994	3,506±0,036	1,983–2,928	2,418±0,037	3,1216
<i>Atraphaxis frutescens</i>	3,346–4,322	3,934±0,027	1,350–2,270	1,76±0,032	2,1157
<i>Nepeta ucranica</i>	2,116–3,202	2,528±0,027	0,888–1,727	1,196±0,028	1,2058
<i>Carex limosa</i>	3,740–4,726	4,247±0,030	1,545–2,395	2,023±0,026	1,2819
<i>Rindera tetraspis</i>	11,330–15,654	12,791±0,227	9,328–13,749	11,906±0,227	25,1723
<i>Astragalus macropus</i>	1,811–3,304	2,508±0,038	1,228–1,717	1,452±0,22	1,8654
<i>Laser trilobum</i>	2,863–3,994	3,506±0,036	3,229–4,540	3,887±0,072	13,5610

Atraphaxis frutescens, курчавка кустарниковая, – кустарничек до 60 см высотой. Пучки из 30–40 цветков обычно сближены в кистевидные соцветия. Цветение происходит в мае–июне (Красная книга..., 2017; Flora of China, 2022). Семена собраны на территории памятника природы «Подвальские террасы». Плод трёхгранный орешек, с рёбрами, в очертании продолговатояйцевидный гладкий блестящий тёмно-коричневого цвета. Верхушка плода заостренная. Рёбра от бежевого до светло-коричневого цвета. Рубчик округлый хорошо просматривается. Длина семян изменялась в пределах 3,346–4,322 мм, ширина 1,983–2,928 мм (рис. 3). Масса 1 000 семян составила 2,1157 г (табл.).

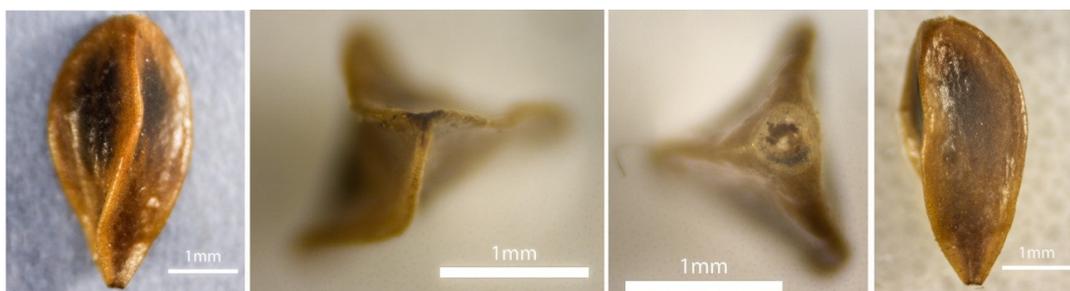


Рис. 3. Фото семян *Atraphaxis frutescens*

Nepeta ucranica, котовник украинский, – травянистое стержнекорневое растение высотой 15–30 см. Цветение май–июнь, плодоношение июль–август (Красная книга..., 2017; Wojnansky, 2007; Flora of China, 2022). Семена собраны в окрестностях села Большая Черниговка. Орешки черно-коричневые, эллипсоидные, округло-усеченные, поверхность семенной кожуры бугорчатая. На верхушке имеются прозрачные волоски. Рубчик хорошо просматривается (рис. 4). Длина семян изменялась в пределах 2,116–3,202 мм, ширина 0,888–1,727 мм. Масса 1 000 семян составила 2,1157 г (табл.).



Рис. 4. Фото семян *Nepeta ucranica*

Carex limosa, осока топяная, – многолетнее травянистое растение высотой 20–50 см с длинным ползучим корневищем. Соцветие представляет собой колосок, цветение происходит в мае. Плодоношение наступает в конце мая–начале июня (Красная книга..., 2017; Wojnansky, 2007; Flora of China, 2022). Семена собраны на территории памятника природы «Моховое болото». Плод – продолговато-эллиптический орешек, его поверхность ребристая, семенная кожура светло-бурого цвета (рис. 5). Длина семян изменялась в пределах 3,740–4,726 мм, ширина 1,545–2,395 мм. Масса 1 000 семян – 1,2819 г (табл.).



Рис. 5. Фото семян *Carex limosa*

Rindera tetraspis, или риндера четырёхщетиноквая, – многолетнее стержнекорневое травянистое растение с прямым побегом до 30 см. Цветки в немногочисленных завитках, собранных метёлкой. Цветет в апреле–мае, плодоношение наступает в июне (Красная книга..., 2017; Flora of China, 2022). Семена собраны на ООПТ «Урочище Мулин Дол». Семена яйцевидно-округлые с широким крылом, от бежевого до светло-коричневого цвета с более тёмной окантовкой по краю крыла. Рубчик крупный, каплевидный (рис. 6). Длина семян находилась в диапазоне 11,330–15,654 мм, ширина 9,328–13,749 мм. Масса 1 000 семян составила 25,1723 г (табл.).

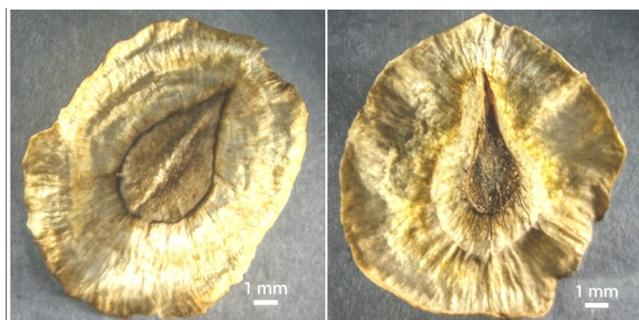


Рис. 6. Фото семян *Rindera tetraspis*

Astragalus macropus, или астрагал длинноножковый, – полукустарничек с мощным ветвистым подземным стволиком и короткими (до 5 см) надземными побегами. Соцветие рыхлая кисть. Цветение происходит в мае–июне, плодоношение – в июле–августе (Красная книга..., 2017). Семена собраны на территории памятника природы «Костинские лога». Они имеют бобовидную, продолговато-линейную изогнутую форму, часто ромбические, плоские тёмно-коричневые, их поверхность голая, слегка блестящая. Небольшой рубчик. Семенной шов хорошо различим (рис. 7). Длина семян варьировала в диапазоне 1,811–3,304 мм, ширина 1,228–1,717 мм. Масса 1 000 семян – 1,8654 г (табл.).



Рис. 7. Фото семян *Astragalus macropus*

Laser trilobum, лазурник трёхлопастной, – многолетнее травянистое растение с полым стеблем (высотой до 1,5–2,0 м). Соцветие крупный зонтик до 25 см в диаметре. Цветет в июне–июле, плодоносит в августе–сентябре (Красная книга..., 2017; Wojnansky, 2007; Ключков, 2018). Плоды собрали в окрестностях с. Ширяево Самарской области. Плоды распадаются на два рав-

ных мерикарпия. Мерикарпии эллиптические слегка сжатые со спинки, удлиненно-эллипсоидные, голые. На спинной стороне семени пять первичных и четыре вторичных гребня, на брюшной – два широких гребня. Поверхность семени голая, гладкая, коричневая, гребни более бледные (рис. 8). Длина семян изменялась в диапазоне 2,863–3,994 мм, ширина 3,229–4,540 мм. Масса 1 000 семян составила 13,5610 г (табл.).



Рис. 8. Фото семян *Laser trilobum*

Заключение. Полученные цифровые фотографии, сведения о размерах и массе 1 000 семян исследованных редких растений будут внесены в базу данных Банка семян Самарского университета.

Библиографический список

Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.

Клюйков Е. В., Остроумова Т. А., Захарова Е. А., Украинская У. А., Петрова С. Е. Атлас плодов зонтичных Европейской части России. М.: Ториус, 2018. 208 с.

Красная книга Самарской области. Редкие виды растений и грибов / Под ред. С. А. Сенатора и С. В. Саксонова. Самара: Изд-во Самарской госуд. област. академии (Наяновой), 2017. 284 с.

Особо охраняемые природные территории регионального значения Самарской области: материалы государственного кадастра / Министерство лесного хозяйства, охраны окружающей среды и природопользования Самарской области. Сост. А. С. Паженков. Самара: ООО «Лаборатория Экотон», 2018. 377 с.

Bojnansky V., Fargasova A. Atlas of seeds and fruits of central and east-european flora. Dordrecht: Springer, 2007. 954 p.

Flora of China: *Atraphaxis frutescens*. Vol. 5. Page 331 URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=242307296 (Дата обращения: 18.08.2022)

Flora of China: *Carex limosa*. Vol. 23. Page 345 URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200026598 (Дата обращения: 16.08.2022)

Flora of China: *Nepeta ucranica*. Vol. 17. Page 117 URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200019905 (Дата обращения: 16.08.2022)

Flora of China: *Rindera tetraspis*. Vol. 16. Page 425 URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200019176 (Дата обращения: 16.08.2022)

АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЭРЕМОВ СОРНЫХ ВИДОВ ПОДРОДА *GALEOPSIS*

Е. А. Сухолозова¹, Ю. В. Орлова², Сухолозов Е. А.³

¹ Пензенский филиал ФГБУ «Всероссийский центр
карантина растений», *E_kobozeva@mail.ru*

² ФГБУ «Всероссийский центр
карантина растений», *orl-jul@mail.ru*

³ Управление Россельхознадзора по Республике
Мордовия и Пензенской области,
e.sukholozov@mail.ru

В работе проанализированы количественные и качественные морфологические признаки эремов трех видов подрода *Galeopsis* на основе более 850 образцов. Продемонстрированы значительное морфологическое сходство эремов изученных видов и необходимость дальнейшего поиска дополнительных признаков для проведения точной идентификации.

Ключевые слова: эрем, качественные и количественные морфологические признаки, подрод *Galeopsis*.

ANALYSIS OF MORPHOLOGICAL FEATURES OF EREMES OF WEED SPECIES OF THE SUBGENUS *GALEOPSIS*

E. A. Sukholozova¹, Y. V. Orlova², E. A. Sukholozov³

¹ *Penza branch of All-Russian Center for Plant Quarantine,*

² *All-Russian Center for Plant Quarantine,*

³ *Rossselkhoz nadzor Directorate for the Republic of Mordovia
and the Penza Region*

The paper analyzes the quantitative and qualitative morphological features of eremes of three species of the Subgen *Galeopsis* based on more than 850 samples. Significant morphological similarity of the eremes of the studied species and the need for further search for additional features for accurate identification are demonstrated.

Keywords: erem, qualitative and quantitative morphological features, Subgen. *Galeopsis*.

Род *Galeopsis* L., по данным последней ревизии, включает 9 видов однолетних растений, относящихся к двум под родам: Subgen. *Galeopsis* и Subgen. *Ladanum* (Тюнникова, 2006). Пять видов из девяти регулируются фитосанитарными требованиями стран-импортеров растениеводческой продукции: *Galeopsis tetrahit* L., *G. bifida* Boenn., *G. speciosa* Mill. (подрод *Galeopsis*)

и *G. angustifolia* Ehrh. ex Hoffm., *G. ladanum* L. (подрод *Ladanum*). Четыре страны-импортера российского зерна (Мексика, Бразилия, Сирия, Иран) не допускают или ограничивают наличие плодов перечисленных видов в зерновой продукции (Международная конвенция ..., 2022; Rosselkhoznadzor ..., 2022). В связи с этим необходима правильная идентификация регулируемых видов пикульников по карпологическим образцам.

G. angustifolia является европейским видом, на территории РФ указываются только единичные находки (Станков, Талиев, 1957; Губарева, 1995; Черепанов, 1995; Тюнникова 2006), все из которых – далеко за пределами основной зоны возделывания сельскохозяйственных культур, поэтому плоды этого вида в российское зерно не попадают. *G. ladanum*, *G. bifida* и *G. speciosa* – характерные сорные растения посевов зерновых. Однако плоды *G. ladanum* четко отличаются от плодов представителей подрода *Galeopsis* (Тюнникова, 2006). Напротив, виды подрода *Galeopsis* характеризуются крайне похожими плодами, и во многих работах констатируется, что эремы *G. bifida*, *G. tetrahit* и *G. speciosa* характеризуются большим морфологическим сходством и зачастую неотличимы друг от друга (Юзепчук, 1935, 1954; Доброхотов, 1961; Майсурян, Атабекова, 1978; Волкова и др. 2007). Таким образом, цель работы заключалась в анализе морфологических признаков, использовавшихся в ключах предыдущих авторов для идентификации представителей подрода *Galeopsis* (*G. tetrahit*, *G. bifida*, *G. speciosa*) по плодам.

Карпологические образцы для морфологического анализа были собраны с точно идентифицированных цветущих растений. В случае, если определенные растения еще не плодоносили, их пересаживали на опытный участок и дорастивали до массового плодоношения. Плоды *G. bifida* собраны с растений, произраставших в Пензенской области (посевы пшеницы, льна, кукурузы, сахарной свеклы) в 2020–2021 гг. и в Приморском Крае (поля сои Уссурийского городского округа; зарастающие газоны г. Уссурийска; зарастающие газоны, клумбы г. Владивостока) в 2021 году. Карпологические образцы *G. speciosa* взяты с растений, произраставших в посевах льна и пшеницы Пензенской области в 2020–2022 гг. Плоды *G. tetrahit* собраны с растений, произраставших в сосновых посадках г. Пензы в 2021 году.

Морфологические признаки эремов представителей подрода *Galeopsis* были изучены на гербарных и карпологических образцах, хранящихся в научных учреждениях: Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН) (LE); Карпологическая коллекция Ботанического музея БИН РАН; Гербарий Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (ГБС РАН) (МНА); Гербарий «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН (VLA); Гербарий ботанического сада Южного федерального университета (RWBG); Гербарий кафедры ботаники ЮФУ им. проф. И. В. Новопокровского (RV); Гербарий им. И. И. Спрыгина Пензенского государственного университета (ПКМ).

Морфологические особенности плодов изучали под стереомикроскопом Stemi 2000 C, измерения проводили с помощью окуляр-микрометра.

В анализ качественных морфологических признаков были включены: форма эрема, его окраска; текстура поверхности эрема, число пятен; форма, окраска и расположение рубчика эрема, характер поверхности дорсальной стороны эрема, наличие на дорсальной поверхности эремов продольных краевых валиков. В анализ количественных морфологических (морфометрических) признаков включены: длина, ширина и толщина эрема, длина эрема до максимальной ширины, длина и ширина рубчика эрема (табл. 1). Всего было промерено 859 эремов. Для сравнения промеров образцов использовался t-критерий Стьюдента.

Макрофото съемку проводили с использованием метода послойной фотографии с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss SteREO Discovery.V20 с системой визуализации на базе фотоаппарата Canon EOS 5D MkIV и программой Zerene Stacker, в которой снимки комбинировались послойно.

Таблица 1

**Морфометрические параметры эремов некоторых видов
подрода *Galeopsis***

Показатель	Вид	Величина выборки	Среднее и ошибка среднего	Максимальное значение	Минимальное значение
Длина эрема, мм	G. b. ¹	321	2,77±0,008	3,12	2,30
	G. s. ²	238	2,79±0,018	3,24	2,30
	G. t. ³	93	2,6±0,017	2,85	2,11
Ширина эрема, мм	G. b.	321	2,01±0,008	2,34	1,61
	G. s.	238	2,05±0,011	2,71	1,61
	G. t.	93	1,91±0,016	2,25	1,47
Длина эрема до максимальной его ширины, мм	G. b.	321	1,68±0,008	2,16	1,33
	G. s.	238	1,63±0,015	2,89	1,15
	G. t.	93	1,49±0,014	1,70	1,15
Толщина эрема, мм	G. b.	321	1,37±0,005	1,61	1,10
	G. s.	236	1,41±0,07	1,65	1,01
	G. t.	93	1,37±0,007	1,51	1,19
Длина рубчика эрема, мм	G. b.	321	0,57±0,003	0,73	0,41
	G. s.	235	0,56±0,005	0,87	0,37
	G. t.	92	0,52±0,008	0,69	0,37
Ширина рубчика эрема, мм	G. b.	321	0,49±0,002	0,60	0,37
	G. s.	235	0,52±0,004	0,69	0,37
	G. t.	93	0,45±0,004	0,55	0,32

Примечание: ¹G. b. – *Galeopsis bifida*, ²G. s. – *Galeopsis speciosa*, ³ – *Galeopsis tetrahit*

Плод пикульников, как и всех губоцветных, – ценобий, представляющий собой синкарпный, верхний, образованный двумя плодолистками, ложночетырегнездный плод с оболочкой из спайнолистной чашечки (Каден, Закалюкина, 1965; Каден, Смирнова, 1968; Смирнова, 1986). Опадающие при созревании плода закрытые и нескрывающиеся односеменные его части – эремы. В работах Н. Н. Кадена, Т. П. Закалюкиной (1965), С. А. Смирновой (1986) подробно изложен морфогенез эремов и приведены убедительные ар-

гументы неверности названия этих частей плода орешками, плодиками, мерикарпиями, полумерикарпиями.

В типичном ценобии пикульников развивается четыре эрема. Однако, нередко наблюдается недоразвитие эремов, связанное вероятно с тем, что семязачатки не образуют семян, потому что не происходит оплодотворения (Каден, Закалюкина, 1965; Каден, Смирнова, 1968; Смирнова, 1986). Подобное явление авторы наблюдали довольно часто в собственных полевых исследованиях. В ценобии фиксировали один, два, три эрема вместо четырех. Одной из возможных причин отсутствия оплодотворения – применение гербицидной и пестицидной обработки полей. При использовании гербицидов воздействие оказывалось непосредственно на пикульники, как сорные компоненты посевов, нарушались репродуктивные процессы растений; в случае пестицидной обработки – опосредованное влияние через отсутствие опылителей.

Типичная форма эремов рассматриваемых видов пикульников – обратнояйцевидная с округлой верхушкой и суженным основанием (рис. 1), однако в случае меньшего числа эремов в ценобии, форма их варьировала до округлой (рис. 2).

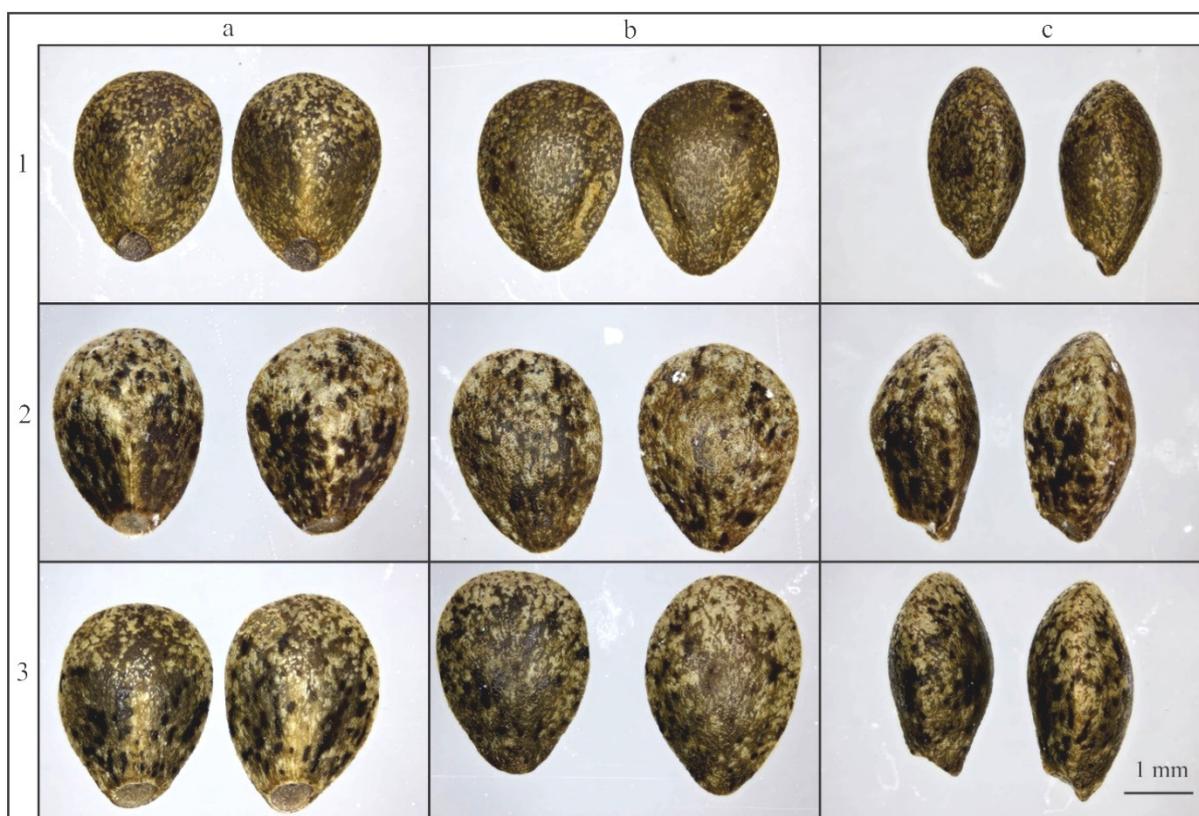


Рис. 1. Эремы видов подрода *Galeopsis* (фото авторов):

1 – *Galeopsis speciosa*; 2 – *Galeopsis tetrahit*; 3 – *Galeopsis bifida*; а – вентральная поверхность, б – дорсальная поверхность, с – латеральная поверхность

По нашим наблюдениям такие морфологические признаки, как форма, окраска и расположение рубчика эрема для определения трех выбранных ви-

дов также не подходят. Более светлая окраска рубчика по сравнению с общим тоном эрема, характерна для всех анализируемых видов, и, как исключение, темноокрашенные рубчики мы встречали также у всех видов. В работе Н. В. Тюнниковой (2006) отмечено, что рубчик *G. tetrahit* и *G. bifida* овальный, *G. speciosa* – эллиптический. В наших исследованиях мы встречали значительную вариацию этого признака у всех видов: наблюдали ромбовидную, округлую, эллиптическую и овальную форму рубчика у всех представителей (рис. 2). Расположение рубчика также могло быть разным: центральным, смещенным набок. Вероятно, и форма, и расположение рубчика зависят от числа эремов в ценобии.



Рис. 2. Эремы *Galeopsis speciosa*
(Пензенская обл., Спасский р-н, посевы пшеницы, 2022 г.)

Важный признак, разграничивающий *G. tetrahit*, *G. bifida* и *G. speciosa* – характер поверхности дорсальной стороны эрема. У эремов *G. tetrahit* и *G. bifida* спинная, и брюшная стороны выпуклые. У эремов *G. speciosa* ventральная сторона всегда выпуклая, а дорсальная – чаще плоская или покатая. Однако все же эремы пикульника красивого с выпуклыми обеими сторонами попадались.

По нашему мнению, наиболее надежный качественный морфологический признак был предложен В. Wojciechowska (1966) для выделения *G. speciosa*. Только у эремов этого вида на дорсальной поверхности эремов есть продольные краевые «валики» (рис. 1.1 b). Они могут быть выражены в разной степени, иногда четко просматриваться только на одной стороне эрема. Из просмотренных нами 302 эремов *G. speciosa* совсем не просматривался этот признак у 33.

Морфометрические показатели эремов *G. bifida* промерены у образцов, собранных в Пензенской области и Приморском крае. Получены достоверные различия почти всех показателей, кроме ширины эрема и ширины рубчика (табл. 2). Стоит отметить, что полученные достоверные различия имели вы-

сокий уровень значимости – 0,01, тогда как недостоверные различия не соответствовали уровню значимости даже 0,1.

Таблица 2

Значения морфометрических параметров эремов *Galeopsis bifida* из разных частей ареала

Показатель	Район сбора образцов		Значение t-критерия	Уровень значимости
	Пензенская область (n=321)	Приморский край (n=207)		
Длина эрема, мм	2,77±0,008	2,64±0,011	9,56	0,01
Ширина эрема, мм	2,01±0,008	2,01±0,009	0	-
Длина эрема до максимальной ширины, мм	1,68±0,008	1,48±0,009	16,61	0,01
Толщина эрема, мм	1,37±0,005	1,41±0,004	6,25	0,01
Длина рубчика эрема, мм	0,57±0,003	0,58±0,005	1,71	0,1
Ширина рубчика эрема, мм	0,49±0,002	0,49±0,004	0	-

В связи с тем, что на протяжении своего обширного ареала морфометрические показатели эремов *G. bifida* изменчивы, сравнение эремов трех видов проводили только на примере образцов, собранных в Пензенской области. Сравнительный анализ выборок, проведенный с использованием t-критерия Стьюдента, показал, что большая часть промеров достоверно различались. Однако, несмотря на это, использовать эти морфометрические показатели как диагностические признаки невозможно из-за перекрывания диапазонов (табл. 1). Кроме этого, были протестированы различные отношения промеров. Только отношение ширины эрема к его длине позволяет, хотя и не в полной мере, отделить *G. bifida* от *G. tetrahit*. Соотношение ширина/длина у *G. bifida* варьировала от 0,6 до 0,8, у *G. tetrahit* от 0,5 до 0,65.

Таким образом, проведенный анализ качественных и количественных признаков свидетельствует о большом морфологическом сходстве эремов трех видов подрода *Galeopsis* (*Galeopsis bifida*, *G. tetrahit* и *G. speciosa*) и убеждает в необходимости поиска других (например, анатомических и пр.) возможных диагностических признаков. По исследованным показателям эремы *G. bifida* от эремов *G. tetrahit* достоверно отличить невозможно, особенно принимая во внимание большую вариабельность морфометрических признаков эремов *G. bifida* на протяжении его обширного ареала. Наиболее четким, и, пожалуй, единственным, морфологическим признаком, отличающим эремы *G. speciosa* от эремов *G. bifida* и *G. tetrahit* является признак наличия продольных краевых валиков на дорсальной стороне эрема. Если они присутствуют, можно однозначно говорить о том, что эрем принадлежит виду *G. speciosa*. Однако, при отсутствии этого признака (по нашим данным, у 10 % исследованных образцов продольные валики на дорсальной поверхности эрема отсутствовали), установить видовую принадлежность эремов

(*G. bifida*, *G. tetrahit* или *G. speciosa*) по проанализированным показателям не-возможно.

Авторы признательны сотрудникам гербариев LE, МНА, MW, VLA, RWBG, RV, РКМ, Ботанического музея БИН РАН за предоставленные карпологические материалы из научных фондов и лично: В. О. Романовой, М. Б. Шелудяковой, М. В. Легченко, Н. Ю. Степановой, Н. С. Гамовой, З. В. Кожевниковой, А. Н. Шмараевой, А. А. Мироновой, Т. М. Чепкасовой.

Исследования проведены в рамках государственного задания НИОКТР № 122041400188-3.

Библиографический список

Волкова Е. М., Данкверт С. А., Маслов М. И., Магомедов У. Ш. Атлас плодов и семян сорных и ядовитых растений, засоряющих подкарантинную продукцию. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. С. 244–245.

Губарева И. Ю. Флористические находки на Вислинской косе (Калининградская область) // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 113–116.

Доброхотов В. Н. Семена сорных растений. М.: Сельхозиздат. 1961. 464 с.

Каден Н. Н., Закалюкина Т. П. Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестн. Моск. ун-та. 1965. Сер. 6. № 3. С. 31–41.

Каден Н. Н., Смирнова С. А. Морфология плодов сорных губоцветных СССР // Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений: Реф. докл. конф. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. С. 117–118.

Майсурия Н. А., Атабекова А. И. Определитель семян и плодов сорных растений. М.: Колос, 1978. 288 с.

Смирнова С. А. Значение карпологических признаков в систематике семейств бурачниковых, губоцветных и вербеновых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 84–89.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.: Советская наука, 1957. 739 с.

Тюнникова Н. В. Род *Galeopsis* L. (Lamiaceae Lindl.) флоры России: систематика, география, фитохимические особенности.: дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2006. 159 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). 2-е изд. СПб.: Мир и семья – 95, 1995. 990 с.

Юзепчук С. В. Род Пикульник – *Galeopsis* L. // Сорные растения СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 41–46.

Юзепчук С. В. Род Пикульник – *Galeopsis* L. // Флора СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 111–124.

Wojciechowska B. Morfologia i anatomia owoców i nasion z rodziny Labiatae ze szczególnym uwzględnieniem gatunków leczniczych // Monographiae Botanicae. 1966. Vol. 21. Pp. 3–244.

Международная конвенция по защите и карантину растений. URL: <http://www.ippc.int/ru> (Дата обращения: 30.08.2022)

Rosselkhoznadzor / Official site Federal Service for Veterinary and Phytosanitary Surveillance. URL: <https://www.fsvps.ru> (Дата обращения: 30.08.2022).

СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И ПЛОДА ВИДОВ *GAGEA* SALISB. (LILIACEAE)

*П. С. Иовлев¹, А. В. Бобров², М. С. Романов¹,
Н. С. Здравчев¹, А. С. Тимченко¹*

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
iovlev.petr@gmail.com

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Было изучено анатомическое строение завязи и плода представителей рода *Gagea*. Выявлены особенности строения и развития стенки завязи и перикарпия. Рассмотрены особенности формирования ложнотрехгнездного в проксимальной части и одногнездного – в дистальной части гинецея. Выявлены эволюционные паттерны развития гинецея Liliaceae.

Ключевые слова: перикарпий, анатомия плода, гистогенез, морфогенез плодов, гинецей.

GYNOECYUM AND FRUIT STRUCTURE OF *GAGEA* SALISB. (LILIACEAE) SPECIES

*P. S. Iovlev¹, A. V. F. Ch. Bobrov², M. S. Romanov¹,
N. S. Zdravchev¹, A. S. Timchenko*

¹*N. V. Tsitsin Main Botanical Garden of RAS*

²*M. V. Lomonosov Moscow State University*

The anatomical structure of the ovary and fruit of representatives of the genus *Gagea* was studied. The specific characters of the structure and development of the ovary wall and pericarp are revealed. The peculiarities of the formation of a pseudo-trilocular in the proximal part and a unilocular in the distal part of the gynoecium are discussed. The evolutionary patterns of the development of the gynoecium Liliaceae have been revealed.

Keywords: pericarp; fruit anatomy; fruit wall; histogenesis; morphogenesis of fruit; gynoecium.

Семейство Liliaceae относится к порядку Liliales *sensu* APG IV (Chase et al., 2016) и занимает в нем терминальное положение. В семействе Liliaceae выделяется четыре подсемейства: базальное Tricirtidoideae, Calochortoideae, Medeoloideae и терминальное Lilioideae (Lu et al., 2021). В современном понимании подсемейство Lilioideae формируют трибы: базальная Tulipeae и терминальная Lilieae (Lu et al., 2021), включающей 4 рода – *Gagea*, *Tulipa*, *Erythronium* и *Amana*. Род *Gagea* является базальным в трибе и его признаки

рассматриваются нами как исходные (плезиоморфные) для представителей Tulipeae и, следовательно, Lilioideae.

Представители семейства Liliaceae *sensu* APG IV (Chase et al., 2016) – луковичные или корневищные (*Medeola*, *Prosartes*, *Scoliopus*, *Clintonia*) многолетники с типичными тримерными цветками: сегментов простого перианта (тепалиев) 6 (по 3 в 2 кругах); тычинок 6 (по 3 в 2 кругах). Гинецей ценокарпный из трех карпелл. Завязь верхняя. Столбик отсутствует (*Tulipa*) или короткий до удлинённого. Рыльце 1, трехраздельное, иногда рылец 3 (*Medeola*, *Tricyrtis*) (Tamura, 1998; Everett, 2013). Плод трехгнездная или ложнотрехгнездная локулицидная (*Amana*, *Calochortus* spp., *Cardiocrinum*, *Erythronium*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Lilium*, *Notholirion*, *Scoliopus*, *Tulipa*), септицидная (*Tricyrtis*) или локулицидно-септицидная коробочка (*Calochortus* spp.) или ягода (*Clintonia*, *Medeola*, *Prosartes*, *Streptopus*) (Tamura, 1998).

Для базальных Liliaceae – *Tricyrtis* (Tricyrtideae, Tricyrtidoideae), *Scoliopus* (Streptopeae, Tricyrtidoideae), *Medeola* (Medeoloideae) показано отсутствие срастания септ в завязях и плодах, как минимум в дистальной части, а пучки в перикарпии в основании септ в поперечном сечении рассматриваются как вентральные (Berg, 1962a; Sterling, 1978). С другой стороны гинецей и плоды представителей терминального подсемейства Lilioideae традиционно называют синкарпными (Hitchcock et al., 1969; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987; Бобров et al., 2009), не смотря на то, что васкуляризация гинецея и плода у Lilioideae (Оганезова, 1980) сходна с васкуляризацией в трех остальных подсемействах Liliaceae: Tricyrtidoideae, Calochortoideae и Medeoloidea (Berg, 1959, 1962b; Sterling, 1978). При этом для базального в Liliaceae рода *Tricyrtis* изучено формирование гинецея, который возникает в виде валика из трех конгинетально сросшихся карпелл первоначально с единой локулой (Remizowa et al., 2010). Согласно (Eames, 1931) представители триб Liliae и Tulipeae (*Fritillaria* и *Tulipa* соответственно) сходны по строению гинецея и расположению проводящих пучков с остальными Liliaceae. Таким образом литературные данные противоречивы/недостаточны в отношении интерпретации морфологической структуры гинецея представителей Lilioideae и недостаточны для принятия одной из точек зрения.

Таким образом с целью установления структурного типа гинецея и плода характерного для базального рода терминального подсемейства Lilioideae, а также особенностей его строения предпринято это исследование представителей рода *Gagea*. Основными задачами исследования являются: – выявление основных трендов формирования структур гинецея и плода; – изучение деталей развития плода и выявление особенностей строения гистогенетических зон перикарпия; – определение морфогенетического типа плода у *Gagea*.

Материалы и методы. Завязи и плоды *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl и *G. minima* (L.) Ker Gawl. были собраны на трех стадиях: гинецей, незрелый плод (14 дней после опыления) и зрелый вскрывшийся плод (30 дней после опыления).

Материал для исследования собран в ботаническом саду Дворца пионеров (Москва, Россия). Образцы фиксировались в 70 % этаноле. Изготовление постоянных препаратов производилось при помощи салазочного микротомы МС-2 (Точмедприбор, Харьков, Украина) с подключенным замораживающим столиком ОМТ-2802Е (ООО «КБ ТЕХКОМ», Екатеринбург, Россия). Толщина полученных срезов – 20–40 мкм. Препараты, для выявления зон лигнификации и обеспечения контрастного отображения, были окрашены сафранином и альциановым синим (Прозина, 1960; O'Brien and McCully, 1981). Исследование препаратов производилось при помощи светового микроскопа Olympus CX 41 (Olympus Corporation, Tokyo, Japan), фотографирование препаратов – цифровой камерой Canon 7D (Canon Incorporated, Tokyo, Japan), подключенной к микроскопу через адаптер. Для выявления структурных различий разных гистогенетических зон на поперечных срезах были изготовлены препараты на разных уровнях завязи/плода (верхняя треть, середина, нижняя треть).

Результаты. Гинецей *Gagea lutea* ценокарпный, ложнотрехгнездный в проксимальной части и одногнездный в дистальной. В проксимальной части происходит срастание септ в единую анатомическую структуру, тогда как в дистальной и средней частях гинецея септы соприкасаются между собой клетками внутренней эпидермы карпеллы, но не срастаются. В центре плода в септах располагается по 3–4 плацентарных пучка. Стенка завязи *Gagea lutea* сложена 5–6 слоями тонкостенных клеток. Наружная эпидерма представлена одним слоем слегка тангентально удлиненных клеток с утолщенными стенками. Мезофилл состоит из 3–4 слоев тангентально удлиненных. В зоне вентрального и дорзального пучков клетки мезофилла имеют округлую форму. При этом в зоне дорзального пучка происходит уменьшение размера клеток мезофилла, в 2–3 раза по сравнению с остальными клетками мезофилла. Внутренняя эпидерма сложена одним слоем тангентально удлиненных клеток, однако в зоне дорзального пучка клетки внутренней эпидермы имеют округлую на поперечном срезе форму.

Плод *Gagea lutea* – верхняя трехгнездная локулицидная коробочка. В процессе роста и развития плода количество слоев клеток, слагающих перикарпий, остается неизменным по сравнению со стадией гинецея, и перикарпий сложен 5–6 слоями клеток. Экзокарпий состоит из 1 слоя округлых или слегка продолговатых толстостенных клеток. Мезокарпий состоит из 3–4 слоев тангентально удлиненных тонкостенных клеток. Однослойный эндокарпий состоит из толстостенных лигнифицированных клеток округлой или продолговатой в тангентальном направлении В и формы. В продольном сечении клетки эндокарпия имеют неправильную форму и, в зависимости от уровня среза, имеют округлое или продолговатое сечение. Клетки ксилемы дорзального пучка сохраняют размер таковых на стадии завязи, в то время как окружающие его тонкостенные клетки мезокарпия увеличиваются в размерах. Перед вскрыванием плода происходит иссыхание клеток перикарпия в результате чего на зрелой стадии клетки экзокарпия и мезокарпия теряют тургор и сжимаются, и границы клеток становятся плохо различимы, в то время как

клетки эндокарпия сохраняют свою структуру из-за лигнифицированных стенок.

Обсуждение результатов.

Строение гинецея и плода на ранних стадиях развития

Поскольку род *Gagea* является базальным в трибе Tulipeae, которая в свою очередь является базальной в подсемействе Lilioideae (Kim and Kim, 2018; Lu et al., 2021), карпологические признаки этого рода рассматриваются в качестве вероятных исходных для трибы и для подсемейства Lilioideae. Нами установлено, что тримерный гинецей *Gagea* имеет три септы, однако на разных уровнях гинецей *Gagea* имеет разную степень срастания септ. В проксимальной части септы в центре плода срастаются в единую структуру, тогда как в верхней части проксимальной трети гинецея септы срастаются клетками внутренней эпидермы, которые хорошо различимы на поперечных срезах в виде параллельных слоев. Выше этого уровня, в дистальной части, срастание септ отсутствует, они лишь соприкасаются друг с другом радиально удлинненными клетками внутренней эпидермы.

В центре плода в зонах, где срастание септ не происходит, внутренняя эпидерма гинецея *Gagea* имеет особое строение – представлена радиально удлинненными клетками. Эти клетки внутренней эпидермы располагаются в зоне соприкосновения септ в центре плода. Такое строение внутренней эпидермы отмечено для *Scoliopus* (Streptopeae, Tricyrtioideae) и *Medeola* (Medeoloideae) – специализированные клетки внутренней эпидермы образуют стигматоидную ткань (Berg, 1959, 1962b), описываемую другими авторами как трансмиссивная ткань пыльцевой трубки (Erbar, 2003).

Структурный тип гинецея

Разными авторами гинецей представителей разных родов Liliaceae относился к различным структурным типам. Гинецей у *Medeola* и *Scoliopus*, образованный тремя карпеллами с единой полостью (Berg, 1959, 1962a), рассматривается нами как паракарпный. В то же время гинецей *Tricyrtis* (Tricirtioideae, Tricirtioideae) описывается как синкарпный (Sterling, 1978), а его структура схожа со структурой гинецея изученных нами представителей *Gagea*. У *Tricyrtis* отмечено уменьшение степени срастания септ в центре плода от проксимальной к дистальной части плода (Sterling, 1978). При этом у *Medeola*, *Scoliopus* и *Tricyrtis* вентральные пучки располагаются на периферии завязи в основании септ в поперечном сечении, а пучки, располагающиеся в центре гинецея и проходящие в зоне контакта септ, считаются плацентарными (Berg, 1959, 1962b; Sterling, 1978; Utech, 1978) как и у изученных видов *Gagea*. Проблемы неполного срастания септ у *Tricyrtis* и срастания септ только в проксимальной части у *Gagea* и расположения вентральных пучков ставит вопрос о природе септ в гинецее этих родов. Нам представляется, что такой тип гинецея нельзя считать синкарпным, а следует рассматривать как производный тип от паракарпного, поскольку предполагается, что септы, в которых располагаются проводящие пучки, питающие семязачатки, являются производными плацент. Этот ложнотрехгнездный гинецей, в котором ложные сеп-

ты развиваются как аналогичные структуры по сравнению с истинными септами синкарпного гинецея, мы относим к фрагмокарпному типу (Бобров et al., 2009). Формирование ложных септ как вторичных структур (производных плацент) подтверждается данными о развитии гинецея у *Tricyrtis* (Remizowa et al., 2010), у которого гинецей формируется из трех конгинетально сросшихся карпелл как единая структура треугольной формы первоначально с единой полостью в центре. Мы считаем, что полученные нами данные по *Gagea* также свидетельствуют о формировании у этого рода фрагмокарпного гинецея – трехгнездного, с отсутствием срастания септ в дистальной части.

Развитие плода

В ходе исследования нами установлено, что отличительной особенностью развития коробочек *Gagea* является почти полное отсутствие тангентального деления клеток мезофилла. В процессе созревании плода не происходит увеличения слоев клеток мезокарпия по сравнению с количеством слоев мезофилла завязи. У *Gagea lutea* стенка завязи и перикарпий сложены 5–6 слоями клеток. Коробочки *Gagea* характеризуются одинаковым количеством слоев клеток во всех зонах перикарпия. По нашим данным рост плода происходит благодаря активному радиальному делению клеток и увеличению их размеров. По совокупности анатомических признаков плоды *Gagea* – коробочки *Lilium*-типа с одревесневающим эндокарпием (Бобров, Романов, 2019).

Вскрытие плода

Характерной особенностью коробочек *Gagea* является их высыхание при созревании. При этом в латеральной части перикарпия в зонах, располагающихся между дорзальными и вентральными пучками перикарпия, клетки мезокарпия сжимаются и их границы становятся неразличимыми. Иссыхая, мезокарпий, клетки которого теряют тургор, перестает выполнять механическую функцию. Сохранение формы и целостности стенок плода, необходимые для выполнения одной из его функций – эффективного распространения семян, достигается благодаря наличию механического каркаса, роль которого выполняет одревесневший эндокарпий, который позволяет сохранять форму вскрывшихся створок.

Для коробочек *Gagea* характерно базипетальное локулицидное вскрытие, которое достигается путем уменьшения размера клеток мезокарпия в зоне дорзального шва и, как следствие – формирования тонкой зоны перикарпия, легко поддающейся разрыву. При расхождении створок плода происходит расхождение септ по зоне несросшихся участков в центральной части плода до уровня их срастания в проксимальной части плода.

Выводы. 1) Гинецей *Gagea* морфологически ложнотрехгнездный, но на разных уровнях ложные септы имеют разную степень срастания. Срастание септ характерно только для проксимальной части гинецея, в то время как в дистальной – септы лишь соприкасаются клетками внутренней эпидермы карпелл. 2) Клетки внутренней эпидермы свободных (не сросшихся) участков септ у *Gagea* сходны по форме и локализации с описанными для *Scolioopus* (Streptopeae, Tricyrtioideae) и *Medeola* (Medeoloideae) специализированными

клетками внутренней эпидермы, образующими стигматоидную ткань. 3) Гинецей *Gagea* следует рассматривать как фрагмокарпный, производный от паракарпного, с ложными септами, являющимися производными плацент. 4) Для коробочек *Gagea* характерно почти полное отсутствие тангентального деления клеток в процессе гистогенеза стенки завязи–плода. Рост плода осуществляется за счет увеличения размеров клеток и их радиального деления. 5) По совокупности анатомических признаков плоды *Gagea* – коробочки *Lilium*-типа. 6) При созревании для коробочек *Gagea* характерно сжатие клеток экзокарпия и мезокарпия с утратой их структуры в результате иссушения. Роль механического каркаса плода в этом случае выполняют одревесневающий эндокарпий и ксилема пучков.

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 12204270002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ №121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М.: URSS, 2009.

Оганезова Г. Г. Об анатомической структуре семенной и плодовой оболочек лилейных в связи с систематикой семейства // Биол. журн. Армении. 1980. №. 33. С. 487–495.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учеб. пособие. Высш. шк., 1960. 207 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Berg R. Y. Contribution to the comparative embryology of the Liliaceae: *Scoliopus*, *Trilium*, *Paris* and *Medeola* // Skr. Nor Vidensk-Akad. Oslo N. Ser. 1962. No. 4. Pp. 1–64.

Berg R. Y. Morphology and taxonomic position of *Medeola*, Liliaceae // Skrifter av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, Naturvidenskapelig Klasse Ser. 1962. No. 3. Pp. 1–56.

Berg R. Y. Seed dispersal, morphology, and taxonomic position of *Scoliopus*, Liliaceae // Skrifter Utgitt av det Norske Videnskaps-Academi i Oslo, Matematiske-Naturvidenskapelig Klasse. 1959. No. 4. Pp. 1–56.

Bobrov A. V., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. No. 166. Pp. 366–399.

Chase M. W., Christenhusz M., Fay M., Byng J., Judd W. S., Soltis D. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. № 181. Pp. 1–20.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F. Order Liliales // The Families of the Monocotyledons. Berlin, New York, Tokio: Springer, 1985. Pp. 220–374.

Eames A. J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism // American Journal of Botany. 1931. Pp. 147–188.

Erbar C. Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male gametophytes // International Journal of Plant Sciences. 2003. No. 164. Pp. 265–S277.

Everett D. The genus *Tulipa*. *Tulips of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew: Kew Publishing, 2013.

Hitchcock C. L., Cronquist A., Ownbey M. et al. Vascular plants of the Pacific Northwest. Part 1. Vascular cryptogams, gymnosperms and monocotyledons // Vascular plants of the Pacific Northwest. Part 1. Vascular cryptogams, gymnosperms and monocotyledons. 1969.

Kim J. S., Kim J.-H. Updated molecular phylogenetic analysis, dating and biogeographical history of the lily family (Liliaceae: Liliales) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2018. No. 187. Pp. 579–593.

Lu R.-S., Yang T., Chen Y., Wang S.-Y., Cai M.-Q., Cameron K.M. et al. Comparative plastome genomics and phylogenetic analyses of Liliaceae // Botanical Journal of the Linnean Society. 2021. No. 196. Pp. 279–293.

O'Brien T. P., McCully M. E. The study of plant structure principles and selected methods. 1981.

Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Evolutionary history of the monocot flower // Annals of the Missouri Botanical Garden. 2010. No. 97. Pp. 617–645.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the Liliaceae: Hewardieae, Petrosavieae, and Tricyrteae // Botanical Journal of the Linnean Society. 1978. No. 77. Pp. 95–106.

Tamura M. N. Liliaceae // Flowering Plants·Monocotyledons. Berlin etc.: Springer, 1998. Pp. 343–353.

Utech F. H. Floral vascular anatomy of *Medeola virginiana* L.(Liliaceae-Parideae= Trilliaceae) and tribal note // Ann. Carnegie Mus. 1978. No. 47. Pp. 13–28.

СТРОЕНИЕ ПЛОДОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ANA-GRADE И НАПРАВЛЕНИЯ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

*М. С. Романов¹, А. В. Бобров², П. С. Иовлев¹, М. С. Рослов²,
Н. С. Здравчев¹, А. Н. Сорокин¹, А. А. Михайлова¹*

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
*romanovmikhail@hotmail.com, iovlev.petr@gmail.com,
zdravchevnikita@yandex.ru, a_n_sorokin@mail.ru, ana.mikhaylova@list.ru*

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
avfch_bobrov@mail.ru, maxim_roslov@mail.ru

Полученные сценарии эволюции плодов представителей ANA-grade свидетельствуют, что апокарпная ягода – наиболее вероятная синапоморфия или симплезиоморфия данной группы. Анализ морфогенеза плодов позволяет рассматривать ягоду как исходный тип плода цветковых растений или как один из типов плода, характерный для ANA-grade с ранних стадий эволюции.

Ключевые слова: Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyaales, базальные покрытосеменные, ягода, листовка, анатомия перикарпия.

FRUIT STRUCTURE OF REPRESENTATIVES OF ANA-GRADE AND THEIR MORPHOGENESIS

*M. S. Romanov¹, A. V. Bobrov², P. S. Iovlev¹, M. S. Roslov²,
N. S. Zdravchev¹, A. N. Sorokin¹, A. A. Mikhaylova¹*

¹Main Botanical Garden nm. N. V. Tsitsin of Russian Academy of Science,

²Moscow State University nm. M. V. Lomonosov

Most of the received scenarios of fruit evolution indicate the apocarpous berry as the most probable synapomorphy or symplesiomorphy of ANA grade taxa and this gives evidence for the recognition of a berry as either an original fruit type of flowering plants or one of the fruit types specific for ANA-grade taxa since early stages of evolution, and thus confirm the early origin of a berry in fruit morphogenesis.

Keywords: Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales, basal angiosperms, berry, follicle, pericarp anatomy.

ANA-grade объединяет три базальные клады покрытосеменных – Amborellales, Nymphaeales и Austrobaileyales (APG IV, 2016), которые включают в себя семейства, считавшиеся архаичными в домолекулярную эпоху, но не признаваемыми близкородственными (Hutchinson, 1973; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997).

Представители ANA-grade очень разнообразны по строению вегетативных и репродуктивных органов, что затрудняет поиск симплезиоморфий (Takhtajan, 1997; Bobrov et al., 2005; Яценко и др., 2012; Sokoloff et al., 2013). Однако, эмбриологические исследования показали, что у представителей ANA-grade преобладают четырехядерный и четырехклеточный женский гаметофит и диплоидный эндосперм, которые рассматриваются как плезиоморфные признаки для этой группы (кроме *Amborella*) и для покрытосеменных в целом (Friedman, Williams, 2004; Losada et al., 2017). Апокарпный гинецей, состоящий из одной или многих асцидиатных или пликатных карпелл, характерен для большинства ANA-grade, за исключением Nymphaeaceae, имеющих ценокарпный гинецей, образованный конгинетально сросшимися асцидиатными карпеллами (Endress, Igersheim, 2000; Schneider et al., 2003; Endress, Doyle 2015; гинецей представителей Hydatellaceae считается апокарпным согласно Sokoloff et al., 2013) – еще один плезиоморфный признак ANA-grade.

Для представителей Amborellales и Nymphaeales описано значительное разнообразие строения плодов: плоды *Amborella* – костянки Prunus-типа (Bobrov et al., 2005), тогда как плоды представителей Nymphaeaceae интерпретируются как ценокарпные ягоды – ягоды Nuphar-типа, плоды Cabombaceae относятся к апокарпным ягодам – ягодам Schisandra-типа (Williamson, Schneider, 1993; Яценко и др., 2012), вскрывающиеся апокарпные плоды Hydatellaceae (Sokoloff et al., 2013) являются мономерными листовками Myristica-типа со специфическим типом продольного вскрывания по трем равноудаленными друг от друга сосудистым пучкам (два вентральных и один дорзальный), а нераскрывающиеся – апокарпным ягодам Schisandra-типа. Детальные данные по плодам Austrobaileyales отсутствуют (кроме *Illicium*; Romanov et al., 2013).

В связи с этим целью нашего исследования являлось выявление синапоморфий и симплезиоморфий в строении плодов Austrobaileyales и других

представителей ANA-grade, выделение характерных карпологических признаков для каждой изучаемой группы (аутапоморфий), а также определение анцестрального типа плода покрытосеменных.

Для изучения анатомии перикарпия и спермодермы применялись стандартные анатомические процедуры, широко используемые для изучения анатомического строения репродуктивных структур (Прозина, 1960). Для анализа карпологических признаков был применен метод максимальной экономии (maximum parsimony) с использованием алгоритмов оптимизаций признаков ACSTRAN и DELTRAN в программе WinClada (Nixon, 2002).

Плоды всех изученных таксонов Austrobaileyales – *Austrobaileya*, *Trimenia*, *Kadsura* и *Schisandra* являются апокарпными ягодами, состоящие из одной (*Trimenia*), нескольких (*Austrobaileya*) или многих (*Schisandra* и *Kadsura*) свободных карпелл. Семена прилегают к перикарпию и частично отделены друг от друга внутренними выростами перикарпия (ложными септами) внутри локулы. У *K. coccinea* и *K. scandens* семена располагаются в базальной части гнезда плодика, тогда как дистальная часть гнезда остается стерильной и сжатой. Стерильная дистальная часть локулы, вероятно, может быть интерпретирована как запасное пространство, которое могло быть заполнено более многочисленными семенами у предковых таксонов.

Экзокарпий исследованных плодов Austrobaileyales представлен однослойным эпидермисом, эндокарпий состоит из одного слоя неспециализированных тонкостенных клеток, мезокарпий – многослойный, дифференцирован на периферическую и внутреннюю топографические зоны, различающиеся по строению. У *Austrobaileya* периферическая зона мезокарпия тонкая (состоит из небольшого количества слоев) и состоит из пояса брахисклереид, которые структурно обеспечивают форму сочному зрелому плоду, и эфиромасличных клеток, которые могут обеспечивать тыквенный запах плодов, описанный Endress (1983). В то же время внутренняя паренхимная зона мезокарпия содержит многочисленные крупные скопления эфиромасличных клеток, которые, предположительно, придают плодам специфичный «ужасный» вкус (Endress, 1983). Периферическая зона мезокарпия *Trimenia*, *Kadsura* and *Schisandra* в основном состоит из паренхимных клеток и небольших групп или одиночных рассеянных склереид у некоторых видов *Kadsura* (*K. coccinea* и *K. scandens*). Так же у *K. coccinea* и *K. scandens* в периферической зоне мезокарпия имеются многочисленные крупные продольно вытянутые схизогенные воздушные каналы, которые располагаются параллельно продольными проводящим пучкам плодика. Проводящие пучки и воздушные каналы протягиваются от основания плодика до его дистальной части. Поскольку секреция не была выявлена внутри каналов, поэтому они интерпретируются, как структуры, функционирующие как воздушные каналы в околоплоднике, или обеспечивающие скелетную функцию ягоды, или являются рудиментарными структурами, функция которых не очевидна. Внутренняя зона мезокарпия у *Trimenia*, *Kadsura* и *Schisandra* состоит из преимущественно крупных удлиненных тонкостенных клеток, значительно вытянутых в радиальном направ-

лении, и предположительно может быть интерпретировано как структурная адаптация к зоохории, делающая плод более сочным. Проводящие пучки располагаются во внутренней зоне мезокарпия у *Austrobaileya*, на границе периферической и внутренней зон у *Trimenia* и в периферической зоне мезокарпия у *Kadsura* и *Schisandra*.

Плоды *Illicium* представляют собой баллистохорные листовки Illicium-типа со специфической дифференциацией перикарпия (Romanov et al., 2013). Анатомически они отличаются от плодов других Austrobaileyales строением эндокарпия: один слой палисадных склереид, обеспечивающих вентральное вскрывание плодиков (Romanov et al., 2013).

Проблема анализа признаков плодов у представителей ANA-grade, магнолиид (Magnoliales, Laurales, Canellales и Piperales), Chloranthales и Ceratophyllales и обсуждалась в недавних работах ряда авторов и предлагались различные сценарии эволюции плодов (Endress, Doyle, 2015; Яценко и др., 2012; Sokoloff et al., 2013). На основе наших новых оригинальных данных по Austrobaileyales был проведен кладистический анализ признаков плодов таксонов ANA-grade. Каждый рассматриваемый морфогенетический тип плодов определяется комплексом признаков: тип гинецея, филотаксис плодолистика, вскрывание или невскрывание плода, число семян в плодике, отсутствие или наличие сплошной склеренхиматозной зоны в перикарпии и ее расположение (Bobrov and Romanov, 2019). Таким образом, анализ морфогенетических типов плодов основывается на комплексе признаков, описывающих каждый тип плода.

Кладистический анализ карпологических признаков выявил наиболее вероятные сценарии морфогенеза плодов у представителей ANA-grade. Применение алгоритмов оптимизаций признаков ACSTRAN и DELTRAN показало идентичные результаты: ягода Schisandra-типа (*Austrobaileya*, Trimeniaceae, *Kadsura*, *Schisandra*; *Brasenia*, *Cabomba*; *Trithuria* sect. *Hydatella* и *Altofinia* являются симплезиоморфией для ANA-grade, тогда как все остальные типы плодов – костянка Prunus-типа (*Amborella*), ягода Nuphar-типа (Nymphaeaceae), листовок Myristica-типа (*Trithuria* sect. *Trithuria* и *T.* sect. *Hamannia*) и листовок Illicium-типа (*Illicium*) являются аутапоморфиями.

Добавление к анализу гипотетического предка современных покрытосеменных изменило топологию кладограммы и, поскольку результаты анализа, проведенного по принципу парсимонии, достаточно чувствительны к топологии, наиболее вероятные альтернативные сценарии морфогенеза плодов были проанализированы еще раз. В различных анализах мы присвоили гипотетическому предку (ГП) различные состояния признаков, которые обсуждаются ниже в виде трех гипотез: 1) ГП имел костянки Prunus-типа, 2) ГП характеризовался формированием ягодам Schisandra-типа, и 3) ГП формировал листовки Myristica-типа. Выбор костянки Prunus-типа в качестве предположительного типа плодов гипотетического предка (гипотеза первая) обосновывается наличием этого типа плодов у *Amborella*, самого базально (basalmost) современного представителя покрытосеменных. Ягода Schisandra-типа и лис-

товка Myristica-типа – это два типа плодов, распространенных у таксонов ANA-grade и у других ранних покрытосеменных растений. Кроме того, они широко обсуждались и признавались как наиболее вероятные базальные типы плодов покрытосеменных рядом исследователей (Corner, 1976, Eames, 1961; Takhtajan, 1997; Pijl, 1972; Endress, 1983; Романов, Бобров, 2008; Endress, Doyle, 2015).

Анализ Гипотезы № 1, привел к заключению, что при применении обоих алгоритмов оптимизации признаков, где ягода Schisandra типа – синапоморфия ANA-grade за исключением *Amborella*, а ягоды Nuphar-типа, листовки Illicium-типа и листовки Myristica-типа являются аутапоморфными признаками. Наличие такого типа плода как листовка Myristica-типа в *Trithuria* sect. *Trithuria* и *T. sect. Hamannia* интерпретируется как параллелизм (при использовании алгоритма оптимизации DELTRAN) или реверсия (алгоритм оптимизации ACSTRAN).

Рассмотрение ягоды Schisandra-типа как типа плода, характерного для гипотетического предка современных покрытосеменных растений (Гипотеза № 2) в анализе, проведенного по принципу парсимонии, показывает, что ягода Schisandra-типа представляет собой симплезиоморфию для всех таксонов ANA-grade, тогда как все другие типы плодов являются аутапоморфиями (при использовании ACSTRAN и DELTRAN алгоритмов оптимизации). Наличие листовок Myristica-типа у *Trithuria* sect. *Trithuria* и *T. sect. Hamannia* интерпретируются как параллелизм или реверсия.

Допущение, что апокарпная листовка Myristica-типа была типом плода, характерным для гипотетического предка современных покрытосеменных (Гипотеза № 3) приводит к двум различным сценариям морфогенеза плода. Как ACSTRAN, так и DELTRAN алгоритм оптимизации показывают, что все типы плодов, кроме листовки Myristica-типа, являются аутапоморфиями для ANA-grade, а листовки Myristica-типа возникли в результате реверсий в первом случае и представляют параллельную эволюцию признаков во втором случае.

Большая часть полученных сценариев эволюции плодов определяют апокарпную ягоду как наиболее вероятную синапоморфию или симплезиоморфию таксонов ANA-grade. Это может быть расценено как ещё одно доказательство для определения ягоды как исходного типа плода цветковых растений или одного из типов плодов, специфичного для базальных покрытосеменных с ранних стадий эволюции – «Гипотеза ягоды». Проблема трактования ягоды как одного из исходных типов плодов покрытосеменных многократно обсуждалась на основании анализа репродуктивных структур различных групп покрытосеменных (Gottberger et al., 1980; Endress, 1983, 1996; Романов, Бобров, 2008; Endress, Doyle, 2015). Поскольку плод является результатом развития карпеллы «гипотеза ягоды» частично взаимосвязана с признанием асцидиатных (пельтатных) карпелл как исходных и в дальнейшем развитие невскрывающегося плода из них в связи с отсутствием развитого вентрального шва, в отличие от кондупликатной карпеллы (e.g. Bailey, Swamy,

1951; Leinfelner, 1969). Тем не менее, вскрывание плода в двух секциях *Trithuria*, развивающихся из асцидиатных карпелл (специфичное вскрывание происходит за счет трех растрескиваний вдоль равноудаленных главных проводящих пучков карпеллы плода – двух вентральных и одного дорзального; Sokoloff et al., 2013) позволяет сделать заключение, что апокарпная асцидиатная карпелла не несет прямого запрета на развитие из него вскрывающегося плода (листовки). В отличие от плодов других таксонов ANA-grade у *Illicium* формируются вентрально вскрывающиеся апокарпные многолисточки с развитым склеренхимным эндокарпием и относящиеся к листовкам *Illicium* типа.

Наши исследования показывают, что «Гипотеза ягоды» становится более вероятной в сравнении с альтернативной – «Гипотезой листовки» – рассмотрением апокарпных листовок (предположительно содержащих семена с саркотестой или окруженных ариллусом) как исходного типа плода покрытосеменных (Corner, 1976; Pijl, 1972; Eames, 1961; Cronquist, 1981). «Гипотеза листовки» превалировала до недавнего времени в связи со сравнительно широко принятой гипотезой кондупликатным происхождением карпелл и следовательно последующее вентральное вскрывание плодиков (листочков) на зрелой стадии с одной стороны и сходство пликатных карпелл некоторых «примитивных» покрытосеменных с адаксиально сложенным мегаспорофиллом гипотетического предка с другой (Bailey, Swamy, 1951; Eames, 1961; Pijl, 1972; Романов, Бобров, 2008). Находки хорошо сохранившихся ископаемых листовок покрытосеменных мелового периода (e.g. *Archaeanthus* (Dilcher and Crane, 1984) и отсутствие какой-либо информации об ископаемых ягодах (окаменение которых более затруднено в связи с сочной структурой перикарпия и его быстрой степенью разложения) было трактовано как дополнительное подтверждение определения листовки как исходного типа плода покрытосеменных. Тем не менее, листовка не преобладающий тип плода у «ранних покрытосеменных» – в ANA-grade, Magnoliids, Ceratophyllales и Chloranthales листовка развивается у представителей 9 семейств из 27, тогда как ягоды известны у 18 из 27 семейств. Таким образом, результаты проведенного карпологического исследования позволяют признать раннее появление ягод в эволюции (морфогенезе) плодов и предположить, что это был исходный тип плода у покрытосеменных.

*Авторы благодарны проф. П. К. Эндрессу за предоставление для исследований фиксированных плодов *A. scandens* и *T. rariapa*. Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 122042700002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ №121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».*

Библиографический список

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.

Романов М. С., Бобров А. В. Структурная эволюция плодов базальных групп Magnoliophyta // Бюллетень Главного ботанического сада. 2008. Т. 194. С. 150–169.

Яценко И. О., Меликян А. П., Бобров А. В., Романов М. С. Структура плодов нимфейных: карпологическая точка зрения на сестринское положение Nymphaeaceae s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая *Amborella*) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2012. Т. 117. С. 33–43.

Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181. Pp. 1–20.

Bailey I. W., Swamy B. G. L. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization // American Journal of Botany. 1951. Vol. 38. Pp. 373–379.

Bobrov A. V. F. Ch., Endress P. K., Melikian A. P., Romanov M. S., Sorokin A. N., Palmarola Bejerano A. Fruit structure of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 148. Pp. 265–274.

Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166. Pp. 366–399.

Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons. Cambridge University Press, New York, New York, USA. 1976.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, USA. 1981.

Dilcher D. L., Crane P. R. Archaeanthus: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America // Annals of the Missouri Botanical. 1984. Vol. 71. Pp. 351–384.

Eames A. J. Morphology of the angiosperms. McGraw-Hill, New York, USA. 1961.

Endress P. K. Dispersal and distribution in some small archaic angiosperm families (Austrobaileyaceae, Eupomatiaceae, Himantandraceae, Idiospermoideae–Calycanthaceae // Sonderband des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg. 1983. Vol. 7. Pp. 201–217.

Endress P. K., Doyle J. A. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms // Taxon. 2015. Vol. 64. Pp. 1093–1116.

Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms // International Journal of Plant Sciences. 2000. Vol. 161 (Supplement). Pp. 211–223.

Friedman W. E., Williams J. H. Developmental evolution of the sexual process in ancient flowering plant lineages // Plant Cell. 2004. Vol. 16 (Supplement). Pp. 119–132.

Gottsberger G., Silberbauer-Gottsberger I., Ehrendorfer F. Reproductive biology in the primitive relic Angiosperm *Drimys brasiliensis* (Winteraceae) // Plant Systematic and Evolution. 1980. Vol. 135. Pp. 11–39.

Hutchinson J. The Families of Flowering Plants, Arranged According to a New System Based on their Probable Phylogeny. 3rd Ed. Clarendon Press, Oxford, UK. 1973.

Leinfellner W. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales. VIII. Überblick über alle Familien der Ordnung // Österreichische Botanische Zeitschrift. 1969. Bd. 117. Pp. 107–127.

Losada J. M., Bachelier J. B., Friedman W. E. Prolonged embryogenesis in *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae): its ecological and evolutionary significance // New Phytologist. 2017. Vol. 215. Pp. 851–864.

Pijl L. van der. Principles of dispersal of higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany. 1972.

Romanov M. S., Bobrov A. V. F. Ch., Endress P. K. Structure of the unusual explosive fruits of the early diverging angiosperm *Illicium* (Schisandraceae s.l., Austrobaileyales) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2013. Vol. 171. Pp. 640–654.

Schneider E. L., Tucker S. C., Williamson P. S. Floral development in the Nymphaeales // International Journal of Plant Sciences. 2003. Vol. 164 (Supplement). Pp. 279–292.

Sokoloff D. D., Remizowa M. V., Macfarlane T. D., Conran J. G., Yadav S. R., Rudall P. J. Comparative fruit structure in Hydatellaceae (Nymphaeales) reveals specialized pericarp dehiscence in some early-divergent angiosperms with ascidiate carpels // *Taxon*. 2013. Vol. 62. Pp. 40–61.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, New York, USA. 1997.

МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДА *ARBUTUS UNEDO* L. (ERICACEAE)

А. Н. Сорокин^{1,3}, *О. В. Яценко*¹, *А. В. Бобров*², *М. С. Романов*¹,
*Н. С. Здравчев*¹, *П. С. Иовлев*¹, *А. С. Тимченко*¹

¹Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН,

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,

³*a_n_sorokin@mail.ru*

Исследована морфологическая и анатомическая структура плодов земляничного дерева *Arbutus unedo* L. на разных стадиях развития: от завязи до зрелого плода. Прослежен генезис различных гистологических зон перикарпия. Установлено, что для *A. unedo* характерна верхняя ягода Nuphar-типа.

Ключевые слова: плод, карпология, вересковые, стенка плода, экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий, морфогенез.

ARBUTUS UNEDO L. (ERICACEAE) FRUIT MORPHOGENESIS

*A. N. Sorokin*¹, *O. V. Yatsenko*¹, *A. V. F. Ch. Bobrov*², *M. S. Romanov*¹,
*N. S. Zdravchev*¹, *P. S. Iovlev*¹, *A. S. Timchenko*¹

¹Main Botanical Garden nm. Tsitsin N. V. of Russian Academy of Sciences

²M. V. Lomonosov Moscow State University

Fruit morphology and anatomy of *Arbutus unedo* L. were investigated at different developmental stages and histogenesis of different zones of the pericarp was studied. The spines on the fruit surface are shown to develop from peripheral zones of the pericarp and they are covered with exocarp. It has been revealed, that the fruit of *A. unedo* is a superior berry of Nuphar type.

Keywords: fruit, carpology, Ericaceae, fruit wall, exocarp, mesocarp, endocarp, morphogenesis.

Семейство Вересковые в современном его объеме (Ericaceae s.l.) принято подразделять на девять подсемейств: Enkianthoideae, Arbutoideae, Pyroloideae, Monotropoideae, Ericoideae, Cassiopoideae, Harrimanellioideae, Styphelloideae, Vaccinioideae (Kron et al., 2002; Liu et al., 2014; Schwery et al., 2014; Freudenstein et al., 2016). Подсемейство Arbutoideae включает 4–6 родов и около

90 видов. Согласно современным филогенетическим построениям, *Arbutoidae* являются сестринской кладой *Monotropeae* и вместе они – сестринские по отношению к *Rubroideae*. Клада из этих трех подсемейств отделяется от общего ствола Вересковых следующей после монотипного подсемейства *Enkianthoideae* и вместе с ним образует группу так называемых базальных Вересковых, тогда как все остальные подсемейства в современной литературе принято называть истинными Вересковыми (*core Ericaceae*).

Род *Arbutus* представлен 12 видами крупных вечнозеленых кустарников или небольших деревьев, распространенных преимущественно в засушливых регионах Средиземноморья, Западной Европы и на западе Северной Америки. Молекулярно-филогенетические исследования рода *Arbutus* свидетельствуют в пользу его парафилетичности, так как средиземноморские представители рода оказались филогенетически ближе к остальным родам *Arbutoidae* (*Arctostaphylos* s.l., *Comarostaphylos*, *Ornithostaphylos*), чем к американским представителям *Arbutus* (Hileman et al., 2001).

Карпология семейства *Ericaceae* изучена весьма фрагментарно, а анатомическая структура плодов описана лишь для единичных видов. Помимо сухих вскрывающихся плодов-коробочек, характерных для большинства *Ericaceae*, среди вересковых встречаются сочные невскрывающиеся ягодообразные плоды, развивающиеся из нижней завязи, как у представителей *Vaccinieae*, или реже из верхней завязи, как у некоторых *Gaultherieae* и *Arbutus* (Stevens et al., 2004). Плоды представителей рода *Arbutus* в научной литературе обычно описываются как верхние, ценокарпные, ягодообразные (*baccate* – Stevens, 2004) или костянковидные ягоды (*drupe-like berry* – Kron et al., 2002). Для остальных родов *Arbutoidae* обычно указываются костянковидные плоды или пиренарии с сухим или мучнистым «мезокарпием» и каменистым «эндокарпием» (Parker, Stickrod, 2021; Szkudlarz, 1999a, b). Для представителей *Ericaceae* с сочными ягодообразными и костянкообразными плодами характерна эндозоохория. Для костянковидных плодов некоторых *Arbutoidae* описана также синзоохория (Parker, Stickrod, 2021). Заметим, что при описании структуры плодов *Arbutoidae* термины «мезокарпий» и «эндокарпий» используются в топографическом (средняя и внутренняя зона перикарпия), а не гистогенетическом значении (производное мезофилла и внутренней эпидермы карпеллы – соответственно).

Так как сведения по анатомической структуре и морфогенезу плодов у представителей рода *Arbutus* в научной литературе отсутствуют, мы исследовали анатомическое строение зрелого плода, а также структуру перикарпия на разных стадиях развития у *Arbutus unedo* L. с целью выявления основных структурных особенностей строения перикарпия и определения морфогенетического типа плода.

Материалы и методы. Плоды для анатомических исследований собирались на четырех разных стадиях развития: после опыления (декабрь 2020 г.), незрелые плоды (март и июнь 2021 г.) и зрелые плоды (декабрь 2021 г.). После этого они помещались в 70 % этаноловый спирт. Плоды были

собраны в Субтропическом ботаническом саду Кубани и Дендрарии ФГБУ «Сочинский национальный парк» (Сочи, Россия). Поперечные срезы плодов толщиной 20–40 микрон были сделаны на микротоме салазочного типа, МС-2 (Точмедприбор, Харьков, Украина) с замораживающей стадией ОМТ-2802Е (ООО «КБ ТЕХОМ», Екатеринбург, Россия). Для того, чтобы выявить зоны одревеснения в перикарпии, срезы обрабатывались флороглюцином и затем соляной кислотой (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981). Затем поперечные срезы монтировались во временные или постоянные препараты и были исследованы в лаборатории Тропических растений ГБС РАН (Москва, Россия) с помощью светового микроскопа Olympus CX41 (Olympus Corporation, Tokyo, Japan). Серии фотоснимков поперечных срезов стенок плодов были получены с помощью фотоаппарата Canon 7D Mark II (Canon Incorporated, Tokyo, Japan) с использованием адаптера для светового микроскопа. Для получения окончательного изображения была использована команда «сшить фотографии» в программе Adobe Photoshop CC software (Adobe Incorporated, San Jose, California, USA; Faulkner & Chavez, 2017), в которой также проводилась коррекция параметров яркости и контрастности фотоснимков.

Зрелый плод (сбор декабрь 2021 г.). Морфология. Плод шарообразный до 2,5 см в диаметре, покрытый по всей поверхности многочисленными, плотно расположенными выростами (шипами) 1–2 мм длиной ярко-красного цвета. Плодоножка 0,5–0,8 см длиной.

Анатомия перикарпия. Поперечный срез в центральной части плода имеет округлую форму, вся поверхность плода покрыта многочисленными выростами (шипами). Плод 5-гнездный. Гнезда на значительную часть своего объема заполнены плацентами. Имеются дериваты проводящей системы: 5 дорзальных пучков, 5 пучков в основании септ, 5 пар пучков в «центральной колонке». От дорзальных пучков наблюдаются ответвления на периферию перикарпия по направлению к шипам. От пучков «центральной колонки» отходят пучки к плацентам. Общее число клеточных слоев перикарпия – более 60 без учета выростов, покрывающих плод. Выросты в длину образованы до 20–25 слоями клеток.

Перикарпий дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндокарпий. Экзокарпий составлен одним слоем мелких бесцветных эпидермальных клеток, с заметно утолщенными наружными стенками, покрытыми слоем кутикулы. Выросты на поверхности плода образованы паренхимными клетками мезокарпия, содержащими флобафены, (до 25 слоев клеток – длина и 15–20 слоев клеток – ширина) и по всей поверхности покрыты экзокарпием. Основная зона мезокарпия представляет собой бесцветную паренхиму (до 60 слоев клеток), содержащую многочисленные одиночные (или группами по 2–5) склереиды округло-овальных форм с сильно утолщенными клеточными стенками. Эти склереиды рассеяны равномерно по всему мезокарпию. Помимо них, ближе к центру плода имеются отдельные округлые в очертаниях массивы склереид (до 100–150 клеток), напоминающие друзы кристаллов. Эндокарпий представляет собой один слой мелких тонкостенных

бесцветных клеток, слегка вытянутых тангентально (в области септ они вытянуты значительно). Септы массивные, их толщина – 25–35 клеточных паренхимных слоев, среди которых есть как отдельные склереиды, так и массивы склеренхимы по 10–20 клеток. Центральная часть плода (область срастания септ) по диаметру содержит более 100 клеточных слоев мелких паренхимных клеток с редкими одиночными склереидами.

Развитие перикарпия. *На стадии 1 (завязь цветка – сбор декабрь 2020 г.)* завязь в поперечном сечении имеет округлую форму, покрыта многочисленными, плотно прилегающими друг к другу бугорками. Вся поверхность завязи покрыта однослойной эпидермой с шершавой кутикулой. Наружные стенки эпидермальных клеток незначительно утолщены. Бугорки на поверхности завязи сформированы паренхимными клетками мезофилла карпелл (5–10 клеток – длина бугорка и 5–10 клеток – ширина). Основная зона будущего мезокарпия представляет собой 15–20 слоев паренхимных клеток. Внутренняя эпидерма однослойная. Толщина каждой септы – до 10 клеточных слоев. Проводящая система представлена пятью дорзальными пучками, пятью пучками в области центральной колонки и пятью пучками вблизи основания септ.

Стадия 2 (незрелый плод – сбор март 2021 г.). На стадии 2 происходит значительное увеличение размеров завязи/незрелого плода за счет увеличения числа клеточных слоев мезофилла. Клетки наружной эпидермы специализируются, их наружные стенки утолщаются. Бугорки, покрывающие поверхность завязи, увеличиваются преимущественно в длину, принимая форму округлых на концах шипов. Рост бугорков обусловлен разрастанием паренхимы мезокарпия: на стадии 2 до 25 клеток длина бугорка и до 10–12 клеток – ширина. Клетки, образующие бугорки, начинают накапливать флобафены. Основная зона будущего мезокарпия становится более массивной – до 40 клеточных слоев. Среди паренхимных клеток начинают дифференцироваться одиночные удлиненные клетки, будущие склереиды, ориентированные преимущественно радиально. Толщина септ – до 15 клеточных слоев. Внутренняя эпидерма карпелл не претерпевает существенных изменений.

Стадия 3 (почти зрелый плод – сбор июнь 2021 г.). На стадии 3 продолжается значительное увеличение размеров плода за счет увеличения числа клеточных слоев мезокарпия. Клетки наружной эпидермы остаются прежними. Паренхима, образующая шипы, разрастается незначительно, достигая уровня зрелого плода. Основная зона будущего мезокарпия становится более массивной, достигая числа клеточных слоев зрелого плода – до 60. Многие клетки мезокарпия содержат флобафены. На данной стадии среди паренхимных клеток формируются многочисленные одиночные и собранные в группы по 2–5 округлые склереиды, равномерно распределенные по всему мезокарпию. Кроме идиобластов во внутренней зоне мезокарпия формируются крупные округлые в очертаниях массивы склеренхимы – концентрические группы склереид (до 25–30 клеток в длину и ширину). Склереиды разнообразных форм, нередко вытянутые и переплетенные. Эти скопления склеренхимы, хо-

тя и занимают существенный объем мезокарпия, но при этом не образуют сплошной зоны. Также отдельные небольшие группы по 5–10 тонких, вытянутых радиально склереид (механические тяжи) располагаются в основании шипов. Толщина септ увеличивается – до 25 клеточных слоев. Внутренняя эпидерма карпелл не претерпевает существенных изменений.

Проведенные исследования позволили выявить основные этапы гистогенеза перикарпия *Arbutus unedo*. Плод развивается в течении более чем 12 месяцев. Уже на стадии завязи формируются, покрывающие всю поверхность плода бугорки мезокарпальной природы. В последующие зимние месяцы (первый триместр развития) происходит разрастание завязи за счет деления клеток основной ткани карпелл. Затем весной (второй триместр) продолжается увеличение клеточных слоев и рост молодого плода, при этом своих окончательных размеров достигают мезокарпальные бугорки/шипы. Паренхимные клетки мезокарпия, особенно в шипах, заполняются флобафенами. В это же время происходит склерефикация отдельных клеток мезокарпия и формирование мощных скоплений склереид. К началу летнего периода гистологическая структура плода сформирована практически полностью. В засушливый летний период (третий триместр) не происходит существенных изменений в структуре перикарпия, и лишь с наступлением периода осенних дождей плод (четвертый триместр) разрастается за счет увеличения размера паренхимных клеток мезокарпия. Можно предположить, что в процессе гидратации тканей мезокарпия ключевую роль играют флобафены, содержащиеся в клетках мезокарпия. Как указывают Parker, Stickrod, 2021, период осенних дождей в засушливом средиземноморском климате является необходимым условием для созревания плодов *Arbutus unedo*, привлекающих своей сладкой сочной мякотью распространителей.

Проведенные исследования гистогенеза различных зон перикарпия позволяют определить морфогенетический тип плода *Arbutus unedo*, согласно классификации плодов, предложенной Bobrov, Romanov (2019). Плод верхний, ценокарпный, не вскрывающийся, плодолистики расположены по кругу, отсутствует механизм вскрывания. Скопления склереид в мезокарпии не образуют непрерывную механическую зону. Экзо- и эндокарпий не одревесневают. Эти признаки позволяют определить плод *Arbutus unedo* как верхнюю ягоду *Nuphar*-типа.

Кроме *Arbutus*, в семействе Ericaceae ягоды характерны также для отдельных представителей триб Vaccinieae и Gaultherieae подсемейства Vaccinioideae. Учитывая тот факт, что Vaccinioideae принадлежат к другой кладе Вересковых (core Ericaceae), следует предположить независимое возникновение ягод в разных группах Ericaceae s. l. При этом исходным типом плода для ягод Ericaceae может служить коробочка *Hamamelis*-типа, которая характерна для базального рода вересковых *Enkianthus*. В рамках этой гипотезы промежуточной стадией перехода от коробочки к ягоде могут служить пиренарии, которые указываются в литературе для некоторых представителей Arbutoidae и Vaccinioideae (Parker, Stickrod, 2021; Szkudlarz, 1999a, b). Заметим, что

направление преобразований плодов от коробочек к ягодам наблюдается в целом ряде других семейств цветковых растений, например Amaryllidaceae, Bromeliaceae и др. (Bobrov, Romanov, 2019)

Дальнейшие сравнительно-карпологические исследования подсемейства Arbutioideae позволят проверить высказанные выше гипотезы о преобразовании плодов Вересковых, а также проследить основные направления эволюционных преобразований плодов семейства Ericaceae в целом.

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 12204270002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.

Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166. No. 3. Pp. 366–399.

Freudenstein J. V., Broe M. B., Feldenkris E. R. “Phylogenetic relationships at the base of Ericaceae: implications for vegetative and mycorrhizal evolution” // Taxon. 2016. Vol. 65. No. 4. Pp. 794–804.

Hileman L. C., Vasey M. C., Parker V. T. Phylogeny and biogeography of the Arbutioideae (Ericaceae): implications for the Madrean-Tethyan hypothesis // Systematic Botany. 2001. Vol. 26. No. 1. Pp. 131–143.

Kron K. A., Judd W. S., Stevens P. F., Crayn D. M., Anderberg A. A., Gadek P. A., Quinn C. J., Luteyn J. L. Phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence // The Botanical Review. 2002. Vol. 68. No. 3. Pp. 335–423.

Liu Z. W., Jolles D. D., Zhou J., Peng H., Milne R. I. Multiple origins of circumboreal taxa in *Pyrola* (Ericaceae), a group with a Tertiary relict distribution // Annals of Botany. 2014. Vol. 114. No. 8. Pp. 1701–1709.

O’Brien T. P., McCully M. E. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termarcarphi. 1981.

Parker V. T., Stickrod M. A. Reproductive phenological shifts and other phylogenetic trait changes in the Arbutioideae (Ericaceae) in the context of drought, seed predation, and fire // Botany. 2022. Vol. 100. No. 4. Pp. 387–399.

Schwery O., Onstein R. E., Bouchenak-Khelladi Y., Xing Y., Carter R.J., Linder H. P. As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae // New Phytologist. 2015. Vol. 207. No. 2. Pp. 355–367.

Stevens P. F., Luteyn J., Oliver E. G. H., Bell T. L., Brown E. A., Crowden R. K., George A. S., Jordan G. J., Ladd P., Lemson K., McLean C. B. Ericaceae. In Flowering Plants Dicotyledons. Berlin: Springer, Heidelberg. 2004.

Szkudlarz P. Morphological and anatomical structure of dry fruits in family Ericaceae // Biol. Lett. 1999a. Vol. 36. No. 1. Pp. 27–43.

Szkudlarz P. Morphological and anatomical structure of fleshy fruits in family Ericaceae // Biol. Lett. 1999b. Vol. 36. No. 1. Pp. 43–56.

КАРПОЛОГИЯ ИЗБРАННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ENKIANTHUS* LOUR. (ERICACEAE)

О. В. Яценко^{1,3}, *А. Н. Сорокин*¹, *А. В. Бобров*², *М. С. Романов*¹,
*Н. С. Здравчев*¹, *П. С. Иовлев*¹, *А. С. Тимченко*¹

¹Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН,

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,

³*olga.yatsenko.msu@gmail.com*

Изучена морфологическая и анатомическая структура зрелых плодов четырёх представителей рода *Enkianthus*: *E. campanulatus*, *E. chinensis* и *E. deflexus*, *E. quinqueflorus*, а также морфогенез плодов у двух видов. Установлено, что для представителей *Enkianthus* характерна верхняя локулицидная коробочка Hamamelis-типа (лигнифицируются клетки внутренней зоны мезокарпия и эндокарпий).

Ключевые слова: плод, карпология, вересковые, стенка плода, экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий, морфогенез плодов.

CARPOLOGY OF SOME SPECIES OF *ENKIANTHUS* LOUR. (ERICACEAE)

*O. V. Yatsenko*¹, *A. N. Sorokin*¹, *A. V. F. Ch. Bobrov*², *M. S. Romanov*¹,
*N. S. Zdravchev*¹, *P. S. Iovlev*¹, *A. S. Timchenko*¹

¹Main Botanical Garden nm. Tsitsin N. V. of Russian Academy of Sciences

²M. V. Lomonosov Moscow State University

Anatomy and morphology of mature fruits of four *Enkianthus* species were studied, including *E. campanulatus*, *E. chinensis* и *E. deflexus*, *E. quinqueflorus*. The fruits of *E. campanulatus* and *E. chinensis* were studied during development. It has been shown that the fruits of *Enkianthus* are superior loculicidal capsula of Hamamelis type (inner layers of mesocarp and endocarp are lignified).

Keywords: fruit, carpology, Ericaceae, fruit wall, exocarp, mesocarp, endocarp, morphogenesis of fruits.

Семейство Ericaceae (порядок Ericales) насчитывает около 4426 видов, относящихся к 129 родам (Schwery et al., 2014). Это преимущественно вечнозелёные или листопадные кустарники и кустарнички, произрастающие практически космополитно от бореальной зоны до прохладных умеренных широт Земного шара.

Масштабная кладистическая обработка семейства на основе морфологических и молекулярных данных, проведенная Крон с соавторами (Kron et al., 2002), позволила авторам выделить в Ericaceae s. l. девять подсемейств:

Enkianthoideae, Arbutoideae, Ericoideae, Cassiopoideae, Harrimanellioideae, Styphelloideae, Vaccinioideae, Pyroloideae и 20 триб

Карпология обширного семейства Ericaceae изучена весьма фрагментарно, а анатомическая структура плодов описана лишь для единичных видов. Плоды, описываемые как коробочки, чаще всего вскрываются локулицидно или септицидно, реже коробочки септифрагные. Среди вересковых также встречаются плоды, описываемые в литературе как ягодообразные или ягоды, развивающиеся из нижней завязи, как у представителей Vaccinieae, или реже из нижней завязи, как у некоторых *Diplycosia* и *Gaultheria*, у которых чашечка обычно сочная и прирастает к перикарпию (Stevens et al., 2004).

Немногочисленные сведения по анатомии сухих и сочных плодов представителей семейства вересковых представлены в двух статьях Szkudlarz (1999a, b), который изучил некоторых представителей следующих родов: *Rhododendron*, *Calluna*, *Erica*, *Chamaedaphne*, *Andromeda*, *Vaccinium* and *Arctostaphylos*. Для всех исследованных Szkudlarz (1999a, b) коробочек вересковых характерен единый план строения: наружная зона перикарпия паренхимная (в однослойном экзокарпии часто встречаются разные типы трихом и устьиц), а внутренняя зона перикарпия, которая чаще всего описывается как «эндокарпий» – склеренхимная. Заметим, что автор использует термин «эндокарпий» в топографическом (внутренняя зона перикарпия), а не гистогенетическом значении (производное внутренней эпидермы карпеллы).

Так как имеющиеся данные по анатомической структуре и развитию плодов у представителей Ericaceae крайне недостаточны, мы предприняли попытку изучения анатомического строения и развития структуры плодов у четырех видов рода *Enkianthus* Lour.: *E. campanulatus* (Miq.) G. Nicholson (sect. *Meisteria*), *E. chinensis* Franch. и *E. deflexus* (Griff.) C.K.Schneid. (sect. *Enkiantella*), *E. quinqueflorus* Lour. (sect. *Enkianthus*).

Представители рода *Enkianthus* отличаются друг от друга плотностью листьев, строением соцветий, формой чашечки и морфологией семян (Anderberg, 1994; Kron et al., 2002). Детали таксономии внутри рода *Enkianthus* были изучены Anderberg (1994), который на основании кладистического анализа морфологических признаков предложили выделить четыре секции: *Enkianthus*, *Andromedina*, *Meisteria* и *Enkiantella*. Более поздние молекулярно-филогенетические исследования рода *Enkianthus* в целом подтвердили правомерность ранее выделенных секций, а базальной кладой в роде оказалась секция *Enkianthus* (Tsutsumi, Hirayama, 2012).

Изученные нами виды относятся к трем разным секциям (*E. campanulatus* – sect. *Meisteria*, *E. chinensis* и *E. deflexus* – sect. *Enkiantella*, *E. quinqueflorus* – sect. *Enkianthus*), две из которых (по морфологическим или по молекулярным данным) оказывались базальными в роде. Предпринятое нами исследование позволит определить морфогенетический тип плода в роде *Enkianthus*, а учитывая базальное положение *Enkianthus* в семействе Ericaceae s. l., результаты настоящего исследования послужат основой для дальнейших кар-

пологических исследований вересковых, а также позволят определить вероятные анцестральные признаки плодов в семействе.

Материалы и методы. Плоды для анатомических исследований собирались на разных стадиях развития: после опыления, незрелые (молодые) плоды и зрелые плоды. После этого они помещались в 70 % этаноловый спирт. Плоды на разных стадиях зрелости у *E. quinqueflorus* собраны в Geopark mount, Shenzhen Base of South China Sea Fisheries Research Institute CAFS (China), *E. campanulatus* – в Старой и Новой Фондовых оранжереях ГБС РАН (Москва, Россия), а также в СБСК (Сочи, Россия), *E. chinensis* и *E. deflexus* – в Royal Botanic Garden Edinburgh (UK). Поперечные срезы плодов толщиной 20–40 микрон сделаны на микротоме салазочного типа, МС-2 (Точмедприбор, Харьков, Украина) с замораживающей стадией ОМТ-2802Е (ООО «КБ ТЕХОМ», Екатеринбург, Россия). Для того, чтобы выявить зоны одревеснения в перикарпии, срезы обрабатывались флороглюцином и затем соляной кислотой (Прозина, 1960; O'Brien & McCully, 1981). Затем поперечные срезы монтировались во временные или постоянные препараты и были исследованы в лаборатории Тропических растений ГБС РАН (Москва, Россия) с помощью светового микроскопа Olympus CX41 (Olympus Corporation, Tokyo, Japan). Серии фотоснимков поперечных срезов стенок плодов были получены с помощью фотоаппарата Canon 7D Mark II (Canon Incorporated, Tokyo, Japan) с использованием адаптера для светового микроскопа. Для получения окончательного изображения была использована команда «наложить слои» в программе Adobe Photoshop CC software (Adobe Incorporated, San Jose, California, USA; Faulkner & Chavez, 2017), в которой также проводилась коррекция параметров яркости и контрастности фотоснимков.

Результаты. Морфология

***Enkianthus campanulatus* (Miq.) G. Nicholson** (sect. *Meisteria*). Плод – локулицидная коробочка. Плодоножка длинная (до 2 см), тонкая, покрытая волосками, изогнутая в области основания плода так, что зрелый плод ориентирован под острым углом к плодоножке. Зрелый плод овальной формы, округлый в поперечном сечении, до 8–10 мм в длину и до 4 мм в диаметре. При зрелом плоде сохраняется чашечка и до момента вскрывания сохраняется столбик. При созревании вскрывается пятью створками по дорзальным швам карпелл, при этом в центре плода сохраняется центральная колонка.

Морфология плодов трех других изученных видов отличается следующими признаками.

***Enkianthus chinensis* Franch.** (sect. *Enkiantella*). Морфологически плод отличается более длинной плодоножкой, чем у *E. campanulatus*, а зрелый плод – меньшими размерами (до 6–7 мм в длину).

***Enkianthus deflexus* (Griff.) C. K. Schneid.** (sect. *Enkiantella*). Плодоножка более длинная, чем у *E. campanulatus* (до 2,5 см), тонкая, расширяющаяся по направлению к плоду, зрелый плод до 6–8 мм в длину.

***Enkianthus quinqueflorus* Lour.** (sect. *Enkianthus*). Плодоножка длинная (до 3,5 см), прямая, без волосков. Зрелый плод овальной формы, в попереч-

ном сечении округлый с пятью сильно выраженными гранями в области дорзальных пучков, размеры: длина до 13 мм, диаметр – до 8 мм.

Анатомия

***Enkianthus campanulatus*. Незрелый плод.** Поперечный срез в центральной части плода имеет округлую форму. В норме – 5 гнезд. Стенка перикарпия состоит из 6–8 слоев неодревесневших бесцветных клеток. Экзокарпий однослойный, представлен клетками различных форм близких к квадратной на поперечном срезе, покрыт слоистой, шероховатой кутикулой. Молодой мезокарпий представлен 5–6 более крупными паренхимными клетками округлых или многоугольных форм. Клетки, соседствующие с внутренней эпидермой, отличаются вытянутой в тангентальном направлении формой. Эндокарпий однослойный. Его клетки сильно вытянуты тангентально. Клетки эндокарпия покрыты ровным слоем кутикулы.

Зрелый плод. Поперечный срез зрелого плода в точности повторяет по форме и общему «рисунку» описанный выше срез незрелого плода. В сравнении с ним в зрелом плоде число клеточных слоев в перикарпии остается прежним. Клетки экзокарпия остаются тонкостенными бесцветными, но несколько вытягиваются тангентально. Мезокарпий дифференцирован на две гистологические зоны: наружную паренхимную (3–4 слоя) и внутреннюю склеренхимную (2–3 слоя). Клетки паренхимной зоны тонкостенные, бесцветные, не отличающиеся по форме от таковых в мезокарпии незрелого плода. Отдельные клетки мезокарпия, граничащие с экзокарпием, имеют слегка утолщенные одревесневшие стенки. Эти клетки не образуют единого слоя. Клетки внутренней зоны мезокарпия характеризуются сильно утолщенными одревесневающими стенками. Склерейды на поперечном срезе различных многоугольных форм.

В зоне вскрывания плода и в области септы гистологическая структура перикарпия остается такой же, за исключением меньшего количества слоёв клеток мезокарпия.

Проведенные исследования позволили выявить основные закономерности развития перикарпия *E. campanulatus*. По мере созревания плода в структуре перикарпия сначала происходит утолщение клеточных стенок и их одревеснение у клеток внутренней зоны мезокарпия за исключением клеточного слоя, граничащего с эндокарпием. Одновременно с этим происходит лигнификация небольших массивов некрупных клеток мезокарпия (по 3–6), прилегающих по бокам к дорзальному проводящему пучку. На следующих этапах развития лигнифицируются стенки клеток самого внутреннего слоя мезокарпия, а затем – эндокарпия. Вскрывание плода происходит путем разрыва мягких паренхимных тканей самого пучка, склерейды мезокарпия и эндокарпия расходятся. Экзокарпий разрывается.

***Enkianthus chinensis*.** Строение перикарпия незрелого и зрелого плодов на поперечном срезе повторяет таковое у *E. campanulatus*, за исключением клеток паренхимной зоны в зрелом плоде, тонкие стенки которых сильно сминаются в процессе созревания плода, окрашиваясь в рыже-бурый цвет.

Enkianthus deflexus. Строение перикарпия незрелого плода на поперечном срезе сходно с таковым у *E. campanulatus* за исключением наличия в экзокарпии трихом, а также большего числа клеток в мезокарпии – 5–6 слоёв паренхимных клеток округлой или многоугольной формы.

Enkianthus quinqueflorus. Общий план строения плода на поперечном срезе идентичен по строению плода *E. campanulatus*, за исключением большего общего числа клеточных слоев в перикарпии – 12–22 слоёв клеток – за счёт увеличения числа клеток мезокарпия. Мезокарпий в свою очередь дифференцирован на две гистологические зоны: наружную паренхимную (8–10 слоев) и внутреннюю склеренхимную (8–10 слоев). В области вскрывания в перикарпии *E. quinqueflorus* массив склереид, образующий обкладку дорзального пучка гораздо массивнее (по 10–15 слоев клеток снаружи и вовнутри от пучка), чем таковой у остальных изученных видов (по 3–4 слоя клеток снаружи и вовнутри от пучка).

Проведенные исследования гистогенеза различных зон перикарпия позволяют определить морфогенетический тип плода в роде *Enkianthus*. У представителей этого рода плод ценокарпный, плодолистики расположены по кругу, имеется механизм вскрывания. Наличие непрерывной склеренхимной зоны, образованной внутренними клеточными слоями мезокарпия и эндокарпием позволяет определить плод *Enkianthus* как коробочка Намамелис-типа (Bobrov, Romanov, 2019).

Таким образом, у изученных видов анатомическая структура как всего перикарпия, так и механизма вскрывания, имеет общий план строения. Различия носят не столько качественный, сколько количественный характер. Перикарпий *E. quinqueflorus* в сравнении с другими изученными видами более массивный, склеренхима мезокарпия не столь специализирована, в области вскрывания гораздо больше механических элементов.

Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям рода *Enkianthus* (Tsutsumi, Hirayama, 2012) типовая секция *Enkianthus*, включающая *E. quinqueflorus*, образует базальную кладу в пределах рода, а три других изученных нами вида входят в состав двух сестринских секций (*Meisteria* и *Enkiantella*), которые образуют терминальную кладу. Следовательно, те черты строения перикарпия, которые отличают *E. quinqueflorus* от *E. campanulatus*, *E. chinensis* и *E. deflexus*, могут рассматриваться как анцестральные, исходные, для рода *Enkianthus*. Таким образом, мы считаем, что эволюционные преобразования структуры перикарпия в роде *Enkianthus* шли по пути сокращения числа клеточных слоев перикарпия, специализации клеточных элементов склеренхимной зоны мезокарпия, сокращению массивов одревесневающей паренхимы в области дорзального проводящего пучка.

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 122042700002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и

Библиографический список

- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учеб. пос. М.: Высш. шк., 1960. 207 с.
- Anderberg A. A. Cladistic analysis of *Enkianthus* with notes on the early diversification of the Ericaceae // *Nordic Journal of Botany*. 1994. Vol. 14. No. 4. Pp. 385–401.
- Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // *Botany Letters*. 2019. Vol. 166. No. 3. Pp. 366–399.
- Kron K. A., Judd W. S., Stevens P. F., Crayn D. M., Anderberg A. A., Gadek P. A., Quinn C. J., Luteyn J. L. Phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence // *The Botanical Review*. 2002. Vol. 68. No. 3. Pp. 335–423.
- O'Brien T. P., McCully M. E. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termarcarphi. 1981.
- Schwery O., Onstein R. E., Bouchenak-Khelladi Y., Xing Y., Carter R. J., Linder H. P. As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae // *New Phytologist*. 2015. Vol. 207. No. 2. Pp. 355–367.
- Stevens P. F., Luteyn J., Oliver E. G. H., Bell T. L., Brown E. A., Crowden R. K., George A. S., Jordan G. J., Ladd P., Lemson K., McLean C. B. Ericaceae. In *Flowering Plants Dicotyledons*. Berlin: Springer, Heidelberg. 2004.
- Szkudlarz P. Morphological and anatomical structure of dry fruits in family Ericaceae // *Biol Lett*. 1999a. Vol. 36. No. 1. Pp. 27–43.
- Szkudlarz P. Morphological and anatomical structure of fleshy fruits in family Ericaceae // *Biol Lett*. 1999b. Vol. 36. No. 1. Pp. 43–56.
- Tsutsumi C., Hirayama Y. The phylogeny of Japanese *Enkianthus* species (Ericaceae) // *Bull Natl Mus Nat Sci. Ser B*. 2012. Vol. 38. Pp. 11–17.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ РОДА *FREYSCINETIA* GAUDICH. (PANDANACEAE)

Н. С. Здравчев¹, А. В. Бобров², М. С. Романов¹, П. С. Иовлев¹,
А. С. Тимченко¹, А. А. Михайлова¹, Н. Д. Васеха¹, М. Б. Стеванович²

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
zdravchevnikita@yandex.ru, romanovmikhail@hotmail.com,
iovlev.petr@gmail.com, ant.tim4enko@yandex.ru,
ana.mikhaylova@list.ru, natashavasekha@yandex.ru

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
avfch_bobrov@mail.ru, stevanovich.mila@mail.ru

Нами была изучена анатомия плодов представителей двух видов *Freycinetia* – единственного рода Pandanaceae, для которого характерно отсутствие непрерывной зоны склеренхимы в перикарпии. Было установлено, что плоды изученных видов являются ягодами Nuphar-типа.

Ключевые слова: *Freycinetia banksii*, *Freycinetia palawanensis*, перикарпий, экзокарпий, эндокарпий, ягода Nuphar-типа.

COMPARATIVE CARPOLOGY OF THE GENUS *FREYCINETIA* GAUDICH. (PANDANACEAE)

*N. S. Zdravchev*¹, *A. V. Bobrov*², *M. S. Romanov*¹, *P. S. Iovlev*¹,
*A. S. Timchenko*¹, *A. A. Mikhaylova*¹, *N. D. Vasekha*¹, *M. B. Stevanovich*²

¹Main Botanical Garden nm. N. V. Tsitsin of Russian Academy of Sciences,

²Moscow State University nm. M. V. Lomonosov,

We have studied the fruit anatomy of representatives of two species of *Freycinetia* – the only one genus of Pandanaceae, which is characterized by the absence of a continuous sclerenchymatous zone in the pericarp. It was found that the fruits of the studied species are berries of Nuphar type.

Keywords: *Freycinetia banksii*, *Freycinetia palawanensis*, endocarp, exocarp, pericarp, berry of Nuphar type.

В последней версии системы APG IV семейство Pandanaceae относится к порядку Pandanales (Chase et al., 2016) и включает в себя от 3 (Stone et al., 1998) до 5 (Callmander et al., 2003, 2012) родов: *Benstonea*, *Freycinetia*, *Martellidendron*, *Pandanus* и *Sararanga*. Представители семейства имеют широкое палеотропическое распространение и длительную историю изучения, однако особенности анатомии перикарпия и развитие плодов представителей Pandanaceae изучены недостаточно (Здравчев и др., 2021).

Женские фруктификации *Pandanus* и двух его родов-сегрегатов *Martellidendron* и *Benstonea* представлены сухими (редко сочными) волокнистыми одногнездными или многогнездными диаспорами, которые традиционно описывались как костянки – имеют склеренхимную косточку (Baillon, 1895; Solms-Laubach, 1878, 1889; Stone, 1968; Callmander et al., 2003, 2012). Последние исследования показывают, что современные представители рода *Pandanus* имеют разнообразные типы структурной организации диаспор и строения перикарпия (Здравчев и др., 2021). Для *Sararanga* характерны сочные плоды, в перикарпии которых расположены многочисленные косточки (Warburg, 1900). Плоды *Freycinetia* традиционно считаются ягодами и не имеют в перикарпии «косточки» (Warburg, 1900; Stone et al., 1998), которые наблюдаются у всех других родов семейства Pandanaceae.

С целью определения морфогенетического типа плода и изучения особенностей его развития, были исследованы морфология и анатомическое строение перикарпия двух видов *Freycinetia*. Нами были собраны зрелые плоды *Freycinetia banksii* в окрестностях Окленда (Новая Зеландия) и *Freycinetia palawanensis* в Mount Kinabalu Botanical Garden (Малайзия). Материал был зафиксирован в 70 % растворе этанола. В дальнейшем с помощью стандартных методик (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981) изготовлены временные препараты поперечных срезов, сделанных в средней части плода, и изучены с

помощью светового микроскопа Olympus CX41. Фотографии препаратов выполнены с помощью зеркальной цифровой камеры Canon EOS 7D Mark II.

Freycinetia banksii. Плоды собраны в эллипсоидальные с конической верхушкой соплодия длиной 12–14 см и диаметром 4–4,5 см. Плод длиной 1,6–1,8 см и диаметром 0,6–0,8 см является паракарпной ягодой из 10–20 карпелл.

Перикарпий дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий представлен одним слоем мелких тонкостенных клеток, имеющих слегка округлую в поперечном сечении форму, и покрыт тонким слоем кутикулы. Мезокарпий состоит из 10–12 слоев разноразмерных изодиаметрических тонкостенных клеток. В мезокарпии расположены проводящие пучки карпелл, имеющие слабо склерифицированную механическую обкладку, и изредка встречаются одиночные группы склереид со слабо утолщенными стенками. Эндокарпий представлен одним слоем мелких тонкостенных клеток, имеющих в поперечном сечении прямоугольную форму.

Freycinetia palawanensis. Плоды собраны в эллипсоидальные с конической верхушкой соплодия длиной 5,5–6 см и диаметром 0,8–1,2 см. Плод длиной 0,5–0,6 см и диаметром 0,4–0,5 см является паракарпной ягодой из 4–6 карпелл.

Перикарпий дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий состоит из одного слоя небольших, имеющих округлую в поперечном сечении форму, тонкостенных клеток. Мезокарпий представлен 10–13 слоями преимущественно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток. В этой зоне располагаются небольшие проводящие пучки со слабой механической обкладкой, также встречается довольно большое количество склерифицированных волокон, вытянутых параллельно оси плода, и иногда группы мелких склереид. Эндокарпий образован одним слоем мелких тонкостенных клеток, имеющих прямоугольную форму в поперечном сечении.

Полученные данные позволяют выявить следующие структурные особенности зрелого плода *Freycinetia banksii*. Перикарпий дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. В перикарпии не было выявлено непрерывной склеренхимной зоны. У *Freycinetia palawanensis* также отсутствует непрерывная склеренхимная зона, однако, отмечается наличие продольных склеренхимных волокон, расположенных по всей высоте плода. Продольные волокна схожей структуры также отмечены у *Pandanus* (Здравчев и др., 2021), и подобное сходство структуры мезокарпия рассматривается нами как признак, указывающий на близость этих родов.

Оригинальные данные позволяют определить тип плода *Freycinetia* как паракарпную ягоду Nuphar-типа. Дальнейшие исследования структуры и развития женских репродуктивных структур большего количества видов *Freycinetia*, а также других родов Pandanaceae позволят уточнить разнообразие ти-

пов плодов, характерных для семейства, и реконструировать морфогенез плодов Pandanaceae.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-01001 (<https://rscf.ru/project/22-24-01001>) и в рамках ГЗ ГБС РАН № 122042700002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ №121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

Здравчев Н. С., Романов М. С., Иовлев П. С., Тимченко А. С., Бобров А. В. Структура и гистогенез плодов *Pandanus polycephalus* Lam. (Pandanaceae) в связи с проблемами интерпретации женских репродуктивных органов рода *Pandanus* s. I. // Бюллетень Главного ботанического сада. 2021. № 4. С. 40–50.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.

Baillon H. Histoire des plantes. Paris: Hachette, 1895. Vol. 13. 523 p.

Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166 (3). Pp. 366–399. doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448

Callmander M. W., Chassot P., Küpfer P., Lowry P. P. Recognition of *Martellidendron*, a new genus of Pandanaceae, and its biogeographic implications // Taxon. 2003. Vol. 52. No. 4. Pp. 747–762.

Callmander M. W., Lowry P. P., Forest F., Devey D. S., Beentje H., Buerki S. *Benstonea* Callm. & Buerki (Pandanaceae): characterization, circumscription, and distribution of a new genus of screw-pines, with a synopsis of accepted species // Candollea. 2012. Vol. 67. No. 2. Pp. 323–345.

Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181 (1). Pp. 1–20. doi.org/10.1111/boj.12385

O'Brien T. P., McCully M. E. The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods. Melbourne: Termarcaphi & Pty. Ltd, 1981.

Solms-Laubach H. Pandanaceae // Engler A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. II. Teil. 1. Abt. Leipzig: W. Engelmann, 1889. Pp. 186–191.

Solms-Laubach H. Über den Bau von Blüthe und Frucht in der Familie der Pandanaceae. Botanische Zeitung, 1878. Pp. 321–359.

Stone B. C. Morphological studies in Pandanaceae. I. Staminodia and pistillodia of *Pandanus* and their hypothetical significance // Phytomorphology. 1968. Vol. 18 (4). Pp. 498–509.

Stone B. C., Huynh K.-L., Poppendieck H.-H. Pandanaceae // Flowering Plants. Vol. 3. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae) / Kubitzki K. Berlin, etc. Springer, 1998. Pp. 397–404.

Warburg O. Pandanaceae. Das Pflanzenreich. Ed. Engler A. Leipzig: W. Engelmann, 1900. B. 3: Das Pflanzenreich. S. 99.

ЭНДОЗООХОРИЯ: КАРПОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗЫ (НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ)

*А. А. Михайлова¹, А. В. Бобров², М. С. Романов¹, Н. С. Здравчев¹,
Н. Д. Васеха¹, М. Б. Стеванович², П. С. Иовлев¹, А. С. Тимченко²*

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
*ana.mikhaylova@list.ru, romanovmikhail@hotmail.com,
zdravchevnikita@yandex.ru, natashavasekha@yandex.ru, iovlev.petr@gmail.com*

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
avfch_bobrov@mail.ru, stevanovich.mila@mail.ru, kiril.tim4enko@yandex.ru

Эндозоохория является исключительно важным экологическим процессом, однако, этот феномен остается недостаточно изученным. В результате исследования морфологии и анатомии диаспор модельных таксонов (*Actinidia chinensis* Planch., *Hovenia dulcis* Thunb., *Magnolia grandiflora* L.), было выявлено, что изученные диаспоры имеют различные структурные приспособления и морфолого-анатомические особенности, обеспечивающие эффективную эндозоохорную диссеминацию.

Ключевые слова: эндозоохория, *Actinidia chinensis*, *Hovenia dulcis*, *Magnolia grandiflora*, плод, семя, диаспора.

ENDOZOCHORY: CARPOLOGICAL AND ECOLOGICAL ANALYSES (ON THE EXAMPLE OF MODEL SPECIES)

*A. A. Mikhaylova¹, A. V. Bobrov², M. S. Romanov¹, N. S. Zdravchev¹,
N. D. Vasekha¹, M. B. Stevanovich², P. S. Iovlev¹, A. S. Timchenko²*

¹Main Botanical Garden nm. N. V. Tsitsin of Russian Academy of Science,

²Moscow State University nm. M. V. Lomonosov

Despite the endozoochory is an important ecological process, this phenomenon is insufficiently studied. We studied morphology and anatomy of diaspores of the model species: *Actinidia chinensis* Planch., *Hovenia dulcis* Thunb., *Magnolia grandiflora* L., with the aim to identify morphological and anatomical features of these endozoochorous diaspores and adaptations to this endozoochory. It was revealed that diaspores have various structural adaptations, morphological and anatomical characters which secure different effective seed dispersal by animals.

Keywords: endozoochory, *Actinidia chinensis*, *Hovenia dulcis*, *Magnolia grandiflora*, fruit, seed, diaspore.

Эндозоохория является одной из древнейших, многообразных и устойчивых консортивных связей, сложившихся в биоценозах между диаспорами растений и животными, на что указывает большое морфологическое и таксо-

номическое разнообразие плодов, а также множество потребителей диаспор – от рептилий до приматов (Левина, 1957; Pijl, 1982; Левина, 1987; Ridley, 1930).

Также эндозоохория имеет большое экологическое значение. Подавляющее большинство плодов и семян практически всех видов растений разносятся на небольшие расстояния: до нескольких метров (Cain, 2000) или десятков метров (Schurr et al., 2009), что определяет локальную динамику сообществ растений. Но особенно важна диссеминация на дальние расстояния – более 100 м (Cain, 2000), которая определяет выживание видов в нынешних условиях фрагментации ландшафтов и изменения климата (Vittoz, Engler, 2007). И несмотря на то, что исследования распространения диаспор высших растений являются актуальными, эндозоохория до сих пор остается малоизученной.

Цель нашего исследования – проанализировать признаки эндозоохорных диаспор, имеющих разную морфологическую природу, приспособленных к распространению теми или иными животными-диссеминаторами и продуцируемых растениями из различных регионов мира.

В качестве модельных объектов были выбраны три вида цветковых растений, которые представляют различные клады современной филогенетической системы покрытосеменных (Chase et al., 2016) и имеют различные по морфологическому строению единицы диссеминации: *Actinidia chinensis* Planch. (Actinidaceae, Ericales) – сочный многосемянной плод (Кожевников, 1981; Dressler, Bayer, 2004), *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae, Rosales) – односемянной плод на разросшейся плодоножке (Грубов, 1981; Medan, Schirarend, 2004), *Magnolia grandiflora* L. (Magnoliaceae, Magnolias) – семя с саркотестой (Баранова, 1980; Pnooteboom, 1993). Изучаемые виды происходят из различных географических регионов: *Actinidia chinensis* – Восточная Азия, *Hovenia dulcis* – Юго-Восточная и Восточная Азия, *Magnolia grandiflora* – юго-восток США, но при этом виды произрастают в схожих биомах – в вечнозеленых, листопадных или смешанных гумидных лесах (Meyer, 1997; Li et al., 2007; Xia, Gadek, 2007; Chen, Schirarend, 2007).

Для изучения морфологии и выявления анатомических особенностей перикарпия были собраны диаспоры *Actinidia chinensis* и *Magnolia grandiflora* в Субтропическом ботаническом саду Кубани, *Hovenia dulcis* – в г. Сочи. Материал зафиксирован в 70 % растворе этилового спирта. Были сделаны поперечные срезы в срединной части диаспор, после чего проводилась окраска изготовленных срезов с помощью стандартных методик для выявления склерифицированных элементов (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981) и для определения наличия и локализации основных запасных веществ – углеводов, липидов (Барыкина, 2004). Полученные временные препараты изучены с помощью светового микроскопа Olympus CX41, произведено микрофотографирование препаратов с помощью зеркальной цифровой камеры Canon EOS 7D Mark II, которая была подключена к микроскопу через адаптер.

В описании оригинальных срезов перикарпия использована терминология, предложенная А. V. F. Ch. Bobrov и M. S. Romanov (Bobrov, Romanov, 2019).

Actinidia chinensis. Плод – относительно крупная, достигающая 5–7 см длины, продолговатая округло-эллипсоидальная зеленая ценокарпная ягода, опушенная многочисленными небольшими коричневыми волосками. В локулах плода содержится много мелких темных семян.

Структура перикарпия. Экзокарпий образован 1–2 слоями крупных пигментированных клеток с неравномерно утолщенными стенками. Волоски на поверхности плода состоят из множества удлинённых пигментированных клеток, расположенных в несколько рядов. В плоде содержится большое количество локул, выстланных изнутри 1 слоем уплощенных бесцветных клеток эндокарпия. Локулы разделены узкой зоной внутреннего мезокарпия, представленной 7–10 слоями небольших бесцветных тонкостенных клеток. Внешняя зона мезокарпия образована 5–7 слоями разновеликих разноразмерных тонкостенных клеток, также содержащих бесцветное гранулированное содержимое. В клетках внешней и внутренней зоны мезокарпия было выявлено содержание крахмала в виде гранулированного содержимого, а также довольно большого количества рафид. В центре плода располагается колонка, образованная разросшимися и сросшимися друг с другом плацентами. Она состоит из разновеликих, преимущественно крупных, округлых бесцветных тонкостенных клеток. В периферической зоне колонки содержатся множественные проводящие пучки.

Hovenia dulcis. Плод – небольшого размера, около 0,8 см в диаметре, сферический, зеленого или коричневого цвета (плод темнеет по мере созревания) синкарпный пиренарий, располагающийся на верхушке цилиндрической, очень сочной, мясистой плодоножки.

Структура плодоножки. Эпидерма представлена одним слоем небольших бесцветных тонкостенных клеток. В субэпидермальной зоне располагается колленхима, состоящая из 20 слоев небольших плотно расположенных толстостенных окрашенных клеток. Основная часть (первичная кора) образована двумя типами клеток. Первый тип – относительно крупные разной формы бесцветные тонкостенные клетки паренхимы. Вторым типом представленными разными по форме и размерам клетками, имеющих окрашенное флавофенами гомогенное содержимое, также они имеют разную локализацию. В периферической зоне составляют 1–2 слоя мелких изодиаметрических клеток. В срединной зоне – это клетки более крупного размера, радиально удлинённые. В центральной части это небольшие изодиаметрические клетки, сконцентрированные вокруг проводящих пучков разного размера. Также в клетках первичной коры было выявлено наличие крахмала в виде гранулированного содержимого.

Magnolia grandiflora. Плод – довольно крупная, достигающая 10–12 см длины, шишковидная, светлого желтовато-зеленого цвета апокарпная многолистовка. Плод состоит из отдельных многочисленных плодиков, располо-

женных спирально на удлиненной оси. Обычно в каждом плодике развиваются два семени, хотя часто созревает только одно. Семена довольно крупные (до 1,5 см длины), овально-линзовидные, оранжево-красного цвета.

Структура семенной кожуры. В семенной кожуре выделяют две зоны: наружную – сочная саркотеста, и внутреннюю – лигнифицированная склеротеста. Саркотеста дифференцирована на две подзоны. Первая представлена 2–3 слоями относительно небольших уплощенных клеток с утолщенными клеточными стенками, которые заполнены окрашенным гомогенным содержимым. Вторая подзона состоит из 18–30 слоев клеток, в ней представлены два типа клеток. Первый – разновеликие округлые тонкостенные клетки с окрашенным гомогенным содержимым (эфирные масла). Второй тип представлен относительно крупными толстостенными клетками, стенки которых в той или иной степени окрашены темным гомогенным содержимым (загустевшие эфирные масла). В некоторых клетках саркотесты было выявлено содержание липид. Кристаллоносный слой, который обычно у *Magnolia* располагается между саркотестой и склеротестой, выявлен не был. Склеротеста образована 3–5 слоями относительно крупных, плотно расположенных клеток с утолщенными лигнифицированными клеточными стенками. Эндотеста облитерируется (вероятно, на самых ранних стадиях развития семени). Тегмен представлено 1–2 слоями относительно небольших клеток, которые заполнены окрашенным гомогенным содержимым. Нуцеллус состоит из 1 прерывистого слоя мелких тонкостенных бесцветных клеток. Эндосперм представлен относительно крупными тонкостенными бесцветными клетками.

Сравнительный анализ диаспор

У изученных модельных таксонов – *Actinidia chinensis*, *Hovenia dulcis*, *Magnolia grandiflora* – выявлены общие и уникальные признаки в строении диаспор. При рассмотрении морфологических и анатомических признаков диаспор были определены следующие закономерности.

Плоды *Actinidia chinensis*, *Magnolia grandiflora* довольно крупные (более 5 см), у *Hovenia dulcis* небольшого размера (менее 2 см в диаметре). Плоды *Actinidia chinensis* имеют объемные сочные структуры, в то время как *Magnolia grandiflora* и *Hovenia dulcis* имеют сухие или кожистые плоды.

Hovenia dulcis является единственным видом среди изучаемых таксонов, который имеет уникальную структуру – сочную разросшуюся плодоножку. *Magnolia grandiflora* также довольно сильно отличается: у нее наблюдаются яркоокрашенные семена, которые после вскрывания плодиков становятся видны и могут повисать на фуникулусе.

Плоды *Magnolia grandiflora* и *Actinidia chinensis* многосемянные, у *Hovenia dulcis* мало или односемянные (1–3 семени). Семена *Magnolia grandiflora* довольно крупные – 1,5 см длиной и около 1 см в диаметре, у *Actinidia chinensis* и *Hovenia dulcis* семена мелкие – 0,2 см и около 0,5 см в диаметре, соответственно.

Диаспоры изучаемых видов растений имеют различные морфологические структуры/ткани, которые привлекают агентов диссеминации: *Actinidia*

chinensis – плод/перикарпий, *Hovenia dulcis* – плод и плодоножка, *Magnolia grandiflora* – семя/саркотеста.

В результате анатомических исследований выявлено, что у изученных диаспор есть общие анатомические черты: клетки содержат различные запасные вещества, которые привлекают агентов эндозоохории. Так, клетки саркотесты *Magnolia grandiflora* содержат липиды, а в клетках перикарпия *Actinidia chinensis* и в клетках первичной коры плодоножки *Hovenia dulcis* содержится крахмал.

Перечисленные общие черты диаспор, в особенности резервация питательных веществ, являются экологическими признаками, так как именно они привлекают агентов диссеминации, т. е., являются адаптациями к эндозоохории растений, произрастающих в разных географических регионах, фауна потенциальных диссеминаторов в которых различается.

Отличительные черты диаспор, в первую очередь, их разная морфологическая природа объясняется принадлежностью изученных видов к различным семействам. Именно генерализованные признаки эндозоохорных диаспор, выраженные у всех исследованных таксонов, позволяют растениям привлекать различных животных-диссеминаторов.

«Взаимодействие» диаспор и агентов эндозоохории

Плоды *Actinidia chinensis* имеют большой размер и сочную съедобную часть. Эти признаки указывают на то, что они, скорее всего, поедаются млекопитающими. Агентами диссеминации могут быть некоторые растительноядные копытные, обитающие в Восточной Азии, например, косуля сибирская (*Capreolus pygargus*) (Левина, 1985). Однако, из-за содержания в клетках мезокарпия большого количества рафидов (кристаллы оксалата кальция) плоды *A. chinensis* у млекопитающих могут вызывать сильное раздражение слизистых рта и горла, но при этом вполне съедобны для птиц. Поэтому в данном случае наиболее вероятно преобладание орнитоохории, диссеминаторами могут выступать виды белоглазок (*Zosterops*), распространенные в Восточном Китае (Logan, Xiaobiao, 2006).

Плоды *Hovenia dulcis* из-за наличия скученных мясистых плодоножек, которые легко отламываются вместе с небольшим плодом, имеют широкий спектр потенциальных животных-диссеминаторов. Их могут поедать всеядные млекопитающие: гималайская циветта (*Paguma larvata*), гималайский медведь (*Ursus thibetanus*), обитающие в северной части Южной Азии, в Юго-Восточной и Восточной Азии, китайский хорек-барсук (*Melogale moschata*), ареал которого преимущественно простирается в Восточном Китае. Часто наблюдается инадаптивная эндозоохория – китайский серау (*Capricornis milneedwardsii*), распространенной в Юго-Восточной Азии и на севере Южной Азии, при поедании травянистых растений может случайно заглатывать опавшие диаспоры *H. dulcis*. Несмотря на отсутствие яркой окраски, то есть главного орнитоохорного признака, птиц привлекает мясистая плодоножка. Это не исключает возможность случайного поедания плодов и заглатывание семян при поглощении плодоножки. Существует и другая вероятность рас-

пространения – плоды могут отпадать от диаспоры при переносе в клюве птиц. В данном случае возможными агентами эндозоохории могут выступать различные растительноядные птицы, обитающие в лесах Восточной и Юго-Восточной Азии: красноклювая лазоревая сорока (*Urocissa erythroryncha*), глазчатый трапогон (*Tragopan temminckii*) (Zhou, 2008; Zhou, 2013; Robson, 2020).

Семена *Magnolia grandiflora* являются орнитохорными из-за яркой оранжево-красной окраски семян, которая привлекательна для птиц (Pijl, 1982). После созревания семена могут выпадать из листовки и повисать на фуникулусе, что делает их более доступными и облегчает поиск. Также семена имеют склеротесту, которая защищает зародыш от повреждения в пищеварительном тракте птиц. Диссеминаторами могут быть голубая сойка (*Cyanocitta cristata*), некоторые представители свиристелей (*Bombycilla*), настоящих дроздов (*Turdus*), ворон (*Corvidae*), обитающие на юго-востоке Северной Америки (Charman, 1895).

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 122042700002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

- Баранова М. А. Семейство магнолиевые (Magnoliaceae) // Жизнь растений. М.: Из-во «Просвещение», 1980. Т. 5 (1). С. 127–132.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и Методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Грубов В. И. Семейство крушиновые (Rhamnaceae) // Жизнь растений. М.: Изд-во «Просвещение», 1981. Т. 5 (2). С. 332–335.
- Кожевников Ю. П. Семейство актинидиевые (Actinidaceae) // Жизнь растений. М.: Изд-во «Просвещение», 1981. Т. 5 (2). С. 86–87.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Изд-во «Наука», 1987. 160 с.
- Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во Московского университета, 1957. 357 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высш. шк., 1960. 207 с.
- Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166(3). Pp. 366–399. doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448
- Cain M. L., Milligan B. G., Strand A. E. Long-distance seeds dispersal in plants populations // American Journal of Botany. 2000. Vol. 87. Pp. 1217–1227.
- Charman F. M. Handbook of Birds of Eastern North America. New York: D. Appleton, 1895. 421 p.
- Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181(1). Pp. 1–20. doi.org/10.1111/boj.12385

Chen Y., Schirarend C. Family Rhamnaceae // Flora of China. Vol. 12 (Hippocastanaceae through Theaceae). Sc. Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2007.

Dressler S., Bayer C. Family Actinidaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 6. Flowering Plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2004. Pp. 14–20.

Li J., Xinwei Li, Soejarto D. D. Family Actinidaceae // Flora of China. Vol. 12 (Hippocastanaceae through Theaceae). Sc. Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2007.

Logan D. P., Xiaobiao X. Germination of *Kiwifruit*, *Actinidia Chinensis*, after Passage through Silvereyes, *Zosterops lateralis* // New Zealand Journal of Ecology. 2006. Vol. 30 (3). Pp. 407–411.

Medan D., Schirarend C. Family Rhamnaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 6. Flowering Plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2004. Pp. 320–339.

Meyer F. E. Family Magnoliaceae // Flora of North America. Vol. 3 (Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae). New York and Oxford, 1997.

O'Brien T. P., McCully M. E. The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods. Melbourne: Termarcaphi & Pty. Ltd, 1981.

Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1982. 225 p.

Pnooteboom H. Family Magnoliaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. Flowering Plants. Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1993. Pp. 391–402.

Ridley H. N. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve & Company, Limited, 1930. 744 p.

Robson C. Field Guide to the Birds of South-East Asia. London: Bloomsbury Publishing PLC, 2020. 544 p.

Schurr F. M., Spiegel O., Steinitz O., Trakhtenbrot A., Tsoar A., Nathan R. Long-Distance Seed Dispersal // Annual Plant Reviews. 2009. Vol. 38. Pp. 204–237.

Vittoz P., Engler R. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plants traits // Botanica Helvetica. 2007. Vol. 117. Pp. 109–124.

Xia N., Gadek P. A. Family Sapindaceae // Flora of China. Vol. 12 (Hippocastanaceae through Theaceae). Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 2007.

Zhou Y., Newman C., Xie Z., Macdonald D. W. Peduncles elicit large-mammal endozoochory in a dry-fruited plant // Annals of Botany. 2013. Vol. 112 (1). Pp. 85–93. doi.org/10.1093/aob/mct096

Zhou Y., Zhang L., Kaneko Y., Newman C., Wang X.-M. Frugivory and seed dispersal by a small carnivore, the Chinese ferret-badger, *Melogale moschata*, in a fragmented subtropical forest of central China // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 255 (5–6). Pp. 1595–1603. doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.018

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BILLARDIERA* SM. (PITTOSPORACEAE)

*М. Б. Стеванович*¹, *А. В. Бобров*¹, *Н. Д. Васеха*^{1,2}, *Н. С. Здравчев*²,
А. А. Михайлова^{1,2}, *М. С. Романов*², *А. С. Тимченко*¹

¹Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
stevanovich.mila@mail.ru, avfch_bobrov@mail.ru, kiril.tim4enko@yandex.ru

²Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
natashavasekha@yandex.ru, zdravchevnikita@yandex.ru,
ana.mikhaylova@list.ru, romanovmikhail@hotmail.com

Карпологические признаки остаются недостаточно изученными у большинства групп цветковых растений, включая семейство Pittosporaceae. Для определения морфогенетических типов плодов были исследованы морфология и анатомия плодов двух представителей рода *Billardiera*. Впервые был выявлен новый для рода тип плода – пиренарий *Latania*-типа.

Ключевые слова: *Billardiera*, Pittosporaceae, плод, ягода, пиренарий.

COMPARATIVE FRUIT ANATOMY IN THE GENUS *BILLARDIERA* SM. (PITTOSPORACEAE)

*М. В. Stevanovich*¹, *А. V. Bobrov*¹, *N. D. Vasekha*^{1,2}, *N. S. Zdravchev*²,
A. A. Mikhaylova^{1,2}, *M. S. Romanov*², *A. S. Timchenko*¹

¹*M. V. Lomonosov Moscow State University,*

²*N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS,*

The fruits of the family Pittosporaceae are studied insufficiently like in many groups of angiosperms. With the aim to determine morphogenetic fruit types we studied fruit morphology and anatomy of two representatives of the genus *Billardiera*. Presumably pyrenarium of *Latania* type is a new type of fruit identified for the genus.

Keywords: *Billardiera*, Pittosporaceae, fruit, berry, pyrenarium.

Представители рода *Billardiera* – корневищные обычно лазающие кустарники с опушенными побегами. Род включает 23 вида, ареал – Восточная и Южная Австралия (Цвелев, 1981). Кроме исследуемого семейства Pittosporaceae, в порядок Apiales включают семейства Pennantiaceae, Torricelliaceae, Griseliniaceae, Araliaceae, Myodocarpaceae и Apiaceae (Plunkett et al., 2004; Chase et al., 2016). *Billardiera* была отнесена к отдельному роду при первом описании семейства Pittosporaceae (Brown, 1814), позднее была выделена монотипная триба *Billardiareae* (Pritzel, 1930; Bakker, van Steenis, 1955). В настоящее время род включен в одну из четырех клад Pittosporaceae – *Billardiera* – вме-

сте с родами *Bentleya*, *Sollya*, *Marianthus* и *Cheiranthra* (Chase et al., 2016). Несмотря на обширные данные филогенетических исследований, сведения о строении плодов представителей рода остаются крайне ограниченными. Плоды *Billardiera* преимущественно описывают как сочные или несколько волокнистые, мало- или многосеменные, невскрывающиеся; обычно определяются как «ягода». Семена бескрылые, погружены в слизистую мякоть или в волокнистую ткань (Доуэльд, 2000; Carolin, Bittrich, 2018).

Нами были изучены морфология плодов и анатомия перикарпия двух видов рода *Billardiera*: плоды *Billardiera cymosa* F. Muell. собраны 25.11.2012 года в Национальном ботаническом саду Австралии, *Billardiera longiflora* Labill. – 01.12.2012 года в Королевском ботаническом саду Тасмании. Поперечные срезы плодов производились стандартными методами (Прозина, 1960; O'Brien, 1981). Готовые препараты изучались с помощью микроскопа Olympus CX41. Фотографии срезов сделаны цифровой камерой Canon EOS 7D Mark II, подключенной к микроскопу через адаптер.

Плоды *B. cymosa* – сильно вытянутой эллиптической формы ценокарпные, двугнездные с гладкой поверхностью размерами около 3 см в длину и не более 1 см в толщину. Поверхность плода покрыта тонким слоем кутикулы. Поперечный срез перикарпия представлен на рисунке 1.

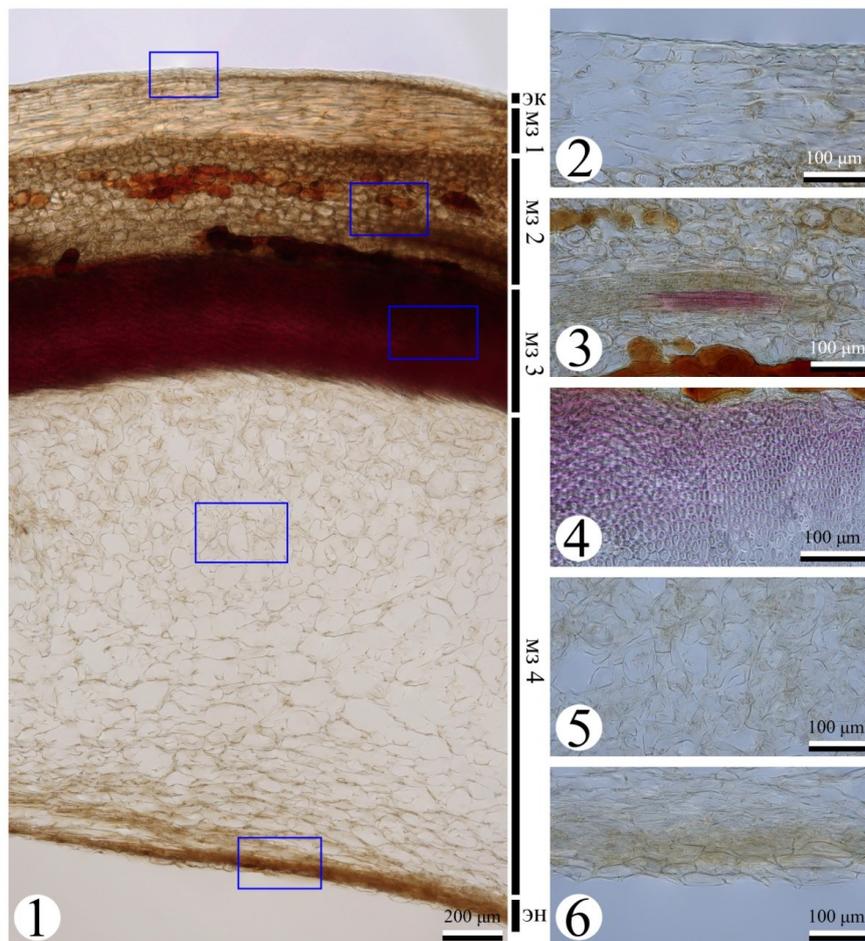


Рис. 1. Анатомия плода *Billardiera cymosa*:
1 – перикарпий; 2–6 – увеличенные фрагменты рис. 1.1.

Экзокарпий образован мелкими тонкостенными клетками, слегка вытянутыми тангентально и заполненными бесцветным содержимым. Мезокарпий состоит из четырех зон. Первая (периферическая) состоит из 7–10 слоев исключительно паренхимных клеток со слегка утолщенными стенками, сильно вытянутых в тангентальном направлении и заполненных бесцветным содержимым. Вторая зона мезокарпия образована 10–15 слоями небольших округлых паренхимных клеток с немного утолщенными стенками и бесцветным содержимым, а также продольными тяжами склерифицированных клеток и скоплениями разноразмерных тонкостенных клеток, заполненных темным содержимым (вероятно, смолами). Третью зону мезокарпия образуют несколько десятков слоев плотно расположенных очень мелких на поперечном срезе (возможно, продольно ориентированных) одревесневших клеток. Четвертая, внутренняя зона мезокарпия состоит из 25–30 слоев разноразмерных, в большинстве своем крупных тонкостенных клеток неправильной формы, заполненных бесцветным содержимым. Эндокарпий образован средними по размеру эллиптическими клетками с тонкими стенками и темным содержимым.

Плоды *B. longiflora* – сферические, немного сплюснутые одногнездные с гладкой поверхностью, размерами около 1 см в длину и 0,7 см в толщину. Экзокарпий образован плотно расположенными разноразмерными прямоугольными тангентально вытянутыми тонкостенными клетками, заполненными бесцветным содержимым. Мезокарпий не дифференцирован на зоны; 10–15 слоев паренхимных клеток мезокарпия округлые, размер клеток увеличивается к центру плода; стенки тонкие, содержимое бесцветное. В мезокарпии находятся продольные и поперечные проводящие пучки, а также смоляные каналы – полости, расположенные рядом с проводящими пучками, ближе к периферии плода. Эндокарпий однослойный; он образован прямоугольными, на поперечном срезе почти квадратными тонкостенными клетками средних размеров, заполненными бесцветным содержимым (рис. 2).

Плоды исследованных видов – одногнездные (*B. longiflora*) и двухгнездные (*B. cymosa*) и отличаются формой и размерами: *B. cymosa* более вытянутой формы и примерно в три раза превышают плоды *B. longiflora* в длину. Общая толщина мезокарпия, который составляет подавляющую часть всего объема плода, в значительной мере варьирует. Различно также количество зон мезокарпия: для *B. longiflora* характерна одна зона мезокарпия, для *B. cymosa* – четыре. В плодах *B. longiflora* лигнификация наблюдается только в проводящих элементах, а у *B. cymosa* помимо проводящих элементов полностью склерифицирована средняя зона мезокарпия. Выявленные особенности строения плодов представителей рода *Billardiera* позволяют заключить следующее: плоды *B. longiflora* являются одногнездными ценокарпными ягодами Nuphar-типа, а плоды *B. cymosa* являются двухгнездными пиренариями Latria-типа, для которых характерно наличие непрерывной склеренхимной зоны, локализованной в средней зоне мезокарпия (Bobrov, Romanov, 2019).

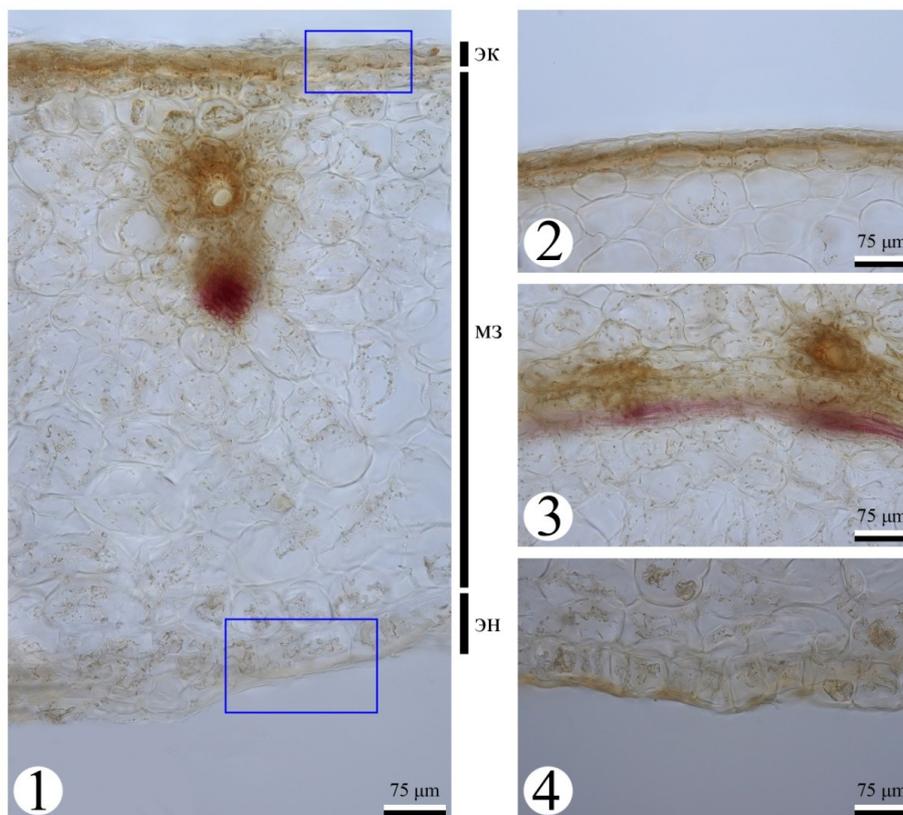


Рис. 2. Анатомия плода *Billardiera longiflora*:
1 – перикарпий; 2–4 – увеличенные фрагменты рис. 2.1.

Таким образом, нами был выявлен новый тип плода для *Billardiera*, ранее не описанный для представителей этого рода. Дальнейшие исследования плодов *Billardiera* позволят определить основные направления морфогенеза плодов представителей рода и семейства Pittosporaceae в целом.

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (122042700002-6) на базе УНУ «Фондовая оранжерея», а также Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

- Доуэльд А. Б. Сем. Pittosporaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб.: Наука, 2000. С. 361–363.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.
- Цвелев Н. Н. Семейство питтоспоровые, или смолосемянниковые (Pittosporaceae) // Жизнь растений. Том 5. Часть 2. М.: «Просвещение», 1981. С. 157–158.
- Bakker K., van Steenis C. G. G. J. Pittosporaceae // Flora Malesiana. S. 1. 1955. Vol. 5(1). Pp. 345–362.
- Bobrov A. V., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166(3). Pp. 366–399.

Brown R. A voyage to Terra Australis: undertaken for the purpose of completing the discovery of that vast country, and prosecuted in the years 1801, 1802 and 1803, in His Majesty's ship the Investigator, and subsequently in the armed vessel Porpoise and Cumberland schooner: with an account of the shipwreck of the Porpoise, arrival of the Cumberland at Mauritius, and imprisonment of the commander during six years and a half in that island. London: W. Bulmer and Co., 1814. 648 p.

Carolin R. C., Bittrich V. Pittosporaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 15. Flowering Plants. Eudicots. Berlin: Springer International Publishing, 2018. Pp. 539–547.

Chase M. W., Christenhusz M., Fay M., Byng J., Judd W. S., Soltis D., et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181. Pp. 1–20.

O'Brien T. P., McCully M. E. The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods. Melbourne: Termarcarphi & Pty. Ltd, 1981. 357 p.

Plunkett G. M., Chandler G. T., Lowry P. P., Pinney S. M., Sprenkle T. S. Recent advances in understanding Apiales and a revised classification // South African Journal of Botany. 2004. Vol. 70. Pp. 371–381.

Pritzel E. Pittosporaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2. Leipzig: W. Engelmann, 1930. Pp. 265–285.

СТРУКТУРА ПЕРИКАРПИЯ БАЗАЛЬНЫХ РОДОВ ТРИБЫ IRIARTEEAE

*А. С. Тимченко¹, А. В. Бобров², М. С. Романов¹,
Н. С. Здравчев¹, П. С. Иовлев¹, А. Н. Сорокин¹*

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
*ant.tim4enko@yandex.ru, romanovmikhail@hotmail.com,
zdravchevnikita@yandex.ru, iovlev.petr@gmail.com, a_n_sorokin@mail.ru*

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
avfch_bobrov@mail.ru

Структура плодов и – особенно – гистогенез перикарпия однодольных растений (включая семейство Arecaceae) изучены недостаточно. С целью определения морфогенетических типов плодов у представителей трибы Iriarteeae, особенностей развития и строения зрелого перикарпия нами изучены плоды представителей базальных родов Iriarteeae: *Dictyocaryum lamarckianum* (Mart.) H. Wendl. и *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. Перикарпий исследованных видов разделен на 3 гистогенетические зоны: однослойный экзокарпий, многослойный мезокарпий и однослойный эндокарпий. В мезокарпии исследуемых видов обнаружен пояс склерид, который выполняет функцию защиты семени, так как эндокарпий тонкий, не способен обеспечить защиту семян. На основании проведенных исследований установлено, что исследуемые виды имеют следующие типы плодов: псевдомономерный перинарий Пех-типа (*I. deltoidea*), ценокарпная псевдомономерная ягода Nuphar-типа (*D. lamarckianum*).

Ключевые слова: Arecoideae, Iriarteeae, перикарпий, экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий, перинарий Пех-типа, ягода Nuphar-типа.

PERICARP STRUCTURE OF IRIARTEEAE BASAL GENERA

*A. S. Timchenko*¹, *A. V. Bobrov*², *M. S. Romanov*¹,
*N. S. Zdravchev*¹, *P. S. Iovlev*¹, *A. N. Sorokin*¹

¹Main Botanical Garden nm. N. V. Tsitsin of Russian Academy of Science,

²Moscow State University nm. M. V. Lomonosov

The fruit structure and, especially, the histogenesis of the pericarp of monocots (including the Arecaceae family) remain insufficiently studied. The present developmental study is focused on revealing the anatomical peculiarities of the fruit structure of Iriarteeae basal genera representatives: *Dictyocaryum lamarckianum* (Mart.) H. Wendl. and *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. The pericarp of the studied species is differentiated into on 3 histogenetic zones: single-layered exocarp, multi-layered mesocarp and single-layered endocarp. Sclereid zone was revealed in studied species mesocarp, which carries out seed protection function, due to single-layered endocarp is not able to do it. Based on the conducted research we established, that studied species have next fruit types: pseudomonomerous pyrenarium of Plex type (*I. deltoidea*) and cenocarp pseudomonomerous berries of Nuphar type (*D. lamarckianum*).

Keywords: Arecoideae, Iriarteeae, pericarp, exocarp, mesocarp, endocarp, pyrenarium of Plex type, berry of Nuphar type.

В 1883 г. G. Bentham и J. D. Hooker описали «ириартеоидные пальмы» как подтрибу в составе трибы Areceae, включив в нее 4 рода: *Iriartea*, *Socratea*, *Dictyocaryum* и *Iriartella* (Bentham, Hooker, 1883). Позднее O. Drude в работе Engler и Prantl's «Die Natürlichen Pflanzenfamilien» (1887) описал трибу Iriarteeae как подтрибу, входящую в состав трибы Arecineae (подсемейство Ceroxylineae). В конце XX в. Moore в работе «The major groups of palms and their distribution» (1973) выделил 15 крупных групп пальм (не придавая им формального таксономического ранга), в том числе – Iriarteoid palms. В настоящее время Iriarteeae представляет собой отдельную трибу, входящую в состав подсемейства Arecoideae (Dransfield et al., 2008; Baker, Dransfield, 2016). Исследователи предлагали разные варианты родственных связей трибы Iriarteeae. Так, рассматривали трибы Iriarteeae и Chamaedoreae как сестринские (Comer et al., 2016), трактовали их как парафилитические с базальной трибой Iriarteeae (Asmussen et al., 2006; Baker et al., 2009; Comer et al., 2016) или трибу Chamaedoreae считали базальной и сестринской по отношению к остальным таксонам подсемейства, включая трибу Iriarteeae (Comer et al., 2015). Исследования Baker и Dransfield (2016) трактуют трибы Iriarteeae и Chamaedoreae как базальные клады Arecoideae. Согласно современным дан-

ным (Baker, Dransfield, 2016) триба Iriarteeae включает в себя 5 родов – *Iriartella*, *Dictyocaryum*, *Iriartea*, *Socratea* и *Wettinia*, при этом роды *Iriartea* и *Dictyocaryum* являются базальными и сестринскими по отношению к остальным родам трибы (Bacon и др., 2016). Данные по строению плодов представителей Agoscoideae показывают, что в целом для представителей подсемейства характерны следующие типы плодов: перинарий Пех-типа с хорошо выраженным палисадным склеренхимным эндокарпием, ягоды, перинарии Butia-типа (Essig, Young, 1979; Essig, 1977, 2002, 2008; Essig et. al., 1999, 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004). Целью данной работы является определение морфогенетических типов плодов у представителей трибы Iriarteeae, особенностей развития и строения зрелого перикарпия. Для этого были изучены морфологические и анатомические особенности плодов представителей базальных родов трибы Iriarteeae.

Исследованы представители 2 базальных родов трибы Iriarteeae: *Dictyocaryum lamarckianum* (Mart.) H. Wendl. (Lot. 9832) и *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. Плоды *I. deltoidea* собраны Moore H. E., Dransfield J. и Patino V. M в Del Valle Del Cauca Below La Trojita, Колумбия 09.04.1976 г. (№10227) (ВН) и в Panama: 4–6 km N of El Llano on El Llano-Carti rd., 200 m, 11 Nov. 1974, Moore et al. (№10185) (ВН). Образцы получены из коллекции Bailey Hortorum в Cornell University. Анатомическое строение плодов изучали на поперечных срезах. Плоды, зафиксированные в 70 % растворе этилового спирта, обследовали на поперечных срезах, полученных с помощью салазочного микротомы MC-2 (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004). Для выявления одревеснения полученные срезы обрабатывали раствором флороглюцина и соляной кислотой (Барыкина и др., 2004). Готовые препараты изучали на световом микроскопе OLYMPUS CX 41 с фотофиксацией. Для описания анатомии перикарпия использованы работы А. В. Боброва, А. П. Меликяна и М. С. Романова (Бобров и др., 2009; Bobrov, Romanov, 2019).

Плоды *D. lamarckianum* сферической формы, в зрелом состоянии пурпуровые. Поверхность плодов гладкая, их длина составляет 2 см. Перикарпий *D. lamarckianum* состоит из 100–150 слоев клеток и дифференцирован на однослойные экзокарпий и эндокарпий, а также многослойный паренхимный мезокарпий. Экзокарпий сложен радиально удлиненными клетками, содержащими флобафены. Мезокарпий дифференцирован на периферическую и внутреннюю зоны. В периферической зоне мезокарпия под экзокарпием расположены 5–10 слоев клеток, содержащих незначительное количество флобафенов, под которыми расположен пояс склереид, представленный 5–10 слоями одревесневших клеток разного размера и с разной степенью утолщения стенок. Основная часть мезокарпия сложена примерно 80–130 слоями паренхимных клеток, среди которых дифференцируются: группы склереид разного размера (от нескольких до 10–20 клеток), встречающиеся во внутренней части мезокарпия и крупные округлые клетки, содержащие флобафены. Часть клеток внутренней зоны мезокарпия содержат флобафены. Также, во внутренней зоне отмечены клетки, содержащие рафиды (на срезах

рафиды вымываются) и проводящие пучки. Эндокарпий *D. lamarckianum* представлен одним слоем неодревесневших клеток.

Плоды *I. deltoidea* на незрелой стадии имеют сферическую форму, диаметром 2,5 см. Окраска плодов светло-коричневая с темными пятнами. Поверхность плодов гладкая, бугристая. Незрелый перикарпий *I. deltoidea* представлен 100–120 слоями клеток. В перикарпии выделяются однослойные экзокарпий и эндокарпий, а также многослойный мезокарпий. Экзокарпий представлен клетками с утолщенными стенками и бесцветным содержимым. В экзокарпии наблюдаются зоны растрескивания, в которых клетки заполнены темно-коричневым содержимым и их границы плохо различимы. Мезокарпий включает в себя 100–120 слоев клеток и подразделяется на периферическую и внутреннюю зоны. Периферическая зона мезокарпия состоит из 15–20 слоев клеток. В ней отмечены многочисленные группы клеток, содержащих флобафены, а также небольшие группы склереид с разной толщиной стенок; часть клеток паренхимы имеют одревесневшие стенки. Внутренняя зона мезокарпия состоит из 80–100 слоев паренхимных клеток. В этой зоне отмечены многочисленные продольные и косо-направленные тяжи волокновидных склереид с сильно утолщенными стенками. Также, во внутренней зоне мезокарпия отмечены клетки, содержащие рафиды (на срезах рафиды вымываются) и очень крупные клетки округлой и вытянутой формы, содержащие флобафены. Эндокарпий представлен одним слоем палисадных неодревесневших клеток.

Зрелые плоды *I. deltoidea* сохраняют сферическую форму. Их диаметр составляет 1,5 см, а окраска по мере созревания сменяется на темно-фиолетовую. Поверхность плодов гладкая, бугристая. Зрелый перикарпий *I. deltoidea* представлен 100–120 слоями клеток. Экзокарпий образован радиально-удлиненными клетками с утолщенными стенками, полости которых заполнены прозрачным содержимым или флобафенами. Мезокарпий состоит из 100–120 слоев паренхимных клеток, которые разделяются на периферическую и внутреннюю зоны. Периферическая зона мезокарпия представлена 15–20 слоями клеток, в том числе – достаточно крупных и радиально-удлиненных, а также здесь отмечены клетки с утолщенными одревесневшими стенками и склереиды. Внутренняя зона мезокарпия состоит из 80–100 слоев паренхимных клеток уплощенной формы, среди которых располагаются продольные и косо-направленные тяжи волокновидных склереид и преимущественно эллиптические клетки, содержащие флобафены. Эндокарпий зрелого плода *I. deltoidea* представлен одним слоем палисадных склереид.

Результаты оригинальных исследований анатомии перикарпия представителей трибы Iriarteeae позволяют отнести плод *D. lamarckianum* к ценокарпным псевдомономерным ягодам Nuphar-типа, а плоды *I. deltoidea* к псевдомономерным перинариям Pex-типа (Bobrov, Romanov, 2019). В связи с базальным положением исследуемых родов в трибе, указанные типы плодов допустимо рассматривать как исходные в подсемействе и производить от них структурное разнообразие плодов, известное для представителей подсемейст-

ва Arecaceae, которые были описаны ранее: пиренарии Пех-типа, пиренарии Butia-типа (в том числе с формированием на поверхности своеобразных шишков «corky-warts»), пиренарии Olea-типа и ценокарпная ягода Nuphar-типа (Бобров и др., 2009; Winton, 1901; Murrey, 1973; Essig, 1977, 2002, 2008; Essig, Young, 1979; Essig et al., 1999, 2001; Essig, Hernandez, 2002; Essig, Litten, 2004; Bobrov, Romanov, 2019; Matsunaga, Smith, 2021). Незначительная толщина однослойного эндокарпия (даже одревесневающего у *I. deltoidea*), в сравнении с общей толщиной перикарпия, позволяет сделать предположение, что эндокарпий не способен обеспечить защиту семян, в связи с чем функцию защиты зародыша несёт как пояс склереид в периферической зоне мезокарпия, так и твердый эндосперм.

Характерной чертой анатомического строения перикарпия изученных видов является наличие четко выраженной зоны склереид в периферической зоне мезокарпия. Склереиды в этой зоне разделены паренхимными клетками мезокарпия и не образуют сплошную зону. Поскольку этот признак возникает у базальных родов исследуемой трибы, то его можно считать плезиоморфным. Аналогичный пояс склереид характерен для ряда представителей подсемейства Coryphoideae, например *Johannesteijsmannia* Н. Е. Moor, *Licuala Wurmb* и *Pholidocarpus* Blume (Bobrov et al., 2022). Также, общей особенностью базальных родов *Dictyocaryum* и *Iriartea* является наличие несклерифицированного экзокарпия.

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (122042700002-6) на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и Методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.

Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М.: Либроком, 2009. 400 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.

Asmussen C. B., Dransfield J., Deickmann V., Barfod A. S., Pintaud J.-C., Baker W. J. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny // Bot. J. of the Lin. Soc. 2006. Vol. 151. Pp. 15–38.

Bacon C. D., Velasquez-Puentes F., Florez-Rodriguez A., Balslev H., Galeano G., Bernal R., Antonelli A. Phylogenetics of Iriarteae (Arecaceae), cross-Andean disjunctions and convergence of clustered infructescence morphology in *Wettinia* // Bot. J. of the Lin. Soc. 2016. Vol. 182 (2). Pp. 272–286.

Baker W. J., Savolainen V., Asmussen-Lange C. B., Chase M. W., Dransfield J., Forest F., Harley M. M., Uhl N.W., Wilkinson M. Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of super-tree and supermatrix approaches // Systematic Biology. 2009. Vol. 58. Pp. 240–256.

- Baker W. J., Dransfield J.* Beyond Genera *Palmarum*: progress and prospects in palm systematics // *Bot. J. of the Lin. Soc.* 2016. Vol. 182. Pp. 207–233.
- Bentham G., Hooker J. D.* *Genera Plantarum*. 1883. Vol. 3. Pt. 2. Pp. 870–948.
- Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S.* Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // *Bot. Lett.* 2019. Pp. 1–34
- Bobrov A. V., Romanov M. S., Zdravchev N. S., Dransfield J.* Gynoecium and fruit histology, structure and development in corky-warted representatives of *Livistoninae* (Trachycarpeae: Coryphoideae: Arecaceae) // *Bot. J. of the Lin. Soc.* 2022. Vol. 198 (4). Pp. 1–21.
- Comer J. R., Zomlefer W. B., Barrett C. F., Stevenson D. W., Heyduk K., Leebens-Mack J. H.* Nuclear phylogenomics of the palm subfamily Arecoideae (Arecaceae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2016. Vol. 97. Pp. 32–42.
- Comer J. R., Zomlefer W. B., Barrett C. F., Davis J. I., Stevenson D. W., Heyduk K., Leebens-Mack J.* Resolving relationships within the palm subfamily Arecoideae (Arecaceae) using next-gen derived plastid sequences // *Am. J. Bot.* 2015. Vol. 102. Pp. 888–899.
- Dransfield J., Asmussen C. B., Baker W. J., Harley M. M., Lewis C. E.* *Genera Palmarum: The Evolution and Classification of the Palms*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2008. 732 p.
- Drude O.* *Palmae* // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. 1887. Vol. 2(3). Pp. 1–93.
- Essig F. B., Manka T. J., Bussard L.* A systematic histological study of palm fruits. III. Subtribe Iguanurinae (Arecaceae) // *Brittonia*. 1999. Vol. 51. Pp. 307–325.
- Matsunaga K. K. S., Smith S. Y.* Fossil palm reading: using fruits to reveal the deep roots of palm diversity // *American J. of Bot.* 2021. Vol. 108(3). Pp. 1–23.
- Essig F. B.* A systematic histological study of palm fruits. I. The *Ptychosperma* alliance // *Systematic Botany*. 1977. Vol. 2. Pp. 151–168.
- Essig F. B.* A systematic histological study of palm fruits. VI. Subtribe *Linospadicinae* (Arecaceae) // *Brittonia*. 2002. Vol. 54. Pp. 196–201.
- Essig F. B.* A systematic histological study of palm fruits. VIII. Subtribe *Dypsidinae* (Arecaceae) // *Brittonia*. 2008. Vol. 60(1). Pp. 82–92.
- Essig F. B., Bussard L., Hernandez N.* A systematic histological study of palm fruits. IV. Subtribe *Oncospermatinae* (Arecaceae) // *Brittonia*. 2001. Vol. 53. Pp. 466–471.
- Essig F. B., Hernandez N.* A systematic histological study of palm fruits. V. Subtribe *Archontophoenicinae* (Arecaceae) // *Brittonia*. 2002. Vol. 54. Pp. 65–71.
- Essig F. B., Litten L.* A systematic histological analysis of palm fruits. VII. The *Cyrtostachydinae* (Arecaceae) // *Brittonia*. 2004. Vol. 56. Pp. 375–379.
- Essig F. B., Young B. E.* A systematic histological study of palm fruits. II. The *Areca* alliance // *Systematic Botany*. 1979. Vol. 4. Pp. 16–28.
- Moore H. E.* The major groups of palms and their distribution // *Gentes Herb.* 1973. Vol. 11. Pp. 27–140.
- Murray S. G.* The formation of endocarp of palm fruits // *Principes*. 1973. Vol. 17. Pp. 91–102.
- Winton A. L.* The Anatomy of the Fruit of *Cocos Nucifera* // *American J. of Sci.* 1901. Vol. 12. Pp. 265–280.

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПЕРИКАРПИЯ
CLETHRA TOMENTOSA LAM. (CLETHRACEAE)**

*Н. Д. Васеха², А. Н. Сорокин², А. В. Бобров¹, М. С. Романов²,
Н. С. Здравчев², А. А. Михайлова², М. Б. Стеванович¹*

¹*Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,*

avfch_bobrov@mail.ru, stevanovich.mila@mail.ru,

²*Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН,
natashavasekha@yandex.ru, ansorokin@mail.ru, romanovmikhail@hotmail.com,
zdravchevnikita@yandex.ru, ana.mikhaylova@list.ru*

Проведено анатомическое исследование перикарпия *Clethra tomentosa* Lam. на разных стадиях развития плода. Важнейшим признаком в структуре перикарпия является локализация склеренхимной зоны. Склерификация внутреннего слоя мезокарпия и однослойного эндокарпия *C. tomentosa* позволяет отнести плод к коробочке *Hamamelis*-типа. Карпологические исследования представителей Clethraceae, сестринского по отношению к семействам Cyrillaceae–Ericaceae, помогут выявить апоморфии и плезиоморфии терминальных клад Ericales.

Ключевые слова: *Clethra tomentosa*, перикарпий, гистогенез, коробочка *Hamamelis*-типа.

**DEVELOPMENT FEATURES OF PERICARP OF
CLETHRA TOMENTOSA LAM. (CLETHRACEAE)**

*N. D. Vasekha², A. N. Sorokin², A. V. F. Ch. Bobrov¹, M. S. Romanov²,
N. S. Zdravchev², A. A. Mikhaylova², M. B. Stevanovich¹*

¹*Moscow State University nm. M. V. Lomonosov,*

²*Main Botanical Garden nm. N. V. Tsitsin of Russian Academy of Science*

Anatomical investigation of the pericarp structure of *Clethra tomentosa* Lam. was conducted at the immature and mature stages of fruit development. Localization of the sclerenchymal zone is considered as the most important feature in pericarp structure. Sclerification of the inner layer of the mesocarp and single-layer endocarp of *C. tomentosa* allows to classify the fruit as a capsule of *Hamamelis* type. Carpological studies of representatives of Clethraceae, sister to Cyrillaceae–Ericaceae, will help to identify apomorphies and plesiomorphies of the terminal Ericales clades.

Keywords: *Clethra tomentosa*, pericarp, histogenesis, anatomy, capsule of *Hamamelis* type, mesocarp, endocarp.

Clethra tomentosa Lam. является представителем типового рода семейства Clethraceae, которое в настоящее время входит в порядок Ericales (APG IV). В состав порядка входит 22 семейства. Согласно современным филогенетическим представлениям, Clethraceae занимает базальное положение по отношению к терминальной кладе Cyrillaceae–Ericaceae (Chase et al., 2016). Clethraceae включает всего 2 рода – *Clethra* L. и *Purdiaea* Planch.

Большинство исследований Clethraceae проведено с целью выяснения филогенетических связей семейства (Anderberg et al., 2002; Anderberg, Zhang, 2002). При этом работ по сравнительной морфологии Clethraceae, включая карпологический анализ, крайне мало.

Изучение структуры и гистогенеза плодов типового рода Clethraceae поможет выявить апоморфии и плезиоморфии представителей высших Ericales.

C. tomentosa – листопадный сильноветвящийся кустарник с простыми цельными очередно расположенными листьями. Актиноморфные спайнолепестные белые цветки собраны в поникающие рацемозные соцветия. Околоцветник сохраняется при плоде. Некоторыми систематиками *C. tomentosa* рассматривался в качестве разновидности *Clethra alnifolia* L. (Wilbur, Hespenheide, 1967; Towe, 1996). Морфологически *C. tomentosa*, главным образом, отличается густое войлочное опушение на молодых побегах и нижней поверхности листа, а также большая длина чашелистиков и более усеченная ('obtuse') форма верхушки их листовых пластинок (Wilbur, Hespenheide, 1967).

Для проведения исследования плоды *C. tomentosa* были собраны в ботаническом саду Бонна (Германия) на 2 стадиях развития (условно обозначенных как «незрелая» и «зрелая»), после чего зафиксированы в 70 %-м растворе этанола. Поперечные срезы толщиной 20–30 мкм изготавливали с помощью салазочного микротомы МС-2 с подключенным охладителем ОМТ-2902Е. Для выявления склерификации клеточных стенок в различных гистогенетических зонах перикарпия была проведена обработка флороглюцином и соляной кислотой (Прозина, 1960; O'Brien, McCully, 1981). Далее срезы заключались в глицерин на предметное стекло. Анатомические срезы изучены с помощью светового микроскопа Olympus CX41. Фотографии временных препаратов сделаны цифровой камерой Canon EOS 7D, подключенной к микроскопу через адаптер. При описании результатов используется терминология, предложенная А. В. Ф. Ч. Bobrov and M. S. Romanov (2019).

Плод *C. tomentosa* представляет собой верхнюю трехгнездную локулицидную коробочку грушевидной формы со слабым опушением. Средний диаметр плода составляет 3 мм.

Перикарпий дифференцирован на три гистогенетических зоны: экзокарпий – производное внешней эпидермы карпелл, мезокарпий – производное мезофилла карпелл, эндокарпий – производное внутренней эпидермы карпелл.

На ранней стадии развития экзокарпий представлен слегка вытянутыми в тангентальном направлении тонкостенными клетками и покрыт многочисленными одноклеточными волосками. Мезокарпий сложен клетками различного характера: 3–5 слоев тонкостенных изодиаметрических клеток (основная периферическая паренхимная зона) и внутренний слой изодиаметрических клеток меньшего диаметра. Эндокарпий сложен одним слоем толстостенных несклерифицированных преимущественно тангентально вытянутых клеток, удлиненных параллельно оси плода в зоне, прилегающей к плацентам и в зоне дорзального пучка. Наблюдается слабая склерификация механической обкладки проводящих пучков и одноклеточных волосков, покрывающих экзокарпий.

На поздней стадии развития (зрелый плод) механическая обкладка проводящих пучков полностью склерифицируется. Клеточные стенки внутреннего слоя мезокарпия и эндокарпия утолщаются и склерифицируются. Почти полностью склерифицируется центральная колонка плода, где концентрируются механические обкладки нескольких проводящих пучков.

Для плодов *C. tomentosa* характерен локулицидный тип вскрывания (по дорзальным пучкам карпелл), чему способствует анатомическая дифференциации клеток эндокарпия: в зоне дорзального пучка клетки эндокарпия удлинены параллельно оси плода и участвуют в формировании механизма вскрывания.

В результате карпологических исследований выявлена структура перикарпия *Clethra tomentosa*: несклерифицированный однослойный экзокарпий, представленный тонкостенными тангентально вытянутыми клетками и покрытый одноклеточными волосками; мезокарпий, состоящий из 3–5 периферических слоев тонкостенных изодиаметрических клеток и склерифицированного внутреннего слоя; однослойный эндокарпий, сложенный толстостенными склерифицированными тангентально вытянутыми клетками, удлиненными параллельно оси плода в зоне дорзального пучка и в зоне, прилегающей к плацентам. Вскрывание плода происходит по дорзальному пучку (локулицидно), что обусловлено анатомической дифференциацией клеток эндокарпия. На основе выявленной структуры перикарпия можно заключить, что плод *C. tomentosa* представляет собой коробочку *Hamamelis*-типа, которая характеризуется склеренхиматизацией внутренней зоны мезокарпия и однослойного эндокарпия. Ранее этот тип плода был описан для представителей семейства Ericaceae (Bobrov, Romanov, 2019).

Дальнейшие гистогенетические исследования плодов Clethraceae позволят провести реконструкцию морфогенеза плодов Clethraceae.

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 122042700002-6 на базе УНУ «Фондовая оранжерея» и в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» и ГЗ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

Библиографический список

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника: Учебное пособие. М.: Высшая школа, 1960. 207 с.

Anderberg A. A., Rydin C., Källersjö M. Phylogenetic relationships in the order Ericales I: analyses of molecular data from five genes from the plastid and mitochondrial genomes // American J. of Bot. 2002. Vol. 89. No. 4. Pp. 677–687.

Anderberg A. A., Zhang X. Phylogenetic relationships of Cyrillaceae and Clethraceae (Ericales) with special emphasis on the genus *Purdiaea* Planch // Organisms Diversity & Evolution. 2002. Vol. 2. No. 2. Pp. 127–137.

Bobrov A. V. F. Ch., Romanov M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms // Botany Letters. 2019. Vol. 166. No. 3. Pp. 366–399.

Chase M. W. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. of the Lin. Soc. 2016. Vol. 181. No. 1. P. 120.

O'Brien T. P., McCully M. E. The study of plant structure principles and selected methods. 1981. № 581.4 O2.

Towe L. C. New Companion Plants: Clethra Comeback. 1996.

Wilbur R. L., Hespenheide H. A. The genus *Clethra* (Clethraceae) in the United States // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. 1967. Pp. 82–88.

РАЗДЕЛ VI

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ БИОМОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

О ТЕРМИНАХ И ПОНЯТИЯХ: БИОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ Х. РАУНКИЕРА И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И. Г. СЕРЕБРЯКОВА

Е. И. Курченко

*Московский педагогический государственный университет,
kurchenko@inbox.ru*

Приводится сравнение принципов создания системы биологических типов Х. Раункиера и жизненных форм И. Г. Серебрякова. Перечислены возможные варианты целей для использования спектров Х. Раункиера. Предложено разграничить термин «жизненная форма» на биологический тип Х. Раункиера и жизненную форму (биоморфу) И. Г. Серебрякова.

Ключевые слова: термины и понятия, биологические типы Раункиера, жизненные формы И. Г. Серебрякова.

ON TERMS AND CONCEPTS: BIOLOGICAL TYPES OF C. RAUNKIAER AND LIFE FORMS OF I. G. SEREBRYAKOV

E. I. Kurchenko

Moscow State Pedagogical University

A comparison of the principles of creating a system of biological types by C. Raunkiaer and life forms by I. G. Serebryakov is given. Possible options for using C. Raunkiaer spectra are listed. It is proposed to distinguish the term “life forms” into biological types C. Raunkiaer and life forms I. G. Serebryakov.

Keywords: terms and concepts, biological types of C. Raunkiaer, life forms of I. G. Serebryakov.

В 2010 г. в г. Кирове проходила Всероссийская научная конференция «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» и издан сборник материалов докладов «Биологические типы Христиана Раункиера и современная ботаника». В сборнике помещена статья Н. И. Шориной и Л. В. Федоровой с морфологической оценкой биологических типов Х. Раункиера по его работе 1905 г., а также ряд статей с исследованиями спектров растительности, что и послужило мне поводом для статьи.

По причине долгой изоляции отечественной науки от общемировой в XX веке учение И. Г. Серебрякова о жизненных формах и успехи биоморфо-

логии не получили известности и признания за рубежом, в отличие от биологических типов Х. Раункиера. [Как отмечала Л. М. Шафранова (2014), трагедией Ивана Григорьевича были не только ранняя болезнь и безвременная кончина (в 54 года!), но и то, что его труды не стали составной частью «воздуха» мировой науки. Т. И. Серебряковой была ясна необходимость и плодотворность взаимных контактов с западными коллегами, но железный занавес, пресечение контактов с иностранными учеными, недоступность зарубежной литературы препятствовали этому. Как пишет Л. Е. Гатцук (2009), успешный доклад Татьяны Ивановна, сделанный в 1975 г. на неожиданно разрешенном в СССР XII международном ботаническом конгрессе в Ленинграде, способствовал разработке с зарубежными коллегами программы новой секции структурной ботаники на следующий XIII конгрессе, но участвовать в нем Серебряковой Т. И. не пришлось из-за иностранного бойкота в связи с вводом советских войск в Афганистан, а на XIV съезде из-за смерти (63 года!)]].

Благодаря относительной простоте признаков биологические типы Х. Раункиера широко используются в нашей стране во флористических, экологических, биоморфологических и других исследованиях. За последние 30 лет в связи с западоманией накопилось много работ, в которых по традиции вычисляется спектр даже для небольших территорий, где заранее можно ожидать преобладание гемикриптофитов, связанных с умеренно-холодным климатом. В работах происходит смешение понятий биологических типов Х. Раункиера и жизненных форм И. Г. Серебрякова.

Например, Н. В. Лукина и др. (2010) пишут, что «тонкая реакция спектра жизненных форм ценозов на изменение условий произрастания может быть использована при изучении экологических ассоциаций и сукцессионных серий» – ссылка на И. Г. Серебрякова (1964), а в работе анализ структуры флоры проводится по биологическим типам Х. Раункиера.

Другие авторы (Таршис и др., 2010) во введении пишут, что «на протяжении последних 100 лет классификация жизненных форм растений, созданная Х. Раункиером, продолжает оставаться одной из самых популярных и наиболее часто используемых в научных исследованиях...». Для подтверждения этих слов авторы цитируют И. Г. Серебрякова (1962, с. 30), который «подчеркивает простоту, ясность и законченность системы Раункиера», и Т. И. Серебряковой (1974, с. 91), которая «отмечала чрезвычайную важность признака Раункиера, характеризующего приспособленность растений к переживанию неблагоприятного времени года». Из этих ссылок следует, что авторы, по-видимому, не помнят отношение И. Г. Серебрякова к системе Х. Раункиера и совет Татьяны Ивановны о морфологической осторожности к биологическим типам.

Мне захотелось еще раз напомнить о различиях в понятии термина «жизненная форма», о чем писала Т. И. Серебрякова (1980).

Широко используемый в публикациях термин «жизненная форма» (англ. “life form”) – синоним двух понятий – «биологических типов» Х. Раункиера (Raunkiaer, 1904, 1905; Шорина, Фёдорова, 2010) и «жизненных форм»

И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1962, 1964). Смещение понятий связано с изданием трудов Раункиера в разных странах и разным переводом термина. В работах, изданных в Дании в 1904 и 1905 гг. (Raunkiaer, 1904, 1905), термин имеет свое первоначальное значение “biologiske Typer”, изданной во Франции (Raunkiaer, 1905) на французском языке имеет то же значение – “types biologiques”, а в труде, опубликованном в Копенгагене (Raunkiaer, 1907), биологические типы названы как “livs former”. В объемном томе, насчитывающем 632 стр., изданном в Оксфорде в 1934 г. (Raunkiaer, 1934), где собраны все работы Х. Раункиера (!), касающиеся разработки учения о биологических типах [большинство работ опубликовано в Дании, две во Франции и одна в Германии] и переведенные на английский язык, биологические типы названы как “life-form” через дефис, в отличие от “growth form” или “growth habit” – форма роста (Серебрякова, 1980), как назывались обычные жизненные формы в английском языке. Последний перевод термина как “life form” – раздельно в два слова без дефиса, постепенно вошел в употребление в англоязычной литературе, а затем перешел и в русскоязычную, внося путаницу.

Чтобы глубже понять назначение и использование биологических типов, остановимся на истории его создания. Великий датский ученый Христен Раункиер (1860–1938 гг.) всю свою жизнь проводил в многосторонних исследованиях растительного мира (Байков, Байкова, 2010). В первые годы его интересовали ландшафтные и геоботанические исследования Голландии, затем Дании, и в 1899 г. он издал I том «Естественной истории цветковых растений флоры Дании». По глубине и оригинальности этот труд до сих пор не имеет себе равных. Кроме традиционного таксоно-географического описания, каждый вид исследован с эколого-морфологической точки зрения и содержит сведения о способах приспособления растений к почвенно-климатическим условиям страны, способам перезимовки, функционированию почек возобновления и развитию побегов и др. В ходе описания видов Х. Раункиер обратил внимание на разные приспособления растений к выживанию в зимний период. Данные наблюдения, пополненные изучением богатого материала в трудах морфологов XIX века – Ирмиша, А. Брауна, Арешоуга и Варминга, легли в основу разработанной им системы биологических типов растений, которая, по его мнению, должна иметь прикладной характер и быть полезна для разведения растений в культуре, а также для морфогенетического анализа таксонов. Это система была издана в Дании в 1904 и 1905 гг. в работе «Биологические типы для географической ботаники». При выборе признаков для классификации из всех морфологических особенностей Х. Раункиер выбрал лишь один – положение почек или верхушек побегов по отношению к поверхности почвы в течение неблагоприятного времени года (холода или засухи). Система имела 5 типов: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты. В 1907 г. она была значительно детализирована (Raunkiaer, 1907). Так фанерофиты были подразделены на 15 подтипов по высоте растений, ритму развития листьев (вечнозеленые или листопадные), по степени защищенности почек (с чешуями или без чешуй). Кроме древесных, сюда

были включены суккулентно-стеблевые (например, гигантские до 15 м высоты кактусы) и эпифитные фанерофиты (например, лианы или длиннопобеговые травы). Хамефиты подразделены на 4 подтипа, а гемикриптофиты на 3 подтипа и 9 более мелких подразделений. Всего оказалось 30 типов и подтипов.

Биологические типы Раункиер рассматривал как результат приспособления растений к климатическим условиям страны, возникший в ходе исторического развития. В этой связи он считал, что они могут служить индикатором климата, а само учение следует использовать в ландшафтной географии растений – самостоятельной дисциплине, исследующей показатели фитоклимата в той или иной стране. Определяющими климатическими факторами он считал два: ежемесячную температуру воздуха и количество атмосферных осадков, которые в виде двух кривых изображались на его графиках.

Для определения фитоклимата выделенные ранее 30 типов и подтипов были укрупнены до 10 групп и получили условные обозначения (табл. 1).

Таблица 1

Биологические типы Х. Раункиера (Raunkiaer, 1908)

	Суккуленты	S
	Эпифиты	E
Выше 30 м	Мегафанерофиты	MM
8 м	Мезофанерофиты	MM
2 м	Микрофанерофиты	M
0,25 м	Нанофанерофиты	N
Ниже 0,25 м	Хамефиты	Ch
На поверхности почвы	Гемикриптофиты	H
	Геофиты	G почки возобновления в почве
	Гелофиты	NN вегетативные побеги воздушные
	Гидрофиты	NN вегетативные побеги в воде
	Терофиты	Th возобновление семенами

Процентное соотношение этих групп, характерное для флоры изучаемой территории, Х. Раункиер назвал **биологическим** или **фитоклиматическим спектром** локальной территории.

Очевидно, что для определения локального спектра нужно сравнить его с каким-либо эталонным спектром, поэтому в качестве эталонного Х. Раункиер решил вычислить среднестатистический биологический спектр флоры Земли, назвав его «**нормальным спектром**». Для его построения он в 1908 г. проанализировал списки видов из Indexkewensis (1906, 1904, 1908) сначала для 400 видов. Виды он выбирал в определенном порядке. Первые 100 видов он начал анализировать со стр. 150, вторую сотню через 250 стр., затем третью также через 250 стр. и также четвертую, получив список из 400 видов, которые проанализировал по 10 биологическим типам. Для каждого типа вычислил среднестатистические значения и получил первый нормальный спектр (Raunkiaer, 1908). В 1916 г. он решил проанализировать следующие 600 видов и построил второй среднестатистический спектр для 1000 видов (Raunkiaer,

1918). [В работе приводятся статистические формулы для вычислений средних значений отдельных типов. Заметим, что Раункиер впервые в экологии применил статистический метод]. Сравнение спектров, построенных по 2 вариантам, показало их сходство. Состав биологических типов в нормальном спектре следующий: фанерофиты составляют 46 %, хамефиты 9 %, гемикриптофиты 26 %, криптофиты 6 % и терофиты 13 %. При определении климата какой-либо области конкретный биологический спектр нужно сравнивать с нормальным спектром. Если в локальном биологическом спектре фанерофиты составляют 50 %, т. е. выше, чем в нормальном спектре, то Х. Раункиер относил эту область к фитоклимату фанерофитов.

Х. Раункиер провел громадную работу по изучению флор от экватора до северного полюса и показал, что в тропической зоне климат фанерофитный, в субтропической зоне – терофитный, в умеренно-холодной – гемикриптофитный, а в холодных полярных странах – хамефитный.

И. Г. Серебряков (1962) высоко оценил эту систему, которая резко отличалась от многих предыдущих систем классификаций жизненных форм растений, считал, что она имеет эколого-физиономический и морфолого-биологический характер и служит средством характеристики климата различных районов. [Некоторые авторы в настоящее время предлагают биологические типы Раункиера именовать «климаморфами» (Матвеев, 2010). Предложение логически правильное, но не стоит давать новые термины уже существующим – биологическим типам].

Система Х. Раункиера нашла широкое применение в ботанико-географических и экологических работах, но в то же время подвергалась серьезной критике (Серебряков, 1962). Основные критические замечания сводились к следующему. 1) Соотношение биологических типов определяется не только климатом, но и историей развития флоры. Например, бореальные леса Сибири и тропики Южной Америки относятся к одному фитоклимату фанерофитов, однако, как климаты, так и соотношения биологических типов весьма различны. Адамсон (Adamson, 1939) исследовал биологические спектры пустынь Азии, Южной и Северной Африки, Америки и Австралии и пришел к выводу, что при сходстве климата наблюдаются существенные различия биологических спектров. 2) Соотношения биологических типов в некоторых случаях определяются почвами, а не климатом, как в саваннах Бразилии (Warming, 1908). 3) Неприложимость системы к некоторым странам, например, Новой Зеландии. 4) Гетерогенный характер хамефитов. 5) Смещение морфолого-экологических, физиономических и систематических признаков классификации и др.

По словам Т. И. Серебряковой (1972, с. 117) «классификация остается весьма популярной. Однако основные подразделения классификации настолько сборны, что каждый автор (начиная с самого Раункиера) непрерывно подразделяют их по каким-либо дополнительным признакам. Необходимы коррективы в толковании раункиеровских групп, если учесть, что у одного и

того же вида почки возобновления могут располагаться и над землей и под землей, как например, у брусники».

Приемлемость системы Х. Раункиера одними ботаниками и отрицание другими, например авторами, изучавшими одну и ту же тропическую зону, привели к необходимости обсуждения вопроса о применимости биологических типов, который состоялся на специальном коллоквиуме в 1965 г. в Монпелье (Montpellier, 1966, цит. по: Серебрякова, 1972).

Выяснилось, что авторы, которые пользуются классификацией Х. Раункиера, вкладывают в нее каждый свой смысл. Подводя итоги обсуждения, председатель Mangenot (1969) подчеркнул, что, несмотря на принятие за основу подразделений Х. Раункиера лишь одного структурно-экологического признака, каждое подразделение может характеризоваться комплексом других признаков, коррелятивно связанных с ним. А также, что биологические типы Раункиера – это «универсальная реальность», основные модели структуры растений, дифференцировавшиеся в истории Земли и повторяющиеся в пределах каждого крупного таксона (плауновые, членистые, папоротники, а также крупные семейства или порядки цветковых), где может быть представлена вся гамма раункиеровских групп, независимо от области распространения и климатических условий (например, пальмы – представлены все группы, кроме терофитов).

И. Г. Серебряков, в отличие от Х. Раункиера подошёл к исследованию и классификации жизненных форм с морфолого-экологической и исторической точек зрения. Согласно одному из последних его определений, эколого-морфологически жизненная форма определяется как «своеобразный общий облик (габитус), определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» (Серебряков, 1962, с. 69).

И. Г. Серебряков, соглашаясь в правильности системы Х. Раункиера, как отражении основных этапов эволюции жизненных форм от деревьев до травянистых однолетников, при обсуждении своей классификации делает критические замечания к отдельным типам. Например, подразделение фанерофитов Х. Раункиера по высоте (нано-, мезо-, микро-) носит произвольный характер, поэтому, все древесные растения в системе И. Г. Серебрякова подразделены на деревья (I тип), кустарники (II тип) и кустарнички (III тип).

Хамефиты Х. Раункиера – сборная группа, в которую входят древесные и травянистые растения, приуроченные к разным климатическим областям (например, подушки, полукустарники). В системе И. Г. Серебрякова они отнесены в более естественные типы полукустарников и полукустарничков (один тип IV) и поликарпические травы (V тип), а в них группа Г – подушко-видные растения.

Выделение гемикриптофитов и криптофитов Х. Раункиера, по мнению И. Г. Серебрякова, вряд ли оправдано. Целесообразнее говорить о типе поликарпических травянистых растений (V тип), весьма разнообразном в экологическом и морфологическом отношении. Эволюция их шла не только в сторону сокращения длительности жизни, но и способов вегетативного размножения растений: 1) усиление вегетативного размножения с образованием специализированных органов и 2) ослабление с образованием олигокарпиков и монокарпиков вплоть до однолетников. Обе тенденции связаны с ухудшением условий произрастания: первая связана с холодным климатом и избыточным увлажнением, вторая всегда с усилением аридности.

В классификации жизненных форм И. Г. Серебряковым использованы четкие критерии, главный из которых – характер нарастания и длительность жизни скелетных побегов. Огромный вклад Ивана Григорьевича в учение о жизненных формах у растений, по представлению Л. М. Шафрановой (2004), состоит в том, что он ощутил их динамичность и за формой взрослого сформированного растения видел процесс её становления (морфопроецесс). Методика изучения жизненных форм включает исследование не только взрослых растений, но и их морфогенез в онтогенезе от проростка до сенильного состояния. Серебряков И. Г. впервые разработал новые методы исследования жизненных форм, используя структурный анализ и применив его в изучении онтогенеза.

Исследование жизненных форм в дальнейшем получило название биоморфологии, которая интенсивно развивалась в разных направлениях с середины XX–начала XXI века, о чем говорит библиографический указатель публикаций, составленный Т. А. Безделева (2012), показала немалое влияние на развитие современной экологии растений и животных и стала общебиологической наукой (Шафранова и др., 2009).

Возвращаясь к биологическим типам Х. Раункиера, отметим, что из отечественных ботаников только М. В. Сенянинова-Корчагина (1949) использовала биологические типы Х. Раункиера для определения особенностей фитолимата. Объектом ее исследования послужили группы ассоциаций лесов, лугов и болот Ленинградской и смежных областей, в которых она нашла отличия в биоспектрах и их фитолиматической принадлежности. За основу она взяла основные биологические типы Х. Раункиера, значительно дополнив их. В типе фанерофиты выделены подтипы вечнозеленые или летнезеленые, у хамефитов также подтипы вечнозеленые или летнезеленые. Наиболее подробно разделены гемикриптофиты, у которых выделено 10 подтипов: 1) вечнозеленые розеточные с корневищами или с побегами, или дерновинные или рыхлокустовые; 2) летнезеленые розеточные и рыхлокустовые или розеточные и дернинные с корнями или с побегами; 3) летнезеленые, зимующие только почками на корневище или на корне. Геофиты корневищные или луковично-корневищные, или с клубнями. Геофиты и гигрофиты с корневищами. Гидрофиты. Терофиты.

В отличие от Х. Раункиера, который в определении фитолимата исходил лишь из подсчета видов биологических типов, М. В. Сенянинова-Корчагина учитывала также их процентное соотношение, степень обилия видов и процент ассоциаций, в которых они встречаются, т. к. играет роль не только число видов, но и численность индивидов одного вида.

Анализ биоспектров ассоциаций этой умеренно холодной зоны показал, что они соответствуют 4 фитолиматам: бореально-фанерофитному, неморально-фанерофитному, мезофитно-гемикриптофитному и ксерофитно-гемикриптофитному. Ленинградская область относится к переходному бореально-фанерофитному климату, а Псковская и Новгородская области – к переходному бореально-неморально-фанерофитному.

Публикации современных авторов, исследующих спектры биологических типов Х. Раункиера, можно разделить на 3 группы: 1) сравнительные исследования флор фитоценозов и выявление их различий; 2) исследования спектров заповедников и национальных парков; 3) создание спектров других территорий.

Так Н. В. Лукина и др. (2010) проводили исследования растительности на золоотвалах тепловых электростанций в Свердловской и Челябинской областях, которые расположены в различных зонально-климатических условиях Среднего и Южного Урала: подзоне средней и южной тайги и лесостепной зоне. Сравнение спектров биологических типов показало, что от таежной зоны к лесостепной уменьшается доля фанерофитов и геофитов и увеличивается доля гемикриптофитов. Формирование растительности сопровождается ее ксерофитизацией за счет лугово-степных видов. Таким образом, спектр биологических типов отражает зонально-климатические условия обитания, что было сформулировано Х. Раункиером.

А. А. Нотов, В. А. Нотов и А. В. Павлов (2010) исследовали флористический состав трех болотных массивов национального парка «Завидово» Тверской области. Для каждого массива получены спектры биологических типов. Наибольшее значение в спектрах имеют фракции хамефитов, нанофанерофитов и гелофитов, но доленое участие отдельных групп на каждом болотном массиве различно, что обусловлено условиями местообитания, спецификой растительного покрова, разной степенью полноты комплексов видов олиготрофных и минеротрофных болот. На олиготрофных сфагновых болотах ведущую роль играют хамефиты, а на эвтрофных низинных и переходных болотах – гелофиты и нанофанерофиты. Роль биологических типов во флорах болотных массивов национального парка важна при выяснении их природоохранной ценности. Таким образом, в условиях одной климатической зоны можно выявить специфику отдельных фитоценозов одной крупной формации.

Оригинальное исследование Т. А. Палкиной (2010) посвящено сегетальной флоре агроценозов Рязанской области. Изучены 343 агроценоза, которые отличаются культурами (озимые, яровые, многолетние) и агротехническими приемами возделывания (сплошной сев, пропашные и др.). Выяснено, что в агроценозах яровых культур преобладают терофиты, которых больше

чем в озимых. Гемикриптофиты преобладают в агроценозах многолетних трав, а геофиты (корневищные и корнеотпрысковые растения) в той или иной степени встречаются в посевах всех культур. Составлены спектры биологических типов для разных вариантов культур и агротехники. Ценность спектров в том, что они позволяют судить об особенностях агротехники для разработки мер борьбы с конкретными группами видов, для целей мониторинга и сравнительного анализа с другими регионами.

Серия публикаций посвящена спектрам биологических типов локальных флор особо охраняемых природных территорий: заповедников, национальных парков и др. Например, «Медведский бор» и «Бушковский лес» (Пересторонина, 2010), «Серебряный бор» (Федорова, Павлова, 2010), «Святые горы» (Шпилевая, 2010), лесонасаждения Одесской области (Бондаренко и Васильева, 2010). В работах отмечается преобладание гемикриптофитов, которые характеризуют умеренно-холодный климат. Состав спектров отдельных территорий отличается в зависимости от экологических условий или антропогенного воздействия. Например, увеличение доли терофитов (16,6 %) и фанерофитов (16,1 %) в «Серебряном бору» связано с антропогенным воздействием и интродукцией деревьев, большое участие гелофитов и гидрофитов в «Святых горах» (33 %) связано с влиянием реки Северский Донец. Высокий процент гемикриптофитов выявлен в лесонасаждениях Одесской области и наибольшее их участие зафиксировано в сосновых посадках (62,2 %). В перечисленных природных территориях из-за относительной простоты методики определения спектров биологических типов Х. Раункиера их можно использовать для экспресс оценки состояния растительности при мониторинге.

С. З. Борисова (2010) исследовала спектры биологических типов степных растений, интродуцированных в Ботаническом саду Якутского государственного университета. С целью выяснения приспособительной способности интродуцированных растений к суровым климатическим условиям Якутии. Построенный спектр показал преобладание гемикриптофитов (58 %), большое участие геофитов (22 %) и хамефитов (15 %), и незначительное – терофитов (3 %) и фанерофитов (2 %). Состав спектра подтвердил принадлежность к климату гемикриптофитов, характерному для умереннохолодного климата, с другой стороны он соответствовал бы рекомендации Х. Раункиера для целей интродукции в соответствии с его первоначальным решением о назначении спектров для ботанических садов.

Значительная работа проведена авторами, исследовавшими биологические спектры Х. Раункиера в высокогорьях (табл. 2).

Так, С. О. Омарова и А. Аликичев (2010) изучали фитоценозы на трех платообразных поднятиях Внутреннего Дагестана, разделенных глубокими ущельями. Они представляют интерес в связи с формированием растительности в условиях эколого-географической изоляции. К сожалению, дается общий спектр и скромные замечания без обсуждения, что на Хунзахском плато доминируют гемикриптофиты, криптофиты и терофиты, на Гунибском – фанерофиты, а на Кегерском – хамефиты.

Спектры биологических типов Раункиерав высокогорных районах

Местонахождение авторы	Число видов	Биологический тип, %				
		Ph	Ch	H	Cr	Th
Внутренний Дагестан С. О. Омарова, А. Аликичев (2004) 1300–2350 м над ур.м.	827	5,3	3,7	45,0	30,7	15,2
Южный Дагестан А. М. Халидов (2004)	251	3,5	12,7	76,4	3,1	3,9
Армения В. Е. Восканян (2004) 3000 м над ур.м.	276	-	1,5	65,9	28,3	4,3
Тибет Т. Г. Елумеева, Д. К. Текеев, У. Янь, Ван Чень (2010) 3940–3965 м над ур.м.	107	10,0	2,0	67,0	14,0	7,0

В работах А. М. Халидова (2004) и В. Е. Восканяна (2004) приводятся биологические спектры без их анализа. Сравнение спектров говорит об относительном сходстве доли гемикриптофитов (характеризующих климатические условия) и низком участии терофитов (слабая нарушенность травостоя), а также сходстве числа видов.

Т. Г. Елумеева и др. (2010) исследовали высокогорные пастбища яков на востоке Цинхай-Тибетского нагорья и для каждого из растительных сообществ составляли спектр биологических типов Х. Раункиера. В дальнейшем составили общий спектр и сравнивали его со спектром альпийских сообществ Цинхай-Тебердинского нагорья, субнивальных экосистем Центрального Кавказа и высокотравных лугов Киргизского хребта. Во всех сообществах преобладали гемикриптофиты (84 % на Центральном Кавказе, 70 % в Киргизии). Отличия спектров от Тебердинского нагорья заключались в наличии фанерофитов (связано с положением пробных площадок недалеко от верхней границы леса) и большим участием терофитов – 7 % против 2 %, что связано с большей пастбищной дигрессией и нарушенностью травостоя. Видовой состав сообществ этих сообществ различен и общие виды единичны.

Сравнение приведенных выше спектров высокогорных фитоценозов затруднено в связи с субъективностью выделения биологических типов, но несомненно можно отметить явное преобладание гемикриптофитов с высокой долей участия 65,9–76,4 % в альпийском поясе Армении, на нагорье Тибета и в Южном Дагестане, а со ссылкой на работу Т. Г. Елумеевой и др. до 84 % на Центральном Кавказе. Так как биологические типы Х. Раункиера следует рассматривать как экологические группы по отношению к неблагоприятным периодам года, то повышение состава гемикриптофитов в высокогорьях по сравнению с равнинами, говорит о связи большей продолжительности неблагоприятного периода и большем числе адаптировавшихся видов растений.

Следует остановиться еще на двух интересных с методической точки зрения работах, в которых представлены спектры биологических типов Х. Раункиера и жизненных форм И. Г. Серебрякова.

Т. М. Гаврилова и О. В. Чередниченко (2018) изучили разнообразие жизненных форм травяной растительности Полистовского заповедника (Псковская область). Исследованы 4 класса растительности, в которых выделено 8 биологических типов Х. Раункиера. Анализ биологических типов флористического состава изученных фитоценозов показал их сходство. В спектрах преобладали гемикриптофиты от 56,0 до 81,3 %, что характерно для умеренно холодного климатического пояса. Второе место занимали терофиты от 9,3 до 11,8 %, повышение их доли отмечено в рудеральном сообществе *Artemisietea vulgaris*.

По системе И. Г. Серебрякова во флористическом составе исследуемых фитоценозах выделено 35 (!) жизненных форм. В их спектрах преобладали гипогегенно длиннокорневищные травянистые многолетники – 40 видов – 19 %, приуроченные к богатым незасоленным почвам на послелесных лугах класса *Molinio-Arrhenatheretea*. Часть их, по-видимому, выходцы из прежде существовавшего здесь леса. Снижение их доли в процентном отношении 19 % по сравнению с 34,4 % в *Artemisietea vulgaris* связано с развитием эпигегенно-короткорневищных многолетников (24 вида – 11,4 %). Многообразие жизненных форм отражает многообразие условий их становления и гетерогенность местообитаний. Можно продолжить анализ жизненных форм с точки зрения происхождения в данных фитоценозах и индикаторном значении эколого-фитоценологических условий местообитания, в отличие от анализа биологических спектров.

В работе Т. А. Полянской (2009) также представлены спектры биологических типов Х. Раункиера и жизненных форм по И. Г. Серебрякову (1964) и Т. И. Серебряковой (1972) в бореальной эколого-ценотической группе, которая объединяет виды растений, связанные с фитогенезисом темнохвойных лесов гумидных стран Евразии. Спектр биологических типов 90 бореальных видов показал преобладание гемикриптофитов (54,44 %), которые сформировались в умеренно-континентальных эколого-географических условиях, и позволяет глубже понять связь с геоисторическими условиями на территории размещения.

В спектре жизненных форм бореальной эколого-ценотической группы лидирующее положение занимает группа столонообразующих и ползучих многолетников – 28 видов (31,11 %). Второе место – кистекорневые и коротко-корневищные растения – 23 вида (25,55 %). Группа стержнекорневых, как и рыхлокустовых растений, составляет по 4,44 %. Клубнеобразующие 1,11 %. Преобладающее число вегетативно-подвижных жизненных форм характеризуют экологические особенности субстратов и имеют индикационное значение.

Среди современных авторов критически к системе Х. Раункиера относится Л. А. Кузнецов (2004). Он обращает внимание, что многие современные

авторы сглаживают разницу между близкими типами, что подчеркивает расплывчатость их границ. Замечания об экологических группах Х. Раункиера при использовании их во флористических исследованиях находим в работах М. И. Попченко (2010) и А. В. Щербакова (2010).

Итак, следует разграничить понятие «жизненная форма»: принять термин биологические типы в исторически первоначальном их значении (Raunkiaer, 1904, 1905) и жизненные формы (биоморфы) И. Г. Серебрякова (1962, 1964). Учение о биологических типах растений Х. Раункиера как показателе фитоклимата в крупных растительно-климатических зонах, получило дальнейшее развитие в нашей стране. Цитируемые здесь авторы используют спектры для анализа локальных флор растительности и отдельных фитоценозов, включая агроценозы, для эколого-ценотических групп и даже для интродуцированных растений в ботанических садах.

Как показал анализ, спектры биологических типов возможно использовать: для сравнения фитоценозов, если они резко отличаются экологическими условиями и видовым составом, или расположены в разных зонально-климатических районах; для экспресс оценки доли участия групп при мониторинге растительности заповедников, национальных парков, агроценозов и других территорий; для анализа эколого-ценотических групп, которые позволяют понять связь с геоисторическими условиями на территории размещения. Сравнения спектров, полученных разными авторами, затруднены из-за отсутствия четких границ между биологическими типами.

И. Г. Серебряков, высоко оценив систему Х. Раункиера, учел ее недостатки и создал классификацию жизненных форм с эколого-морфологической и исторической точек зрения. Он неоднократно отмечал важность изучения жизненных форм в различных фитоценозах, которое способствует более глубокому познанию структуры, динамики, исторического развития растительных сообществ и их взаимосвязи со средой. Исследования многих авторов подтвердили предвидение И. Г. Серебрякова.

Библиографический список

В целях экономии места, сначала приводим *Статьи из сборника* «Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника» // Материалы Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера» / под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров, 2010. 419 с.

Шорина Н. И., Фёдорова Л. В. Биологические типы растений Х. Раункиера (по работе 1905 года). С. 19–31.

Байков К. С., Байкова Е. В. Жизнь и творческий путь Христена Христиансена Раункиера (29 марта 1860 – 11 марта 1938). С. 6–19.

Бондаренко Е. Ю., Васильева Т. В. Изменение соотношения жизненных форм растений в различных типах лесонасаждений степной зоны Одесской области. С. 50–52.

Борисова С. З. Жизненные формы степных растений Центральной Якутии. С. 53–54.

Елумеева Т. Г., Текеев Д. К., У Янь, Ван Чень Спектры жизненных форм Х. Раункиера на высокогорных пастбищах яков на востоке Цинхай-Тибетского нагорья. С. 70–74.

Лукина Н. В., Глазырина М. А., Филимонова Е. И., Чибрик Т. С. Структура растительных сообществ золоотвалов Урала по жизненным формам Раункиера. С. 81–86.

Нотов А. А., Нотов В. А., Павлов А. В. Биоморфологические спектры флор болотных массивов национального парка «Завидово». С. 87–94.

Палкина Т. А. Система жизненных форм Х. Раункиера в анализе сегетальной флоры. С. 94–97.

Пересторонина О. Н. Биоморфологический анализ флоры ООПТ «Медведский бор» и «Бушковский лес». С. 97–100.

Фёдорова Л. В., Павлова Л. В. Спектры жизненных форм растений ООПТ «Серебряный Бор». С. 100–104.

Шпилевая Н. В. Биоморфологический анализ флоры национального природного парка «Святые горы» с использованием системы жизненных форм Х. Раункиера. С. 110–111.

Щербаков А. В. Об отечественной специфике использования классификации жизненных форм Х. Раункиера при анализе флор. С. 112–115.

Матвеев Н. М. Новые подходы к жизненным формам растений. С. 165–169.

Попченко М. И. Методические проблемы использования системы жизненных форм растений Х. Раункиера при флористических исследованиях. С. 170–174.

Таршис Л. Г., Таршис Г. И., Морозова Л. А. Комплексный подход к идентификации жизненных форм растений, обитающих в экстремальных условиях Заполярья. С. 385–391.

Статьи из других изданий

Безделева Т. А. Экологическая морфология сосудистых растений. Библиографический указатель литературы на русском языке (с начала XX века по 2010). Владивосток: Дальнаука, 2012. 511 с.

Восканян В. Е. Жизненные формы растений верхней части альпийского и субальпийского поясов Армении // Тр. VII междунар. конф. по морфол. раст., посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 58–59.

Гаврилова Т. М., Чередниченко О. В. Спектры жизненных форм классов травяной растительности охранной зоны Полистовского заповедника // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы VII междунар. конф. (к 90-летию со дня рождения проф. А. Г. Еленевского. М.: МПГУ, 2018. С. 155–157.

Гатцук Л. Е. Вклад Т. И. Серебряковой в развитие биоморфологии и морфологии растений // Тр. VIII междунар. конф. по морфол. раст., посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. Т. 2. М., 2009. С. 332–338.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. М.: Дубна, 2017. 325 с.

Кузнецов Л. А. Еще раз об экологических группах Раункиера // Тр. VII междунар. конф. по морфол. раст., посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 133–134.

Омарова С. О., Аликичев А. Анализ биоморф локальных фитоценозов Внутреннего Дагестана. // Тр. VII междунар. конф. по морфол. раст., посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 188–189.

Полянская Т. А. Разнообразие жизненных форм растений в бореальной экологическо-ценотической группе // Тр. VIII междунар. конф. по морфол. раст., посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. Т. 2. М., 2009. С. 144–146.

Сенянинова-Корчагина М. В. Фитоклимат Ленинградской и смежных с ней областей // Уч. зап. ЛГУ. 1949. № 124. С. 169–254.

Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина. Т. 37. Вып. 2. М., 1954. С. 21–89.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: «Высшая школа», 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. Полевая геоботаника. Т. 3. М.-Л.: Наука, 1964. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. М., 1972. С. 84–169.

Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75–86.

Халидов А. Д. Жизненные формы петрофитов Транссамукрских высокогорий Южного Дагестана // Тр. VII междунар. конф. по морфол. раст., посвящ. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 253–254.

Шафранова Л. М. Иван Григорьевич Серебряков – человек и ученый (к 90-летию со дня рождения) // Бюлл. МОИП. 2004. Т. 109. Вып. 4. С. 65–70.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е., Шорина Н. И. Биоморфология растений и её влияние на развитие экологии. М., 2009. 85 с.

Adamson R. S. The classification of the life forms plants // Bot. Rev. 1939. Vol. 5. No. 10. Index Kewensis Plantarum Phanerogamarum: Supplementum I. 1886–1895. Oxford, 1906. Supplementum II. 1895–1900. Oxonii, 1904. Supplementum III. 1901–1905. Oxonii, 1908.

Mangenot G. “Candollea”. 1969. Vol. 24. No. 2. Pp. 279–294.

Montpellier Colloque de morphologie (Les types biologiques) // Bull. Soc. Bot. France 1966. 113 mem. Pp. 1–234.

Raunkiaer C. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

Warming E. Ericineae (Ericaceae, Pyrolaceae): Morphology and Biology. The structure and Biology of Arctic Flowering Plants. I. “Medd. om Grönland”. 1908. Vol. 36.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗНАНИЙ О БИОМОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ИХ РАЗВИТИЯ

Е. В. Зубкова¹, П. В. Фролов¹, Л. А. Жукова

*¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения
Российской академии наук, ФИЦ ПНЦБИ РАН,
zubkova@pbcras.ru, frolov@pbcras.ru*

В работе приводятся данные, необходимые для параметризации компьютерной программы CAMPUS, позволяющей визуализировать онтогенез растений и исследовать влияния их морфологического строения на скорость занятия территории при вегетативном разрастании; межвидовую и внутривидовую конкуренцию.

Ключевые слова: травянистые растения, кустарнички, модель CAMPUS.

THE USE OF KNOWLEDGE ABOUT PLANT BIOMORPHOLOGY IN MODELING THEIR DEVELOPMENT

E. V. Zubkova¹, P. V. Frolov¹, L. A. Zhukova

*¹Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Science of
the Russian Academy of Sciences, PBCR RAS*

The article presents the data necessary for parameterization of the CAMPUS computer program, which allows visualizing plant ontogenesis and investigating

the influence of their morphological structure on the rate of settlement of the territory during vegetative overgrowth; interspecific and intraspecific competition.

Keywords: herbaceous plants, dwarf shrubs, CAMPUS model.

Развитие биоморфологии растений в России неразрывно связано с работами Татьяны Ивановны Серебряковой и Ивана Григорьевича Серебрякова. Их публикации (<https://istina.msu.ru/profile/sti1922/>) посвящены результатам изучения строения, формирования и эволюции органов растений. Биоморфологические исследования стали основой для создания концепции дискретного описания онтогенезов (Уранов, 1975), выделения архитектурных моделей растений (Серебрякова, 1977) и развития представлений о модульной организации растений (Шафранова, 1980; Заугольнова и др., 1988; Гатцук, 1994; Современные..., 2008). Одним из практических применений этих работ стало создание компьютерной программы CAMPUS (Cellular Automata Model of Plants' United Spread) (Свидетельство..., 2016). В модели используется несколько методов моделирования: моделирование матриц, L-систем и клеточных автоматов. Генетические видоспецифичные особенности определяются для каждой стадии онтогенеза (L-системы), в то время как их реализация для определенных особей в процессе моделирования зависит от внешних условий (клеточные автоматы) (Frolov et al., 2020 a, b). Первые подходы к созданию такой модели относятся к 1988 году (Комаров, 1988).

Программа предназначена для решения следующих задач.

1. Сбор и сохранение данных об онтогенезах растений в разных экологических условиях (Фролов, 2016; Frolov et al., 2020 a, b). Так, в каждом из онтогенетических состояний сохраняются сведения о размере и форме вертикальной проекции растения (парциального образования) на поверхность почвы (фитогенное поле); высоте расположения вегетативных органов растения; длине и ветвлении корневищ; расположении зон вегетативного разрастания и возобновления; сроках образования рамет; процессе и сроках отмирания растения. Кроме длительности онтогенетических состояний развитие растения моделируется по правилам матрицы переходов между онтогенетическими состояниями. Для разных схем развития растений сохраняются данные об экологических условиях, для которых были внесены данные о растении: освещенности, влажности почвы, богатстве почвы азотом.

2. Исследование влияния морфологического строения растения на скорости занятия территории при вегетативном разрастании с учетом длины и ветвления корневища; межвидовой и внутривидовой конкуренции (Зубкова и др., 2016; Frolov et al., 2020 b).

3. Модель может быть применена для анализа практических вопросов восстановления популяций растений после разрушения их среды обитания.

4. Результаты серии имитационных экспериментов с использованием модельной системы EFIMOD – CAMPUS-S – Romul_Hum позволяют проанализировать влияние пространственной неоднородности на динамику и видо-

вую структуру лесной наземной растительности, а также на запасы С и N в лесных почвах (Зубкова и др., 2022).

5. Параметризация модели способствует проведению дополнительных исследований для более полного понимания строения и развития растений, а также определению экологических условиях их жизни (Frolov et al., 2021).

Параметризации модели происходит следующим образом: в блоке Онтогенетические строения (рис. 1) вносится латинское название растения, выбирается цвет отображения схем развития – более темный тон отображать надземные побеги, более светлый его оттенок автоматически будет назначен для подземных побегов (корневищ, клубней и т. п.).

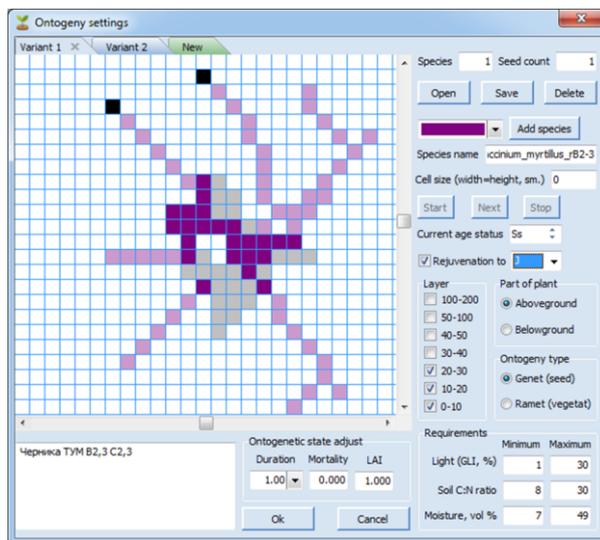


Рис. 1. Онтогенетические параметры Блоки модели CAMPUS «Онтогенетические параметры»

Данные об освещенности (% от полной освещенности), влажности почв (объемные %), соотношение С : N в почве (в горизонте A1). Далее последовательно от проростка до сенильного состояния изображается вертикальная проекция растения (парциального образования) на поверхность почвы. Указывается высота расположения фотосинтезирующих органов. Для каждого онтогенетического состояния указывается: его длительность (в долях вегетационного сезона), смертность, листовой индекс (LAI). После сохранения сведений о генете, могут быть внесены все перечисленные данные для раметы.

Данные о возможных последовательностях онтогенетических состояний в долях от единицы вносятся в Матрицу переходов (рис. 2).

В блоке «Общие сведения» задаются размер площадки, состав популяции на первом шаге, условия освещенности, влажности почвы и температуры (рис. 3).

Внесенные таким образом сведения об онтогенезе растения позволяют имитировать его развитие и наблюдать разрастание на площадке, отмирание и конкуренцию за пространство.

В блоке «Результаты» происходит визуализация развития особей и приводятся графики онтогенетического спектра растений по годам (рис. 4, 5).

Transition probabilities of species "Vaccinium_myrtillus_rB2-3"

	Se	P	J	Im	V	G1	G2	G3	Ss	S
Se	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
P	0.000	0.500	0.500	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
J	0.000	0.000	0.100	0.800	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Im	0.000	0.000	0.000	0.000	0.900	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000
V	0.000	0.000	0.000	0.000	0.500	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100
G1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	0.200	0.200	0.200	0.200
G2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.300	0.300	0.200	0.200
G3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	0.600	0.200
Ss	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.600	0.400
S	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.100	0.900

Рис. 2. Блок модели CAMPUS:
«Матрица переходов онтогенетических состояний»

Field settings

General settings

Name of the output file: 15.32.50

Number of cells (X = Y): 250

Stand density (Ha⁻¹): 1 000

Manual random seed: 0

Input files

- Climate: 5.000 Moisture variation, %
- Light: 50.000 Light variation, %
- C:N ratio

Vaccinium_myrtillus_rB2-3

	Se	P	J	Im	V	G1	G2	G3	Ss	S
Count	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Comments to the simulation

Рис. 3. Блок «Общие сведения» модели CAMPUS

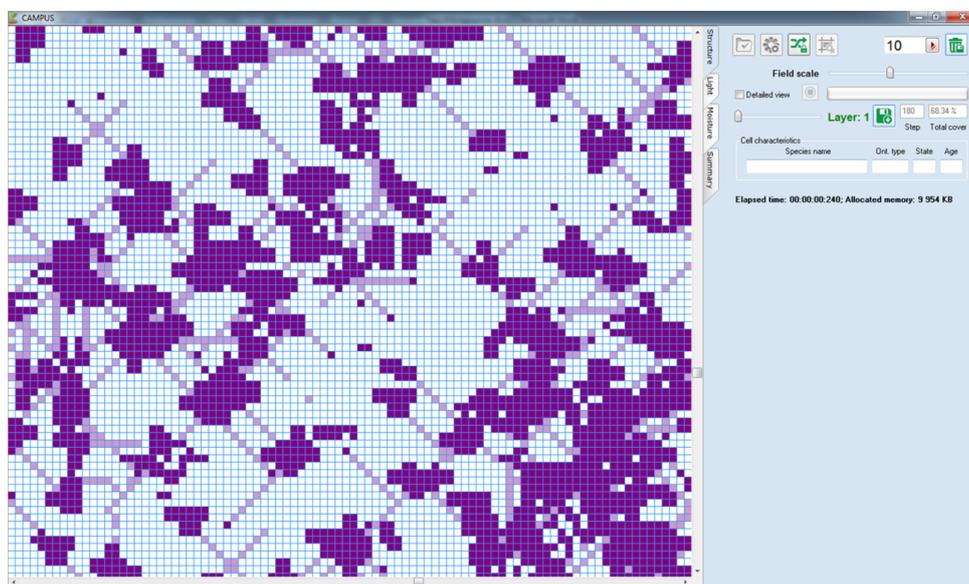


Рис. 4. Блок «Результаты» визуализация роста модельного растения

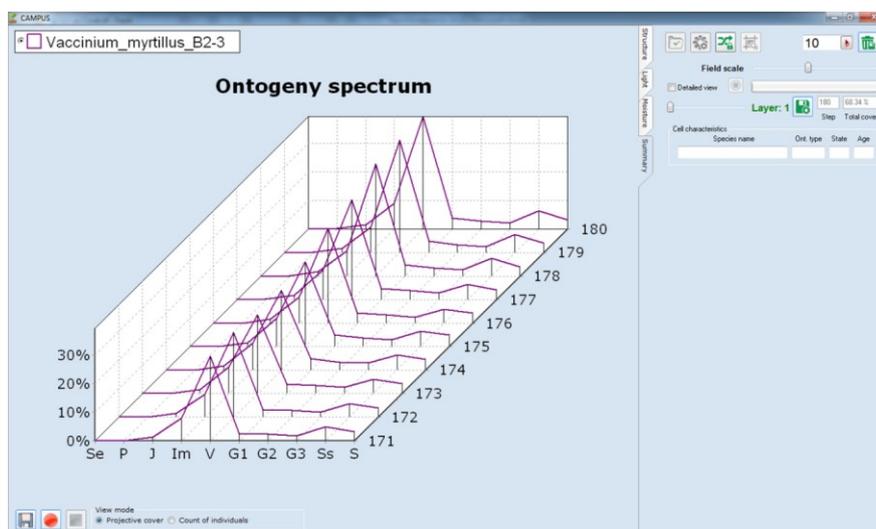


Рис. 5. Блок «Результаты» онтогенетический спектр растения

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ 18-14-00362п.

Библиографический список

Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // В сб. Успехи экол. морфол. раст. и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 18–19.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. С. 24–59.

Зубкова Е. В., Жукова Л. А., Фролов П. В., Шанин В. Н. Работы А. С. Комарова по клеточно-автоматному моделированию популяционно-онтогенетических процессов у растений // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т.8. № 2. С. 285–295.

Зубкова Е. В., Фролов П. В., Быховец С. С., Надпорожская М. А., Фролова Г. Г. Мозаичность ценопопуляций черники и брусники и динамика органического вещества почвы в сосняках Южного Подмосквья // Лесоведение. 2022. № 1. С. 34–46. doi: 10.31857/S0024114821060127

Истина. Серебрякова Татьяна Ивановна. <https://istina.msu.ru/profile/sti1922/> (Дата обращения: 11.07.2022 г.).

Комаров А. С. Математическое моделирование ценопопуляций растений // В сб. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. С. 137–155.

Свидетельство № 2016614973 о государственной регистрации программы для ЭВМ: CAMPUS – клеточно-автоматная модель-конструктор различных жизненных форм растений (Cellular Automata Model of Plant's United Spread). Дата государственной регистрации в Реестре программ для ЭВМ: 12.05.2016. Авторы: Фролов П. В., Комаров А. С., Зубкова Е. В. / The certificate number 2016614973 on the state registration of the computer program: CAMPUS – Cellular automata model-designer of various life forms of plants (Cellular Automata Model of Plant's United Spread). Date of state registration in the Register of Computer Programs: 12/05/2016. Authors: Frolov P. V., Komarov A. S., Zubkova E. V.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112–128.

Современные подходы к описанию структуры растения / Под ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Боброва. Киров: ВятГУ, 2008. 355 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Фролов П. В., Лянгузова И. В., Зубкова Е. В. Модельное представление изменений онтогенетического спектра ценопопуляций черники (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) при разном уровне аэротехногенного загрязнения // Математическая биология и биоинформатика: VI Международная конф., г. Пущино, 16–21 октября 2016 г. М.: МАКС Пресс, 2016. С. 177–178.

Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общей биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 437–447.

Frolov P. V., Shanin V. N., Zubkova E. V., Bykhovets S. S., Grabarnik P. Ya. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model. Ecological Modelling 431:109184. 2020 a. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>

Frolov P. V., Zubkova E. V., Shanin V. N., Bykhovets S. S., Mäkipää R., Salemaa M. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments. Ecological Modelling 431:109183. 2020 b. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>

Frolov, P., Shanin, V., Zubkova, E. V., Salemaa M., Mäkipää R., Grabarnik P. Predicting biomass of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) using rank distribution and root-to-shoot ratio models // Plant Ecol. 2021. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01199-1>

О ПРОБЛЕМЕ СОЗДАНИЯ ОБЩЕЙ КОНЦЕПЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

А. А. Нотов¹, Л. А. Жукова²

¹Тверской государственный университет, anotov@mail.ru

²Марийский государственный университет, pinus9@mail.ru

Создание общей концепции онтогенеза является весьма актуальной проблемой. Эта концепция связана с разными аспектами индивидуального развития живых организмов. Большое значение для ее формирования имеет концепция модульной организации. Общая концепция онтогенеза будет способствовать развитию различных разделов современной биологии и экологии. Она играет особую роль в создании теоретических основ популяционной биологии.

Ключевые слова: теоретическая биология, онтогенез, популяционно-онтогенетический подход, модульные и унитарные организмы, растения, животные, грибы, популяция, популяционная биология, экология.

ON THE ISSUE OF THE NEED FOR A GENERAL CONCEPT OF ONTOGENESIS

A. A. Notov¹, L. A. Zhukova²

¹Tver State University

²Mari State University

The development of a general concept of ontogenesis is a very urgent problem. This concept is related to various aspects of the individual development of living organisms. The concept of a modular organization is of great importance for its formation. The general concept of ontogenesis will contribute to the development of different branches of modern biology and ecology. It plays a special role in forming the theoretical foundations of population biology.

Keyword: theoretical biology, ontogenesis, population-ontogenetic approach, modular and unitary organisms, plants, animals, fungi, population, population biology, ecology.

Хотя термин «онтогенез» связан с одним из фундаментальных понятий биологии, многообразие его трактовок поражает своей разноплановостью. Как правило, его соотносят с индивидуальным развитием организма, но нередко применяют только к эмбриогенезу или морфогенезу определенных структур и даже клеточных органелл (Жукова, 1983; Жукова и др., 2000; Gabarayeva et al., 2003; Змитрович, 2010 и др.). В некоторых работах данный термин является синонимом для всего «жизненного цикла» вида (Сухопутова, Краус, 2017). Иногда его применяют при анализе развития сообществ и популяций (Дымина, 2010; Васильев, 2021 и др.). Нередко представления об онтогенезе отличаются у зоологов, микологов, ботаников, антропологов (Серебряков, 1962; Бондаренко, 1982; Хохряков, 1981а; Жукова и др., 2000; Змитрович, 2010 и др.). Это понятие используют и в других областях знания, например, в лингвистике, технических науках, социологии (Юрьева, 2020). Однако проблема заключается не только в неоднозначности его трактовки. Остаются дискуссионными многие вопросы, связанные с определением границ начала и конца онтогенеза, подходами к его изучению и периодизации, трактовкой сопряженных понятий (Хохряков, 1981а; Жукова, 1983; Алеев, 1986; Жукова и др., 2000 и др.). В отношении клональных организмов, видов со сложными жизненными циклами, различных групп модульных животных, грибов и растений эти вопросы остаются нерешенными в течение двух столетий (Braun, 1853; Бондаренко, 1982; Жукова, 1983; Марфенин, 1993; Гатцук, 2008б; Дьяков, 2008; Змитрович, 2010). Это существенно сдерживает развитие разных разделов биологии и экологии. Поиск путей решения этих вопросов в зоологии, ботанике и микологии осуществляется, как правило, независимо и не дает качественно новых результатов (Перестенко, 1972; Нотов, 2008; Schiel, Foster, 2015; Rossi et al., 2017; Notov, Zhukova, 2022).

Очевидна необходимость разработки общей концепции, которая могла бы унифицировать представления об онтогенезе, определить основные принципы и подходы, позволяющие адекватно отражать особенности индивидуального развития организмов из разных царств биоты с учетом их биоморфологической специфики и типа структурной организации. В этой связи актуален анализ идейных основ популяционно-онтогенетического подхода, сфор-

мировавшегося в ботанике, и фронтальная оценка разнообразия онтогенезов и жизненных циклов во всех царствах биоты.

В российском популяционно-онтогенетическом направлении гармонично соединились биоморфология, популяционная экология и фитоценология. Это определило его уникальность, обусловило становление новых оригинальных подходов и научных школ (Нотов, Жукова, 2013). Осмысление итогов развития этого направления и его идейного потенциала крайне важно для выяснения основных принципов общей концепции онтогенеза.

Ключевое значение имела глубина структурного «взгляда» на онтогенез. Благодаря школе И. Г. и Т. И. Серебряковых она достигла непревзойденного в мировой науке уровня. Взаимосвязь структуры и онтогенеза была для них основой понимания строения и жизни растений. Их исключительное внимание к онтогенезу не только точно отражало фундаментальное свойство модульного организма, но и позволило создать динамическую морфологию, которая дает возможность детально характеризовать формирование сложной иерархической структуры в онтоморфогенезе, выявлять модусы ее эволюции (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1971, 1972, 1983). Развитие этого подхода было связано с появлением «онтогенетической» трактовки понятия «жизненная форма», концепций дискретного описания онтогенеза и архитектурных моделей, представлений о категориях жизненных форм онтобиоморфе, онтоморфогенезе (Серебряков, 1962; Уранов, 1967, 1975; Серебрякова, 1972, 1983; Хохряков, 1978; 1981а, б; Савиных, 2008; Савиных, Черемушкина, 2015). Т. И. Серебрякова делала все возможное, чтобы в учебных изданиях подчеркнуть значимость онтогенетического подхода в формировании мировоззрения не только у студентов, но и у школьников (Серебрякова, 1985; Васильев и др., 1988; Серебрякова и др., 1992). Благодаря ей появился первый учебник для школы, в котором были даны материалы об онтогенезе растений (Серебрякова и др., 1992). Анализируя проблему смены жизненных форм в онтогенезе разных организмов и отмечая такие примеры у животных, она была очень близка к пониманию необходимости общей концепции онтогенеза (Серебрякова, 1980). Таким образом, в рамках школы Серебряковых были разработаны методические основы структурного анализа онтогенеза растений, осознаны актуальность и значение дальнейшего развития онтогенетического подхода.

Колоссальную роль сыграла тесная взаимосвязь биоморфологических и популяционных исследований. Она обусловила стремительное развитие обоих направлений и разработку алгоритма выделения онтогенетических состояний растений разных биоморф, создание основополагающих концепций и подходов (Серебряков, 1962; Уранов, 1967, 1975; Серебрякова, 1972; Gatsuk et al., 1980). Среди них концепция дискретного описания онтогенеза и онтогенетической гетерогенности популяции растений, концепция поливариантности онтогенеза, представления о популяционной организации биоценозов. Они способствовали достижению качественно иного уровня развития популяционной экологии, фитоценологии и связанных с ними дисциплин и разделов (Нотов, Жукова, 2013). Формирование популяционно-онтогенетического на-

правления – один из наиболее ярких примеров реализации системного подхода в биологии и экологии, который подчеркивает значимость разработки общей концепции онтогенеза. Она определяется также и тем, что анализ онтогенеза затрагивает все основные аспекты биологической организации, существенные свойства живого объекта, сопряженные с генезисом, внутренними и внешними связями (Нотов, Жукова, 2013). Созданный в ботанике популяционно-онтогенетический подход как наиболее полная и целостная в настоящее время система взглядов на онтогенез может стать основой для разработки общей концепции онтогенеза.

Анализ теоретической базы популяционно-онтогенетического подхода и сопоставление нерешенных проблем в ботанике, зоологии и микологии уже позволяют определить основные идеи и принципы, базовые понятия и подходы, задачи будущих исследований. Очевидна необходимость понимать онтогенез как весь процесс индивидуального развития организма (Жукова, 1983, 2012; Алеев, 1986; Биологический..., 1995; Жукова и др., 2000). Ключевую роль должны играть структурный анализ, позволяющий адекватно и полно отражать специфику организации живого объекта, подходы к дискретному описанию онтогенеза, выявлению его поливариантности. Важна связь с популяционными исследованиями и изучением онтогенетической гетерогенности популяций.

В качестве первостепенной задачи выступает корректировка и уточнение понятийного аппарата. Решать ее нужно с учетом разнообразия простых и сложных онтогенезов и жизненных циклов во всех царствах биоты (Жукова, 1983; Алеев, 1986; Жукова и др., 2000). Наряду с понятием «онтогенез», а также подходами к пониманию его границ, не менее значимы понятия «полный, неполный, сокращенный онтогенез». С этими терминами сопряжены понятия «организм», «индивидуум», «особь», «рама», «генета», «жизненный цикл», «цикл воспроизведения», «бионт».

Фундаментальное значение в общей концепции онтогенеза должны иметь представления о модульной и унитарной организации. Модульные и унитарные организмы – это два кардинально различающихся типа живых существ с принципиально разными вариантами индивидуального развития (Tomlinson, 1982; Марфенин, 1993; Гатцук, 2008б). Их специфика проявляется также в особенностях строения, функционирования, репродукции, эволюции и экологии (Марфенин, 1993; Нотов, 1999, 2008; Гатцук, 2008а, б). Модульные организмы представлены во всех основных компонентах биоты, включая растения, животные, грибы и прокариоты. Их онтогенезы наиболее сложны для анализа (Notov, Zhukova, 2022). Открытый рост, способность к дезинтеграции и клонированию обуславливают практически неразрешимые противоречия при использовании базовых понятий и подходов (Бондаренко, 1982; Марфенин, 1993, 2016; Гатцук, 2008б; Дьяков, 2008). Анализ широко распространенных у модульных растений, животных и грибов вариантов многоуровневой иерархии структурных единиц, сложных жизненных циклов также

вызывает большие сложности (Бондаренко, 1982; Жукова, 1983; Гатцук, 2008б; Notov, 2018).

В рамках общей концепции онтогенеза нуждаются в специальном осмыслении многие феномены, связанные с парадоксальными вариантами модульных организмов и онтогенезов (Notov, Zhukova, 2022). Несколько приведенных ниже примеров наглядно иллюстрируют важность дальнейшего обсуждения понятия «организм» (Беклемишев, 1928; Зелеев, 2018), а также актуальность включения популяционного аспекта при разработке общей концепции онтогенеза. Среди парадоксальных объектов онтогенетического анализа «организмы-клоны», «организмы-заросли», «организмы-химеры», «симбиотические организмы». Они встречаются у модульных животных, растений и грибов (Notov, Zhukova, 2022). Гигантские клоны некоторых видов могут занимать площади более сотни гектар, а возраст их может достигать десятки тысяч лет (Arnaud-Haond et al., 2012; Rogers, Gale, 2017; Anderson et al., 2018). Примером «организмов-зарослей» является *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Шорина, 1981). Лабильность иммунных ответов обусловила широкое распространение химеризма у асцидий, кораллов, в некоторых группах водорослей и грибов (Rinkevich, 2011, 2019). Весьма обычно аллогенное срастание взрослых особей и колоний, часто образуются мультихимеры. Возможно не только близкородственное слияние, но и между организмами разных видов.

Целостность симбиотических ассоциаций может в ряде случаев достигать организменного уровня. Наиболее высокая степень интеграции достигается при формировании надорганизменных генетических систем (Provorov, Vorobev, 2012). Новые сведения о геномах дают, например, дополнительные аргументы в пользу высказанной ранее идеи об «организменной» целостности лишайников (Allen, Lendemer, 2022; Song et al., 2022). Крайне интересны в перспективе генетические исследования модульных беспозвоночных и их фотосимбионтов (Simpson, 2013, 2018). Хотя практически каждый организм имеет симбионтов (Савинов, 2012), варианты с образованием симбиогеномов более соответствуют понятию «симбиотический организм». В этой связи заслуживает внимания идея о не всегда четкой границе между организменным и надорганизменным уровнями (Зелеев, 2011, 2018). Сходство модульных организмов с популяцией неоднократно отмечалось и становится более очевидным при их фронтальном анализе (Гатцук, 2008б; Notov, Zhukova, 2022).

Становление общей концепции онтогенеза предполагает взаимодействие с другими направлениями. Вероятно, она должна формироваться по аналогии с популяционно-онтогенетическим подходом в тесной связи с популяционной биологией. При изучении поливариантности онтогенеза модульных организмов большое значение приобретают данные репродуктивной биологии. Разработка общей концепции онтогенеза может дополнить обзоры по генетологии (Shefferson et al., 2017).

Таким образом, создание общей концепции онтогенеза может стать еще одним важным этапом реализации системного подхода в биологии и экологии, обеспечить междисциплинарный синтез знаний. Это определяет ее осо-

бую методологическую роль. Существенное расширение спектра объектов из разных царств биоты позволит также глубже понять специфику их организации с позиции механизмов онтогенетических преобразований.

Библиографический список

- Алеев Ю. Г.* Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 422 с.
- Беклемишев В. Н.* Организм и сообщество (К постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та и Биол. ст. при Пермском ун-те. 1928. Т. 1. Вып. 2–3. С. 127–149.
- Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд., испр.. М.: Большая рос. энцикл., 1995. 863 с.
- Бондаренко О. Б.* Соотношение онто-, гистеро-, асто- и филогенеза у ископаемых колониальных кораллов // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 3–25.
- Васильев А. Г.* Концепция морфониши и эволюционная экология. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 315 с.
- Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И.* Ботаника: Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
- Гатцук Л. Е.* Растительный организм: Опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: Изд-во ВятГУ, 2008а. С. 26–47.
- Гатцук Л. Е.* Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008б. Вып. 9. № 25 (85). С. 29–41.
- Дымина Г. Д.* Классификация, динамика и онтогенез фитоценозов (на примере регионов Сибири). Новосибирск: НГПУ, 2010. 212 с.
- Дьяков Ю. Т.* Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 10–18.
- Жукова Л. А.* Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. С. 91–105.
- Жукова Л. А.* Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 3. С. 361–374.
- Жукова Л. А., Шестакова Э. В., Ведерникова О. П.* Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. С. 7–17.
- Зелеев Р. М.* Варианты биосистем и закономерности их взаимных трансформаций в рамках идеи функциональных модулей // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 194–232.
- Зелеев Р. М.* Соразмерность как характеристика развития биосистем. вариант биологической аксиоматики // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2011. Т. 153. № 2. С. 7–21.
- Змитрович И. В.* Эпиморфология и тектоморфология высших грибов. СПб.: Абевега, 2010. 272 с. (Folia Cryptobotanica Petropolitana. № 5).
- Марфенин Н. Н.* Децентрализованный организм на примере колониальных гидридов // Биосфера. 2016. Т. 8. № 3. С. 315–337.
- Марфенин Н. Н.* Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 239 с.
- Нотов А. А.* Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. № 25(85). С. 162–176.
- Нотов А. А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 60–79.

Нотов А. А., Жукова Л. А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Ботан. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 750–764.

Савинов А. Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73. № 4. С. 284–301.

Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растений // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров: ООО «Лобань», 2008. С. 47–69.

Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22. № 5. С. 659–670.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 379 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. Ботан. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. № 6. С. 75–86.

Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.

Серебрякова Т. И. Современная ботаника. Проблемы и перспективы // Биология в школе. 1985. № 4. С. 14–22.

Серебрякова Т. И., Еленевский А. Г., Гуленкова М. А., Розенштейн А. М., Шорина Н. И. Биология: растения, бактерии, грибы, лишайники. М.: Просвещение. 224 с.

Сухопутова А. В., Краус Ю. А. Факторы среды, индуцирующие переход между жизненными формами полипа и медузы у *Aurelia aurita* (Scyphozoa) // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 2. С. 122–133.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Хохряков А. П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 3. С. 357–372.

Хохряков А. П. Категории жизненных форм у растений и их эволюция // Журн. общ. биологии. 1981а. Т. 42, № 2. С. 169–180.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981б. 168 с.

Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–232.

Юрьева Н. М. О вкладе А. М. Шахнаровича в теорию речевого онтогенеза // Лингвистика и методика преподавания иностранных языков. 2020. № 1 (12). С. 255–274.

Allen J. L., Lendemer J. C. A call to reconceptualize lichen symbioses // Trends in Ecology and Evolution. 2022. Vol. 37. № 7. Pp. 582–589.

Anderson J. B., Bruhn J. N., Kasimer D., Wang H., Rodrigue N., Smith M. L. Clonal evolution and genome stability in a 2500-year-old fungal individual // Proc. R. Soc. B: Biol. Sci. 2018. Vol. 285. № 1893. Art. 20182233.

Arnaud-Haond S., Duarte C. M., Diaz-Almela E., Marbà N., Sintes T., Serrão E. A. Implications of extreme life span in clonal organisms: Millenary clones in meadows of the threatened seagrass *Posidonia oceanica* // PLoS ONE. 2012. Vol. 27. № 2. Art. e30454.

Braun A. Das Individuum in seinem Verhältnisse zur Species, Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze // Abhandlungen der Königlich-Akademie der Wissenschaften Berlin (Physikalische Klasse). 1853. Pp. 19–122.

Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V., Rowley J. R. Sporoderm ontogeny in *Cabomba aquatica* (Cabombaceae) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2003. Vol. 127. No. 3–4. Pp. 147–173.

Gatsuk L. E., Smirnova O. V., Vorontsova L. I., Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. Age states of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. Vol. 68. № 4. Pp. 675–696.

Notov A. A. Embryonization of ontogeny and evolution of life cycles of modular organisms // Paleontol. J. 2018. Vol. 52. No. 14. Pp. 1799–1805.

Notov A. A., Zhukova L. A. Modular organisms as objects of population biology // Wulfenia. 2022. Vol. 29. (in press).

Provorov N. A., Vorobev N. I. Coevolution of partners and integrity of symbiotic systems // Biol. Bull. Reviews. 2012. Vol. 2. No. 5. Pp. 400–412.

Rinkevich B. Apex set-up for the major transitions in individuality // Evol. Biol. 2019. Vol. 46. No. 3. Pp. 217–228.

Rinkevich B. Quo vadis chimerism? // Chimerism. 2011. Vol. 2. No. 1. P. 1–5.

Rogers P. C., Gale J. A. Restoration of the iconic Pando aspen clone: Emerging evidence of recovery // Ecosphere. 2017. Vol. 8. No. 1. Art. e01661.

Rossi S., Bramanti L., Gori A., Orejas C. (eds.) Marine animal forests: the ecology of benthic biodiversity hotspots. Germany: Springer Int. Publ., 2017. XXXII. 1366 p.

Schiel D. R., Foster M. S. (eds.) The biology and ecology of giant kelp forests. Berkeley: Univ. California Press, 2015. 395 p.

Shefferson R. P., Jones O. R., Salguero-Gomez R. (eds.) The evolution of senescence in the tree of life. Cambridge: Univ. Press., 2017. 450 p.

Simpson C. Evolution: serving up light // Curr. Biol. 2018. Vol. 28. № 16. P. 873–875.

Simpson C. Species selection and the macroevolution of coral coloniality and photosymbiosis // Evolution. 2013. Vol. 67. No. 6. Pp. 1607–1621.

Song H., Kim K.-T., Park S.-Y., Lee G. W., Choi J., Jeon J., Cheong K., Choi G., Hur J.-S., Lee Y.-H. A comparative genomic analysis of lichen-forming fungi reveals new insights into fungal lifestyles // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. No. 1. Art. 10724.

Tomlinson P. B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and principles of plant construction. Hague etc. M. Nijhoff, W. Junk Publ., 1982. Pp. 162–183.

РАЗВИТИЕ *PHLOMOIDES ALPINA* (LAMIACEAE) И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ВИДА В ГОРНОМ АЛТАЕ

Е. К. Комаревцева, Н. И. Гордеева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
elizavetakomarevceva@yandex.ru, nataly.gordeeva@gmail.com

Phlomoides alpina – поликарпическое моноподиально-розеточное короткостебельное растение, размножающееся семенами. Онтогенез сложный с поздней неспециализированной партикуляцией. На субальпийском лугу формируется ценопопуляция с многовершинным бимодальным спектром.

Ключевые слова: *Phlomoides alpina*, морфогенез, моноподиальная модель побегообразования, онтогенетический спектр.

DEVELOPMENT OF *PHLOMOIDES ALPINA* (LAMIACEAE) AND THE STRUCTURE OF THE SPECIES CENOPOPULATION IN THE ALTAI MOUNTAINS

E. K. Komarevtseva, N. I. Gordeeva
Central Siberian Botanical Garden SB RAS

Phlomoides alpina is a polycarpic monopodial-rosette short-rhizome plant propagating by seeds. Ontogeny is complex with late non-specialized particulation. A cenopopulation with a multi-peaked bimodal spectrum is formed on a subalpine meadow.

Keywords: *Phlomoides alpina*, morphogenesis, monopodial model of shoot formation, ontogenetic spectrum.

Познание механизмов устойчивости видов в природе лежит в основе разработки подходов к их сохранению в условиях глобальных климатических изменений, наблюдающихся в последние десятилетия. Все это требует изучение особенностей вида как на организменном, так и на популяционном уровне. В качестве объекта работы выбран высокогорный вид из семейства Lamiaceae – зопник альпийский *Phlomoides alpina* (Pall.) Adylov, Kamelin & Makhm. Цель работы – изучение развития *P. alpina* и выявление адаптационных механизмов, определяющих устойчивость его ценопопуляции.

P. alpina – травянистый поликарпик, произрастающий в горах Северной и Средней Азии на среднегорных и высокогорных лугах. Цветет в июне–июле, плодоносит в июле–августе (Оразова, 1964; Адылов, Махмедов, 1987; Доронькин, 1987). В Горном Алтае это диагностический вид субальпийского высокоотравья и лиственничных редколесий (1650–1850 м над ур. м.) (Артемов и др., 2001; Зибзеев, 2012). Материал собран в окрестностях Верхнего Мультинского озера (западный макросклон Катунского хребта, 1773 м над ур. м.) на субальпийском ерниково-разнотравном лугу с общим проективным покрытием 100 % и проективным покрытием *P. alpina* 8–10 %. Онтогенез и структура ценопопуляции изучены согласно популяционно-онтогенетическому подходу (Работнов, 1950; Уранов, 1967; Смирнова и др., 1976). Морфогенез побега описан по методике Л. Е. Гатцук (1974) и Т. И. Серебряковой (1977). За счетную единицу принимали семенную особь ($j-g_1$), клон (g_2), партикулу (g_3-s). Для демографической оценки популяции применяли классификацию «дельта–омега» Л. А. Животовского (2001), индексы восстановления и старения (Глотов, 1998).

P. alpina – поликарпическое моноподиально-розеточное короткокорневищное растение. Розеточный побег несет чешуевидные и ассимилирующие листья. В пазухах чешуевидных листьев формируются вегетативно-генеративные почки, и вегетативные почки. Ассимилирующие листья длинночерешковые (до 49 см) с крупной яйцевидной листовой пластинкой (дли-

ной до 20 см). Их пазушные почки слаборазвитые и не участвуют в побегообразовании. В подземной части из годичных приростов розеточного побега формируется косоортотропное корневище. Сезонный рост розеточного побега начинается с раскрытия чешуевидных листьев и отрастания пазушных генеративных побегов. Одновременно или немного позднее на розеточном побеге разворачиваются 1–2 пары зеленых листьев.

Онтогенез *P. alpina* представлен на рисунке 1. В прегенеративном периоде (*j*, *im*, *v*) формируется первичная скелетная ось (I порядок) из годичных розеточных побегов. Годичный побег состоит из 3-х метамеров в ювенильном и 4–6 метамеров в последующих состояниях. На первых 2–4-х метамерах развиваются чешуевидные листья, на верхних 1–2-х метамерах – зеленые листья. На скелетной оси выявляются две чередующиеся зоны – с чешуевидными и ассимилирующими листьями. Первичная скелетная ось практически не ветвится. Единичные случаи ветвления оси I порядка с сохранением ее верхушечной почки отмечаются в виргинильном состоянии, в имматурном – возможно ее перевершинивание при повреждении апикальной части.

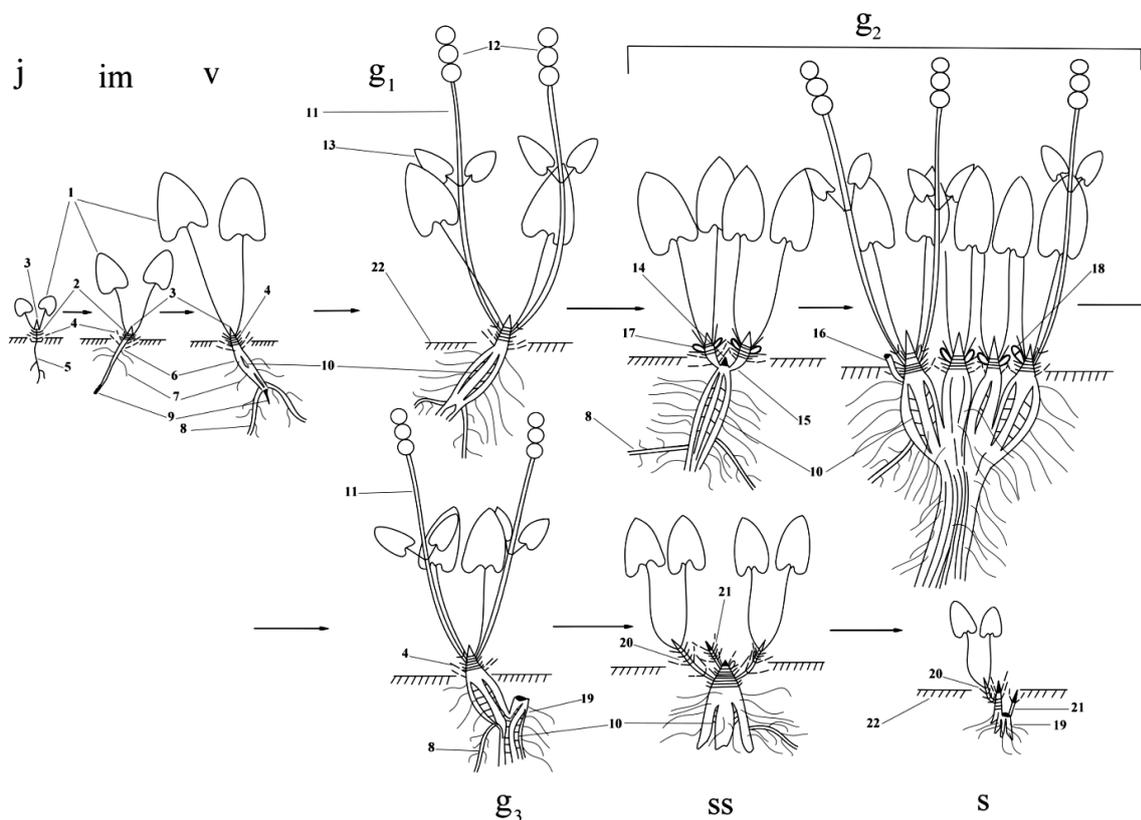


Рис. 1. Онтогенез *Phlomoides alpina*:

1 – зеленый лист; 2 – чешуевидный лист; 3 – верхушечная почка; 4 – отмерший зеленый лист; 5 – главный корень; 6 – скелетная ось I порядка; 7 – тонкий придаточный корень; 8 – толстый придаточный корень; 9 – отмерший главный корень; 10 – разрыв корневища; 11 – генеративный побег; 12 – тирс; 13 – срединный лист; 14 – отмершая верхушечная почка скелетной оси I порядка; 15 – розеточный побег II порядка; 16 – отмерший генеративный побег; 17 – вегетативная почка; 18 – вегетативно-генеративная почка; 19 – остаток скелетной оси n-порядка; 20 – розеточный побег n+1 порядка; 21 – отмерший розеточный побег n+1 порядка; 22 – уровень почвы

В подземной части в ювенильном состоянии из годичных приростов розеточного побега формируется корневище, которое втягивается в почву благодаря контрактильности главного корня. В имматурном состоянии главный корень отмирает, на корневище появляются первые тонкие придаточные корни. В виргинильном состоянии число их на корневище увеличивается, в его дистальной части отрастают 1–2 толстых придаточных корня. В результате их контрактильности корневище приобретает косоортотропное положение. К концу виргинильного состояния корневище удлиняется до 10 см, диаметр увеличивается до 2 см. Придаточные корни покрывают все корневище. К этому моменту разрушение доходит до его дистального конца. В корневище появляются 2–4 трещины. Прегенеративный период длится 18–25 лет: ювенильное и имматурное состояния – по 3–5 лет, виргинильное – 12–15 лет.

В генеративное состояние особь переходит с момента заложения вегетативно-генеративных почек в закрытой верхушечной почке главной скелетной оси. В начале июля верхушечная почка состоит из 7–9 пар зачатков листьев: 3–4 пары зачатков чешуевидных, 2 пары зачатков ассимилирующих листьев, 2 пары недифференцированных зачатков и вегетативный конус нарастания. Пара вегетативно-генеративных почек закладывается в пазухах 2 (3)-й пары зачатков чешуевидных листьев. В остальных листовых зачатках формируются пазушные вегетативные почки: нижние почки из 1–2 пар, верхняя пара почек из 2–3 пар зачатков. Формирование годичного побега следующего года заканчивается к осени. Емкость вегетативно-генеративных почек увеличивается до 8–9 пар, из которых верхние 6–7 пар с пазушными зачатками репродуктивных органов. Рост вегетативно-генеративных почек сопровождается угнетением развития вегетативных почек на соседних метамерах: к концу лета их емкость и размер не увеличиваются. На следующий год вегетативно-генеративные почки прорастают в генеративные побеги.

Молодая генеративная особь (g_1) – одноосное растение. Скелетная ось I порядка длиной до 7–11 см и диаметром 2,5–3,5 см зацветает в 19–22-летнем возрасте. В июне отрастают 1–2 генеративных побега длиной 30–90 см. Он состоит из нескольких метамеров: нижнего короткого с чешуевидными, второго удлиненного с черешковыми листьями срединного типа и верхних 2–5 метамеров с верховыми сидячими зелеными листьями, в пазухах которых формируется трехярусный дихазий из 9–15 цветков. Совокупность дихазиев образует открытый колосовидный тирс, заканчивающийся 2–4 сближенными метамерами с недоразвитыми цимами, вскоре засыхающими. Размеры генеративного побега и число метамеров в тирсе не зависят от возраста особи. В возрасте 23–30 лет верхушечная почка главной скелетной оси отмирает. Это стимулирует ее ветвление. Из почек двух последних годичных приростов появляются 2–3 розеточных побега II порядка. Растение переходит в следующее состояние. Молодое генеративное состояние длится не более 5 лет.

В начале среднего возраста генеративного состояния (g_2) образуется куст из скелетной оси I порядка и отходящих от нее двух слабоветвящихся осей II порядка, несущих придаточную корневую систему. В верхушечных

почках вегетирующих осей II порядка на 7–11 год после отрастания формируются 1–2 пары вегетативно-генеративных почек. Оси II порядка нарастают около 20 лет, ветвясь 1–2 раза, после чего их верхушечная почка отмирает. Побеги III порядка зацветают на (4)5–9 год после отрастания. В результате нескольких ветвлений образуется разветвленное корневище длиной 20–30 см с множеством длинных (до 25 см) придаточных корней. Внутренняя часть корневищ постепенно разрушается, и стенки базальных корневищ разделяются на жгуты (длиной до 20 см), что вызывает полную партикуляцию куста. Образуется плотный клон из 2–3 партикул, представленных в совокупности 4–6 скелетными осями n -го и $n+1$ порядков. Сопоставление длины подземной части с длиной годового прироста (0,4–0,6 см) в v , g_1 , g_2 -состояниях и учет первых (j , im), не сохраняющихся годовых приростов (до 10 лет), позволяет оценить возраст особей в 50–70 лет. Длительность зрелого генеративного состояния 30–40 лет. Со временем часть скелетных осей отмирает, в клоне остаются живыми 2–3 партикулы. Растение переходит в следующее состояние.

Старое генеративное растение (g_3) – партикула, состоящая из неветвящейся или слабо ветвящейся скелетной оси n -го порядка длиной 4–8 см и диаметром 2–2,5 см, на которой развиваются 1–2 генеративных побега. Скелетные оси продольно расщепляются на 3–4 части. В верхушечной почке оси закладывается только одна пара вегетативно-генеративных почек. Разрушение корневища затрудняет определение длительности состояния. Ветвление продолжается, но со временем в верхушечных почках новых боковых осей закладываются только вегетативные почки. Партикула теряет способность к цветению.

Для всего генеративного периода характерны 2–4(5)-летние перерывы в цветении. Большая часть генеративных особей *P. alpina* в ценопопуляции временно нецветущие (63,6 %). Наши исследования показали, что вегетативно-генеративные почки заложены только у 34 % генеративных особей. Следовательно, ежегодно в ценопопуляции могут цвести 30–35 % от всех генеративных растений. Если в верхушечных почках не закладываются вегетативно-генеративные почки, то вместо них на среднем и (или) верхнем метамере формируются развитые вегетативные почки (4 пары зачатков). Именно эти почки могут прорасти в боковые розеточные побеги. В результате ветвление и цветение скелетной оси происходит в разные годы.

Субсенильное растение (ss) – одноосная или ветвящаяся партикула. Корневище (до 9 см) состоит из остатков материнской оси n -го порядка и отходящих от нее 1–3 вегетативных побегов $n+1$ порядка длиной 1,5–4 см и диаметром 0,5–1,5 см. В верхушечной почке развиваются пазушные почки из одной пары зачатков. Длительность состояния 5–10 лет. Сенильное растение (s) – одноосная партикула, состоящая из одного розеточного побега длиной до 5 см и диаметром 0,3–0,5 см с листьями ювенильного или имматурного типа и остатка материнской оси. В верхушечной почке вегетативного побега пазушные почки не отмечены. Длительность состояния 2–3 года.

Таким образом, в ходе сложного онтогенеза особи *P. alpina* проходят следующие фазы морфогенеза: первичная скелетная ось (j, im, v, g_1)→первичный куст (g_2)→клон (g_2)→ партикула кустящаяся и некустящаяся (g_3, ss, s). Единичные ветвления первичной скелетной оси отмечается в виргинильном состоянии, наиболее активно этот процесс происходит в генеративном периоде. Первое цветение – в возрасте 20 лет. В генеративном периоде наиболее продолжительное средневозрастное генеративное состояние (30–40 лет), в этом состоянии происходит партикуляция первичного куста с образованием клона. Для генеративного периода характерны перерывы в цветении до 2–5 лет. Особенностью развития генеративной особи является невозможность одновременного созревания в верхушечной почке скелетной оси вегетативно-генеративных и крупных вегетативных почек. Полный онтогенез особи длится не менее 70–90 лет.

Изучена онтогенетическая структура ценопопуляции вида (рис. 2). Онтогенетический спектр полночленный многовершинный. Абсолютный максимум приходится на ювенильные особи (29,2 %), что указывает на успешное семенное возобновление. В спектре наблюдаются еще два пика – на виргинильных (18,6 %) и на старых генеративных особях (13,3 %). Следовательно, спектр этой ценопопуляции можно охарактеризовать как бимодальный. Пик на старых генеративных растениях объясняется распадом взрослых генеративных кустов на несколько старых генеративных партикул.

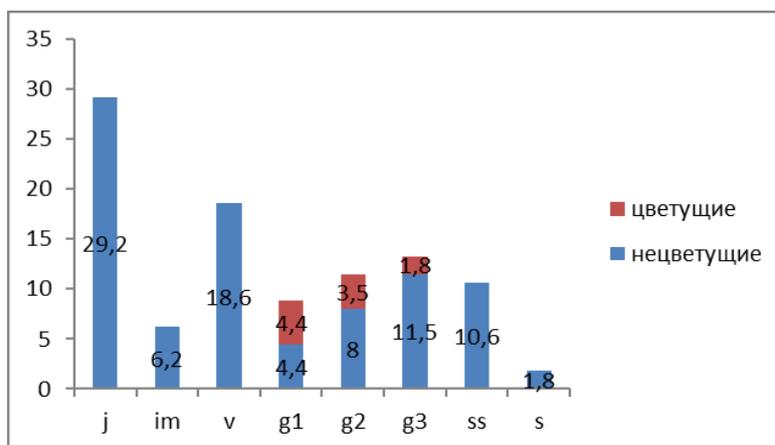


Рис. 2. Онтогенетический спектр ценопопуляции *Phlomis alpina*: по оси X онтогенетические состояния; по оси Y – процентное содержание особей

Доля субсенильных растений (11,1 %) заметно выше по сравнению с численностью сенильных растений (1,7 %), что связано с быстрым старением последних. По классификации дельта-омега Л. А. Животовского (2001) ценопопуляция молодая ($\Delta=0,32, \omega=0,45$), что подтверждается высокими значениями индекса восстановления I_v (0,6) и низким индексом старения I_c (0,13).

Таким образом, особи *P. alpina* проходят сложный онтогенез Б-типа (Жукова, 1995), характеризующийся партикуляцией семенной особи в зрелом генеративном состоянии без омоложения партикул: первичная скелетная ось (j, im, v, g_1)→первичный куст (g_2)→клон (g_2)→ партикула кустящаяся и не-

кустящаяся (g_3 , ss , s). Основная структурная единица генеративной особи – полициклический моноподиальный розеточный побег, в пазухах чешуевидных листьев которого закладываются 1–2 генеративных побега. Возобновление вида семенное. Нерегулярность семенного размножения обусловлена перерывами в цветении. В сезон цветет около трети всех генеративных особей ценопопуляции. У нецветущих особей в верхушечной почке скелетных осей формируются развитые вегетативные почки (4 пары зачатков) на среднем и (или) верхнем метамере, которые способны прорасти в боковые розеточные побеги. В результате ветвление и цветение скелетной оси происходит в разные годы. Это позволяет особи распределить внутренние ресурсы и разнести во времени цветение и ветвление, что способствует формированию многопобеговых кустов, способных удерживать за собой территорию в течение нескольких десятилетий. На субальпийском ерниково-разнотравном лугу формируется полночленная молодая ценопопуляция с многовершинным бимодальным спектром.

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

Библиографический список

Адылов Т. А., Махмедов А.М. Род *Phlomis* Moench // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 105.

Артемов И. А., Королюк А. Ю., Седельникова Н. В., Горбунова И. А., Писаренко О. Ю. Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай). Новосибирск: Изд. дом «Манускрипт», 2001. 316 с.

Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. 79 (1). С. 100–113.

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде: материалы II Всерос. популяционного семинара (Ч. I). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 146–149.

Доронькин В. М. *Phlomis* // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 187.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Зибзеев Е. Г. Ландшафтообразующие высокогорные сообщества южного макросклона Теректинского хребта (Центральный Алтай): классификация, эколого-фитоценотическая характеристика // *Turczaninowia*. 2012. Т.15. Вып. 3. С. 83–108.

Оразова А. Род *Phlomis* // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1964. Т. 7. С. 394.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.

Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 72–80.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД ДЛЯ ОЦЕНКИ СУКЦЕССИОННОГО СТАТУСА ЛЕСОВ (НА ПРИМЕРЕ БРЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ)

А. В. Горнов, М. В. Горнова

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
Российской академии наук, aleksey-gornov@yandex.ru*

Дана оценка сукцессионного статуса лесов Брянского полесья на основе популяционного подхода. В результате спонтанного развития на исследуемой территории формируются диаспорические субклимаксные леса с устойчивым оборотом поколений в популяциях ограниченного числа видов деревьев: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*.

Ключевые слова: Брянское полесье, сукцессионный статус, популяционный подход, ценопопуляция, онтогенетический спектр.

POPULATION METHOD FOR ASSESSING THE SUCCESSIONAL STATUS OF FORESTS (ON THE EXAMPLE OF THE BRYANSK WOODLAND)

A. V. Gornov, M. V. Gornova

*Center for Forest Ecology and Productivity of the
Russian Academy of Sciences*

The successional status of the forests of the Bryansk woodland is given on the basis of a population method. Diasporic sub-climax forests are formed here during succession. There is a steady generational turnover in populations of a limited number of tree species: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* and *Ulmus glabra*.

Keywords: Bryansk woodland, succession status, population method, cenopopulation, ontogenetic spectrum.

Леса Брянского полесья долгое время подвержены антропогенному воздействию (Евстигнеев, 2009). В результате этого значительная часть современного лесного покрова территории представлена вторичными древостоями, находящимися на различных стадиях восстановительных сукцессий. Цель работы – оценить сукцессионный статус хвойно-широколиственных лесов Брянского полесья на основе популяционного подхода.

Исследования проводили в юго-восточной части Брянского полесья в пределах заповедника «Брянский лес». Выбран сукцессионный ряд формирования полидоминантных широколиственных лесов с елью на вершинах грив задровых местностей. Этот ряд состоит из трех стадий (Горнов и др., 2018). Первая стадия представлена сосняками кустарничково-зеленомошными боре-

альнотравными (возраст сообществ – 40–60 лет), вторая – смешанными лесами с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравными (возраст сообществ 70–110 лет), третья – широколиственными лесами с елью неморально-травными (возраст более 110 лет). В работе применены демографические методы. Использована периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции ..., 1988). Онтогенетические состояния деревьев определяли на основе публикаций (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Романовский, 2001; Евстигнеев, 2014 и др.). В каждом типе леса устанавливали онтогенетический состав ценопопуляций деревьев на пробных площадях размером 0,25 га в трёхкратной повторности. Всего заложено 9 пробных площадей. Полученные данные пересчитывали на 1 га. Сукцессионные состояния в лесных сообществах характеризуются большой длительностью, превышающей жизнь исследователя. Поэтому пространственные ряды рассматривали в трактовке временных (Методические..., 2010). На исследуемой территории в однотипных местообитаниях подбирали пространственный ряд и описывали предполагаемую сукцессионную смену сообществ. Сукцессионный статус лесов оценивали по индикаторам, которые разработаны отечественными популяционными биологами (Смирнова, 2004; Евстигнеев, Горнова, 2017). К основным из них относятся полночленность видового набора деревьев (как основных ценообразователей) и онтогенетического состава их ценопопуляций.

Сосняки кустарничково-зеленомошные бореальнотравные представлены культурами сосны, которые посажены после сплошной рубки. Возраст сообществ составляет 40–60 лет. В древостое доминирует *Pinus sylvestris* L., реже встречается *Betula pubescens* Ehrh., единично отмечены особи *Quercus robur* L. По особенностям онтогенетической структуры ценопопуляции деревьев делятся на несколько групп. К первой группе относятся *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. Береза проникла в сообщество на начальных стадиях развития культур сосны. К настоящему времени береза и культуры сосны сформировали древостой, в котором особи дифференцированы на три онтогенетических состояния: v , g_1 и g_2 . Старые генеративные особи отсутствуют, поскольку в это состояние береза переходит приблизительно в 70 лет, а сосна – после 100 лет. Под пологом древостоя сформировался подрост из иматурных (*im*) особей сосны и березы. Ювенильные растения отсутствуют. Ко второй группе принадлежат *Picea abies* (L.) Karst., *Quercus robur* и *Sorbus aucuparia* L. Их ценопопуляции инвазионного типа: в спектрах представлено большое число прегенеративных особей и небольшое число g_1 -деревьев. Под пологом сосны подрост ели, дуба и рябины появился первым. Это связано с тем, что их семена разносятся ветром (ель) и животными (дуб, рябина) на относительно большое расстояние – до 500 м и более. Третью группу представляет *Acer platanoides* L. Его ценопопуляция, в которой представлены единичные *im*-особи, отличается онтогенетическим спектром фрагментарного типа. Небольшое участие клена в сообществе определяется тем, что радиус разноса его семян значительно меньше (200 м), чем у дуба, рябины и ели. Ограничен-

ный видовой состав деревьев, а также структура их ценопопуляций, свидетельствуют, что сообщество находится на начальной стадии восстановительной сукцессии.

Смешанные леса с сосной, елью, дубом и др. неморально-бореальнотравные – следующая стадия развития сосняков кустарничково-зеленомошных бореальнотравных. Возраст сообществ 70–120 лет. Древесный ярус сформирован семью видами. Сосна по-прежнему встречается в древостое, но некоторые экземпляры выпадают. В подросте преобладает *Tilia cordata* Mill., меньше участие *Acer platanoides*, *Picea abies*, *Quercus robur*, единично встречаются *Populus tremula* L. и *Ulmus glabra* Huds. У ценопопуляций *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* онтогенетический спектр прерывистый правосторонний, в нем отсутствуют прегенеративные растения. Из-за высокой сомкнутости древесного полога в сообществе нет возобновления этих видов. *Acer platanoides*, *Picea abies*, *Populus tremula*, *Quercus robur* и *Tilia cordata* постепенно внедрились в сообщество и сформировали смешанный древостой. Их ценопопуляции характеризуются полночленным левосторонним онтогенетическим спектром (представлены все или почти все онтогенетические состояния). В ценопопуляциях быстрорастущих теневыносливых липы и клен не успели появиться только старые деревья: g_3 и s . В ценопопуляции дуба нет g_3 особей и мала численность im растений при высокой численности j . Семена дуба прорастают и развиваются до j -особей, но из-за нехватки света под пологом сомкнутого древостоя большая их часть погибает. Особи *Fraxinus excelsior* L. и *Ulmus glabra* недавно внедрились в сообщество. К этому времени они сформировали ценопопуляции инвазионного типа, в спектрах которых представлены только j и im растения. Такое позднее внедрение объясняется двумя причинами: во-первых, малым числом плодоносящих деревьев ильма и ясеня на территории задровой местности; во-вторых, небольшим радиусом диссеминации этих видов по сравнению с дубом, рябиной и елью.

Широколиственные леса с елью неморально-травные – продвинутая стадия развития растительности на вершинах грив задровых местностей при отсутствии антропогенных воздействий на протяжении длительного времени. Возраст этих сообществ – более 120 лет. Постепенно выпадают старые деревья и формируются прорывы (окна) в пологе древостоя. В результате появляются ветровально-почвенные комплексы. Валежник находится на разных стадиях разложения. Древесный ярус полидоминантный. В древостое содоминируют *Quercus robur*, *Picea abies*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra*. Полностью выпадает из древостоя раннесукцессионный вид – *Pinus sylvestris*. По структуре и видовому составу широколиственные леса с елью близки к климаксным ценозам. Об этом свидетельствует ряд признаков. Во-первых, синузия деревьев характеризуется полночленным видовым составом: в сообществе представлены все виды деревьев, ареал которых проходит через Брянское полесье, и экологические потребности которых соответствуют задровым местностям. Во-вторых, для большей части цено-

популяций деревьев (*Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) свойственны полночленные левосторонние онтогенетические спектры, в которых преобладают особи прегенеративного периода. Перечисленные деревья теневыносливы на всех стадиях онтогенеза. Это позволяет осуществлять им устойчивый оборот поколений. В ценопопуляциях части деревьев (*Picea abies*, *Quercus robur*) оборот поколений прерван, поскольку у ели отсутствуют *j*-особи, а у дуба – *v*. Это определяется следующим: у ели – отсутствием подходящего валежника для приживания проростков и формирования *j*-особей, у дуба – слабой теневыносливостью *v*-особей. Онтогенетический спектр *Betula pubescens* регрессивный, в нем преобладают g_2 - и g_3 -особи и отсутствуют растения прегенеративного периода. Такая особенность спектра березы связана со слабой теневыносливостью ее подростка. Ценопопуляция яблони лесной (*Malus sylvestris*) инвазионная: представлены только *j*- и *im*-особи. Яблоня появилась в сообществе благодаря зоохории.

На начальной стадии восстановления хвойно-широколиственных лесов доминируют раннесукцессионные светолюбивые деревья (*Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*), ценопопуляции которых обладают неполночленными онтогенетическими спектрами. Под их полог первыми внедряются виды с наибольшим радиусом разноса семян – *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia* и *Picea abies*. За 60 лет они сумели сформировать инвазионный онтогенетический спектр с относительно высокой численностью особей. На промежуточной стадии в лесах появились виды с меньшим радиусом разноса семян: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*. Одна часть деревьев (клен и липа) сформировала многочисленные ценопопуляции с левосторонним онтогенетическим спектром, другая часть (ясень и ильм) – только инвазионные ценопопуляции. На продвинутой стадии сукцессии в ценопопуляциях наиболее теневыносливых видов (*Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) формируется устойчивый оборот поколений, а у менее теневыносливого дуба оборот поколений прерван. Здесь развиваются диаспорические субклимаксные леса с устойчивым оборотом поколений в ценопопуляциях ограниченного числа видов деревьев.

Работа выполнена в рамках темы ГЗ «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем», регистрационный номер НИОКТР 121121600118-8.

Библиографический список

- Горнов А. В., Горнова М. В., Тихонова Е. В., Шевченко Н. Е., Кузнецова А. И., Ручинская Е. В., Тебенькова Д. Н. Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода // Лесоведение. 2018. № 4. С. 1–15.
- Евстигнеев О. И. Неруссо-Деснянское Полесье: история природопользования. Брянск, 2009. 139 с.
- Евстигнеев О. И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77.

Евстигнеев О. И., Горнова М. В. Ельники высокотравные – климаксные сообщества на низинных болотах Брянского полесья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2 (3). Pp. 1–23.

Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 81–102.

Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. / Отв.ред. Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. М.-Л., 1950. № 6. С. 7–204.

Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.

Смирнова О. В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере Восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. № 1. С. 85–98.

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTHERICUM RAMOSUM* НА ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГАХ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Е. В. Ручинская, А. В. Горнов

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, hellenka92@mail.ru, aleksey-gornov@yandex.ru

Оценено состояние ценопопуляций *Anthericum ramosum* на юго-востоке Брянской области в пределах памятников природы «Меловицкие склоны» и «Севские склоны». Характерный онтогенетический спектр *Anthericum ramosum* – левосторонний с максимумом на виргинильных и временно нецветущих растениях

Ключевые слова: *Anthericum ramosum*, состояние ценопопуляций, характерный онтогенетический спектр, численность, остепненные луга.

THE STATE OF *ANTHERICUM RAMOSUM* COENOPOPULATIONS IN STEPPE MEADOWS (BRYANSK REGION)

E. V. Ruchinkaya, A. V. Gornov

*Center for Forest Ecology and Productivity of the
Russian Academy of Sciences*

The state of *Anthericum ramosum* coenopopulations was assessed in the southeast of the Bryansk region within the natural monuments “Melovitskiye sklonu” and “Sevskiy sklon”. Characteristic ontogenetic spectrum belongs to left-hand type with a maximum on virginal and temporarily non-flowering individuals.

Keywords: *Anthericum ramosum*, state of coenopopulations, characteristic ontogenetic spectrum, abundance, steppe meadows.

Anthericum ramosum L. (венечник ветвистый) – многолетнее травянистое летнезеленое летнецветущее короткокорневищное растение. Это редкий и сокращающийся в численности вид во многих регионах России (Красная книга..., 2010а, б, 2011, 2014, 2015). На территории Брянской области его состояние требует дополнительного изучения и мониторинга (Красная книга..., 2016). Цель работы – оценить состояние ценопопуляций венечника ветвистого на остепненных лугах памятников природы «Меловицкие склоны» и «Севские склоны».

Работа проведена на юго-востоке Брянской области на территории Комаричско-Севского физико-географического района. Район относится к зоне широколиственных лесов Среднерусской подпровинции Восточно-европейской лесостепной провинции (Растительность..., 1980). Исследованы ценопопуляции *A. ramosum* на территории памятников природы «Меловицкие склоны» и «Севские склоны». Оба участка обладают сходным флористическим составом. В растительном покрове здесь сохранились остепненные травяные сообщества, на которых с высоким постоянством встречаются редкие растения: *Anemone sylvestris* L., *Aster amellus* L., *Carex humilis* Leyss., *Cerasus fruticosa* Pall., *Galium tinctorium* L., *Linum flavum* L., *Peucedanum alsaticum* L., *Scorzonera purpurea* L. и др. (Федотов, 2004, 2005; Евстигнеев и др., 2011; Горнов и др., 2020).

В работе использовали популяционно-онтогенетические, геоботанические, статистические методы и методы определения факторов среды. Применена периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1988). Онтогенетические состояния выделены на основе биологических и биометрических признаков (Ручинская, 2019). Состояние ценопопуляций оценивали по следующим параметрам: численность, плотность, тип онтогенетического спектра, тип характерного онтогенетического спектра. Численность – число особей на исследуемой территории (Чернова, Былова, 2007). Плотность – среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Тип онтогенетического спектра называли по классификации, предложенной ранее (Восточноевропейские..., 2004). Характерный онтогенетический спектр – это полночленный онтогенетический спектр, в котором численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов (Заугольнова, 1994; Восточно-Европейские..., 1994; Смирнова, Торопова, 2004). Он характеризует динамически устойчивое состояние попу-

ляции, при котором осуществляется непрерывный оборот поколений (Заугольнова, Смирнова, 1978; Смирнова, 1987). Геоботанические описания сделаны в 11-кратной повторности на площадках по 100 кв. м для каждого типа сообществ на территории памятника природы «Меловицкие склоны». Составлен полный список видов сосудистых растений, для которых определили участие в сообществе по шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). В каждом варианте сообществ определяли: крутизну склона лазерным дальномером, освещенность с помощью люксметра и частоту низовых пожаров. Периодичность палов определяли по возрасту побегов формирования у кустарников. Они появляются из спящих почек, расположенных в базальной части кустарника, прежние надземные оси которого погибли в огне.

На территории памятника природы «Меловицкие склоны» выявлено шесть типов сообществ: полидоминантные остепненные луга, полидоминантные остепненные луга с одиночными генеративными деревьями, монодоминантные остепненные луга с *Pteridium aquilinum* L., олигодоминантные остепненные луга с *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, монодоминантные остепненные луга с *Bromopsis inermis*, остепненные луга на залежи. Эти сообщества приурочены к разным склонам, которые отличаются крутизной, частотой пожаров, наличием одиночных деревьев и хозяйственным использованием. Подробная характеристика сообществ представлена ранее (Евстигнеев и др., 2018; Горнов и др., 2020). Ценопопуляции *A. ramosum* отмечены в первых трех сообществах. Полидоминантные остепненные луга благоприятны для поддержания устойчивой структуры ценопопуляций венечника. В этих ценозах для него характерна наибольшая плотность особей и полночленный левосторонний онтогенетический спектр с максимумом на v и g_n растениях. В полидоминантных остепненных лугах возрастная структура венечника близка к характерному онтогенетическому спектру. Формирование максимума на v и g_n особях определяется особенностями биологии венечника. К ним относятся короткая длительность j и im состояний, наличие генеративных особей переходящих в нецветущее состояние, возникновение v особей вегетативного происхождения, которые образуются в результате дезинтеграции g_2 растений (Ручинская, 2019). В полидоминантных остепненных лугах с одиночными деревьями, которые затеняют травостой, а также на олигодоминантных остепненных лугах, подверженных ежегодным палам, плотность особей ниже в 7–8 раз. Онтогенетический спектр – незавершенный, поскольку отсутствуют ss и s особи: под деревьями им не хватает света для выживания, а при ежегодных палах быстро исчерпывается запас спящих почек, из которых отрастают побеги возобновления. В монодоминантных ценозах с *Pteridium aquilinum* венечник исчез, так как под пологом папоротника освещенность чрезвычайно низка (Евстигнеев и др., 2018). В залежных сообществах, которые примыкают к склону, ежегодные палы не позволяют венечнику закрепиться – отмечены только единичные особи (Ручинская, 2019; Горнов и др., 2020).

Внедрение *A. ramosum* на залежь изучали на территории памятника природы «Севские склоны». До объявления памятником природы в 1988 г. сообщества подвергались распашке (Редкие..., 2008). В настоящее время территория подвержена палам, но перерыв между ними больше, чем на «Меловицких склонах». Это позволяет ценопопуляциям венечника внедряться и удерживаться на залежи. К залежи примыкает склон юго-западной экспозиции, на котором венечник доминирует в травостое. Сообщество на этом склоне никогда не распахивалось и служит источником семян для восстановления вида на заброшенной пашне. За 30 лет на залежи, которая примыкает к склону, венечник стал доминантом, ценопопуляция характеризуется полночленным составом, левосторонней структурой с максимумом на v и g_n и высокой численностью особей. Это свидетельствует об устойчивости ценопопуляции. На расстоянии 25–35 м от склона венечник за 30 лет стал ассектатором. Однако, несмотря на низкую численность особей, сформировался полночленный и левосторонний онтогенетический спектр. Максимальное расстояние, на которое за 30 лет внедрился венечник, – 50 м. Здесь структура его популяции относится к фрагментарному типу. Она представлена единичными особями. Эти данные свидетельствуют о том, что при сокращении частоты палов венечник может стать содоминантом на всем пространстве залежи.

Состояние ценопопуляций венечника ветвистого на территории памятников природы «Меловицкие склоны» от дефинитивного на полидоминантных остепненных лугах до неустойчивого на олигодоминантных остепненных лугах с *Bromopsis inermis* и *Calamagrostis epigeios*. На «Севских склонах» состояние венечника от устойчивого на склоне и на залежи, примыкающей к нему, до инвазионного на расстоянии 35–50 м. Активное внедрение венечника на заброшенную пашню позволяет сделать вывод, что при сокращении частоты палов он может стать содоминантом в травяном покрове всей залежи.

Работа выполнена в рамках темы ГЗ «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем», регистрационный номер НИОКТР 121121600118-8.

Библиографический список

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364 с.

Горнов А. В., Ручинская Е. В., Евстигнеев О. И., Панасенко Н. Н. Памятник природы «Меловицкие склоны»: структура и динамика растительного покрова. М.: Цифровичок, 2020. 126 с.

Евстигнеев О. И., Ручинская Е. В., Горнов А. В. Изменение остепненных лугов в широколиственно-лесной зоне под воздействием палов и хозяйственной деятельности (Брянская обл.) // Ботан. журн. 2018. Т. 103. № 12. С. 1552–1564. doi: 10.1134/S0006813618120049

Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П., Горнов А. В. К флоре памятника природы «Севские склоны» // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Брянск, 2011. Вып. 6. С. 45–52.

Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 1994. 70 с.

Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 6. С. 849–858.

Красная книга Брянской области. 2-е издание. Брянск: РИО БГУ, 2016. 432 с.

Красная книга Калининградской области. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2010а. 334 с.

Красная книга Калужской области. Калуга, 2015. Т. 1. 536 с.

Красная книга Ростовской области. Т. 2. Растения и грибы. Ростов-на-Дону: Минприроды Ростовской области, 2014. 344 с.

Красная книга Рязанской области. Рязань: НП «Голос губернии», 2011. 626 с.

Красная книга Тульской области: растения и грибы. Тула, 2010б. 393 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: «Мир», 1986. 376 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. М.-Л., 1950. № 6. С. 7–204.

Растительность Европейской части СССР. 1980. Л.: «Наука», 1980. 420 с.

Редкие виды растений, животных и грибов особо охраняемых природных территорий Брянской области. Брянск, 2008. 90 с.

Ручинская Е. В. Структурное и видовое разнообразие растительности остепненных лугов в зоне широколиственных лесов (на примере памятника природы «Меловицкие склоны», Брянская обл.): дисс. ... канд. биол. наук. М., 2019. 197 с.

Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.

Смирнова О. В., Торопова Н. В. Общие представления популяционной биологии и экологии растений. В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 154–164.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Федотов Ю. П. Некоторые участки, важные для сохранения степных видов растений в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Вып. 1. Трубчевск, 2005. С. 8–17.

Федотов Ю. П. Физико-географическое районирование Брянской области / Красная книга Брянской области. Брянск: ЗАО Изд-во «Читай-город», 2004. С. 245–250.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология. М.: Дрофа, 2004. 416 с.

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА РАСТЕНИЙ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ В ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ

В. Н. Егорова

*Московский педагогический государственный университет,
egorova1935@mail.ru*

В статье рассматривается взаимосвязь биоморфоогических свойств растений, структуры консорций и функционирование ценопопуляций (ЦП) в ходе естественных и антропогенных сукцессий. В этом плане проведен анализ

довольно широкого комплекса фитоценотически значимых биоморфологических свойств видов, структуры консорций в определенной взаимосвязи и взаимообусловленности. В качестве интегрального параметра разработано понятие об оптимальных возрастных спектрах видов, характеризующего влияние биоморфологических свойств видов (эндогенных факторов) на функционирование ЦП в природных сообществах.

Ключевые слова: биоморфологические свойства, консорции, структура, взаимосвязь, взаимообусловленность.

BIOMORPHOLOGICAL PROPERTIES OF PLANTS AND THE FUNCTION OF CENOPOPOPULATIONS OF SPECIES IN NATURAL COMMUNITIES

V. N. Egorova

Moscow State Pedagogical University

This paper explores the relationship between biomorphological properties of plants, the structure of consortia and the function of cenopopulations (CP) during natural and anthropogenic successions. In this regard, a wide range of phytocenotically significant biomorphological properties of species, consortia structure in a certain interrelation and interdependence were analyzed. The concept of optimal age spectrum of species, describing the influence of the species biomorphological properties (endogenous factors) on CP functioning in natural communities was developed as an fundamental parameter.

Keywords: biomorphological properties, consortia, structure, relationship, interdependence.

В условиях постоянного интенсивного антропогенного давления на природные экосистемы возникает необходимость в исследованиях, позволяющие раскрыть механизмы сукцессий при изучении динамики растительности. Данные наших длительных наблюдений (с 1963 г.) биоразнообразия и структуры растительных сообществ показали принципиальные различия динамики природных и антропогенных сукцессий. Динамика количественных параметров биоразнообразия и структуры сообществ (число видов, их обилие, высота растительного покрова, биомасса на единицу площади, видовой состав жизненных форм (ЖФ), семейств, состав доминантов и содоминантов и др.) характеризовали тенденции сукцессий, но не раскрывали их механизмы. Особенно при воздействии разносторонних экзогенных факторов (Егорова, 2013). С целью выявления механизмов сукцессий были проведены популяционно-онтогенетические исследования основных ценозообразователей пойменных сообществ, которые включали изучение биоморфологических свойств растений, различных аспектов функционирования ценопопуляций

(ЦП) видов, структуры консорций, семенного и вегетативного размножения компонентов сообществ.

При изучении биоморфологических свойств видов широко использовали методы и подходы при выделении и характеристике жизненных форм, структуре особей и побегов, определении типов побегов и др., разработанные И. Г. Серебряковым (1952, 1962, 1964) и Т. И. Серебряковой (1956, 1967, 1971).

Изученные виды характеризовались жизненными формами: рыхлокустовые (*Agrostis gigantea* Roth., *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Phleum pratense* L., *Poa palustris* L.); рыхлокустово-длиннокорневищные (*Poa trivialis* L.); плотнодерновинно-длиннокорневищные (*Festuca rubra* L., *Poa pratensis* L.); длиннокорневищные (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski). Виды характеризовались различными способами размножения: семенным (*Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*), смешанным (семенным и вегетативным – *Poa trivialis*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*), преимущественно вегетативным (*Bromus inermis*, *Elytrigia repens*).

Репродуктивную способность злаков характеризовали по трем элементам – потенциальная семенная продуктивность (ПСП), условно-реальная семенная продуктивность (УРСП), реальная семенная продуктивность (РСП). Для анализа использовали качественные и количественные характеристики особей, полученные в сообществах, где эти виды являются доминантами и содоминантами. В этой эколого-фитоценотической обстановке природных сообществ они в наибольшей степени реализуют присущие им биоморфологические свойства. Все количественные и качественные параметры признаков и свойств особей при анализе материала приведены для средневозрастного генеративного состояния, в котором растения, по многочисленным литературным и нашим данным, имеют законченное структурное выражение и наиболее полно отражают наследственные свойства. Материалы по реализации репродуктивной способности изученных видов (формирование проростков в течение вегетационного периода) получены в природных сообществах, испытывающие антропогенное давление разной интенсивности.

В итоге было установлено, что уровень репродуктивной способности злаков непосредственно и прямолинейно не связан ни со способом размножения, ни с ЖФ. Среди изученных злаков по уровню ПСП выделено 6 групп. В трех группах присутствуют виды, размножающиеся семенным и смешанным путями, в двух группах – преимущественно вегетативным и смешанным способами. И только в одной группе присутствуют виды с максимальным значением (500–1000 шт./ген побег) ПСП, размножающиеся семенным путем и характеризующиеся рыхлокустовой ЖФ. Количественные характеристики всех элементов репродуктивной способности (ЭРС) злаков меняются (в отдельные годы существенно) в зависимости от погодных условий, факторов среды, интенсивности антропогенного воздействия на растительные сообщества. Одна-

ко уровень репродуктивной способности видов остается постоянным (Егорова, 1998 и др.).

Выяснилось, что при рассмотрении процессов функционирования ЦП, особенно их самоподдержания и механизмов сукцессий в природных сообществах важно изучить взаимосвязи фито- и зоокомпонентов и определить общие тенденции в процессе формирования адаптивных свойств консорбентов как функциональных единиц биоценозов. Изучение взаимоотношений фито- и зоокомпонентов в пойменных сообществах реки Оки были проведены совместно с сотрудниками зоологического отделения Проблемной биологической лаборатории (в настоящее время Учебно-научный центр экологии и биоразнообразия) МПГУ Х. П. Мамаевой и С. Н. Фирсовым.

Консорцию, следуя В. И. Василевичу (1983, 1993), мы рассматривали как совокупность организмов, живущих на какой-либо особи растения или животного, питающихся тканями этой особи или просто прикрепляющихся к ней, использующих в качестве убежища. Для характеристики структуры консортов определяли группы по характеру деятельности, численность консортов по фазам и стадиям развития, онтогенез (циклы развития, число поколений, продолжительность жизни отдельных поколений и др.). Материал проанализирован в отдельных наших работах (Егорова и др., 1982, 2001).

Исследования структуры консорций генеративной сферы злаков также не выявили прямой связи между численностью личинок галлиц, которые в этой стадии развиваются в генеративной сфере видов и числом элементов семенной продуктивности. Заметное влияние галлиц на РСП было установлено только при их максимальной численности. За пятилетний период это было зафиксировано в соцветиях *Bromopsis inermis*, размножающегося в природных сообществах преимущественно вегетативным путем, и рыхлокустового *Alopecurus pratensis*, размножающегося семенным путем. В литературе есть информация о влиянии галлиц на семенную продуктивность однолетних зерновых культур. Особенно отмечается о высокой численности галлиц в соцветиях *Alopecurus pratensis* (до 18 тысяч на 100 соцветий) в культуре (Barnes, 1946, 1956; Skuhrava, Skuhravy, 1974). В генеративных органах других злаков численность личинок галлиц была невысокой. Было установлено, что не зависимо от той или иной динамики численности галлиц в соцветиях злаков, общие закономерности коадаптации растений и их фитофагов оставались неизменными. Численность галлиц в соцветиях не находилась в прямой корреляции ни с уровнем семенной продуктивности, ни с ЖФ и способами размножения злаков (Егорова и др., 1982, 2001).

Материалы, полученные нами при изучении онтогенеза и структуры ЦП видов злаков в ряду условий, позволили рассмотреть довольно широкий комплекс фитоценотически значимых биоморфологических свойств видов в определенной взаимосвязи и взаимообусловленности. Выяснить более глубокую взаимосвязь между достаточно широким комплексом фитоценотически значимыми биоморфологическими свойствами растений, структурой ЦП и консорций. В этом плане мы проанализировали соотношение количественных и

качественных характеристик признаков и свойств особей, ЦП, консорций злаков. На этой основе было разработано представление об оптимальных возрастных спектрах видов. Обоснование и количественные параметры оптимальных возрастных спектров видов рассмотрены нами в других работах (Егорова, 1988, 2013). Здесь приведем только понятие об оптимальном возрастном спектре: «оптимальным мы рассматриваем такой возрастной спектр ЦП, когда в основу определения относительной доли особей каждого возрастного состояния положены биоморфологические свойства, достаточно полная реализация которых в ценозах обеспечивает равновесное состояние между поступлением молодых растений, развившихся из диаспор и отмиранием в результате старения, а также характерную для каждой биоморфы последовательность перехода особей из одного возрастного состояния в следующее с учетом элиминации в тех возрастных состояниях (проростки, ювенильные растения), в которых активный процесс отмирания наблюдается не только в критических ситуациях для развития растений».

На примере *Dactylis glomerata* был проведен корреляционный анализ отдельных пар биоморфологических свойств особей, ЦП, консорций, который показал, что отсутствует между ними прямолинейная и непосредственная связь. Хотя в отдельных случаях тенденции выявляются. Сопоставление трех вариантов оптимальных возрастных спектров ежи сборной, полученные в сообществах в ряду условий и в различных географических зонах, демонстрирует достаточно полное их совпадение (рис.).

Таким образом, выявленные количественные и качественные изменения в ходе онтогенеза и жизненного состояния особей *Dactylis glomerata* в изученном ряду сообществ не оказывают существенного влияния на структуру оптимальных возрастных спектров. Более заметные расхождения в структуре трех вариантов оптимальных возрастных спектров имеются в возрастных группах *ss* и *s*. Для данного вида они обусловлены формированием различного числа партикул в процессе дезинтеграции особей ежи сборной в конце онтогенеза в зависимости от их жизненного состояния.

Оптимальные возрастные спектры отражают наиболее высокий уровень реализации биоморфологических свойств видов в сообществах, что в наибольшей степени определяет структуру возрастных спектров ЦП в процессе их функционирования. В этой ситуации влияние эндогенных факторов (биоморфологических свойств видов) является преимущественным по сравнению с экзогенными факторами. Сопоставление оптимальных и эмпирических возрастных спектров достаточно четко отражает соотношение влияния эндогенных и экзогенных факторов в конкретных сообществах в любом ряду условий. Определить механизмы и факторы, ответственные за изменения, наблюдаемые в структуре ЦП разных сообществ. А также определить характер этих изменений и их влияние на функционирование ЦП во времени.

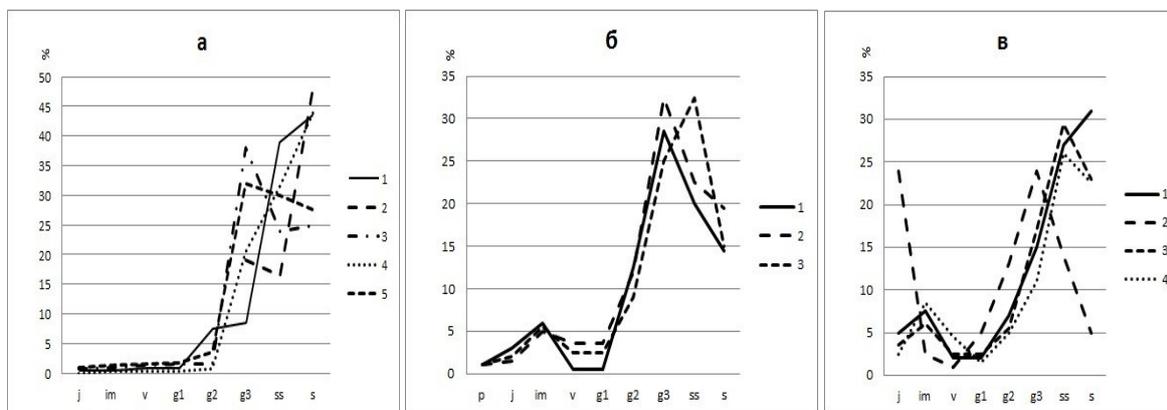


Рис. Эмпирические и оптимальные возрастные спектры *Dactylis glomerata*:
а – эмпирические возрастные спектры ежи сборной в сообществах, где она входит в группу сопутствующих видов: 1 – в пойме реки Оки, пастбищное использование, удобрения не вносят в течение 7 лет; 2 – в пойме реки Оки, пастбищное использование, удобрения не вносят в течение 14–15 лет; 3 – субальпийский луг Западного Закавказья (Адлерский район) на высоте 1700–1800 м, сенокосно-пастбищное (нерегулярное) использование; 4 – в пойме реки Оки, сенокосное использование, удобрения не вносят 14–15 лет; 5 – в пойме реки Оки, сенокосное использование, удобрения вносят 14–15 лет в количестве $N_{120}P_{60}K_{60}$;
б – оптимальные возрастные спектры: 1 – для совокупности ЦП пойменных сообществ, сенокосное использование; 2 – для совокупности ЦП пойменных сообществ при пастбищном использовании; 3 – для ЦП пойменного сообщества при сенокосном использовании;
в – эмпирические возрастные спектры в сообществах, где ежа сборная входит в группу доминантов или содоминантов; 1 – субальпийский луг Западного Закавказья на высоте 1500 м; 2 – в пойме реки Оки, пастбищное использование, удобрения вносят в количестве $N_{60-90}PK_{30-60}$; 3 – в пойме реки Оки, сенокосное использование, удобрения вносят в количестве $N_{60}PK_{30-60}$, в пойме реки Угры, сенокосное использование, удобрения не вносят

Библиографический список

- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 347 с.
- Василевич В. И. Некоторые направления в изучении динамики растительности // Ботан. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1–16.
- Егорова В. Н. Общие и специфические черты функционирования ценопопуляций в пойменных ценозах // Перспективы теории фитоценологии. Тарту, 1988. С. 71–79.
- Егорова В. Н. Семенное размножение растений в природных сообществах: биоморфологические основы формирования плодовитости, факторы и механизмы ее реализации (на примере 11 видов злаков) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 31–41.
- Егорова В. Н. Пойменные луга Средней Оки: мониторинг, проблемы сохранения и восстановления биоразнообразия и генофонда. М., 2013. 409 с.
- Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Влияние антропогенных факторов на возобновление ценопопуляций злаков и связанных с ними насекомых в пойме р. Оки // Животный мир центра лесной зоны Европейской части СССР. Калинин, 1982. С. 10–125.
- Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Структура консорциев генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах реки Оки // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 26–38.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Высшая школа, 1952. 391 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.–Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки // Уч. Зап. Моск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина. 1956. Т. 9. Вып. 3. С. 43–120.

Серебрякова Т. И. Типы побегов и эволюция жизненных форм в семействе злаков // Научн. докл. Высш. школы. Биолог. науки. 1967. № 2. С. 61–73.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Barnes H. F. Gall midges of economic importance. London 1946–1956. Vol. 1–8.

Barnes H. F. Wheat blossom mldge on Broadbalk, Rothomsted Experimental Station 1927–1956 // Proc. 10-th Int. congr. of entomol. 1956. Vol. 3. Pp. 367–374.

Skuhrava und Skuhravy. Vorkommen und Prognose von *Gallmucken* (Diptera, Cecidomyidae) an Getreide in der CSR // Symp. mit inter-nationaler Beileitung zur Schaderregeruberwachung in der industriemassigen Getreideproduktion, Haile (Saale). 1974. Pp. 63–74.

ЖИЗНЕННАЯ СТРАТЕГИЯ КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫХ ВИДОВ СЕМ. ORCHIDACEAE В НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Н. Ю. Егорова, В. Н. Сулейманова

*Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства
и звероводства имени профес. Б. М. Житкова, n_chirkova@mail.ru*

В работе продемонстрировано, что у представителей сем. Orchidaceae в условиях антропогенно трансформированных экосистем можно выделить два типа онтогенетических стратегий, которые отличает чередование защитной и стрессовой компонент.

Ключевые слова: сем. Orchidaceae Juss., онтогенетическая стратегия, жизненная форма, короткокорневищные виды.

LIFE STRATEGY OF SHORTRHIZOMATOUS SPECIES OF THE FAMILY ORCHIDACEAE IN DISTURBED HABITATS

N. Yu. Egorova, V. N. Suleymanova

Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming

The paper demonstrates that the representatives of the sem. Orchidaceae in conditions of anthropogenically transformed ecosystems, two types of ontogenetic strategies can be distinguished, which are distinguished by the alternation of protective and stress components.

Keywords: Orchidaceae Juss., ontogenetic strategy, life form, short-rhizomatous species.

Изучение жизненных стратегий растений одного семейства, рода, имеющих одну жизненную форму и встречающихся в сходных эколого-ценотических условиях, в настоящее время является весьма актуальным, по-

сколькo позволяет оценить адаптационные возможности видов в конкретных местообитаниях, дать прогноз их возможного развития при изменении параметров биотопа, обусловленных, в том числе, и антропогенными факторами. Особенно это важно для редких и находящихся под угрозой исчезновения таксонов.

Объектами настоящего исследования являются *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh., *Cypripedium calceolus* L., относящиеся к сем. Orchidaceae Juss. Это многолетние, короткокорневищные, травянистые растения, геофиты, поликарпики.

Помимо естественных местообитаний рассматриваемые виды часто встречаются и в условиях антропогенных ландшафтов (Суюндуков, 2011; Филимонова, 2014; Телеганова, 2019), где они формируют достаточно многочисленные популяции.

Цель данной работы – определить тип онтогенетической стратегии коротко-корневищных видов сем. Orchidaceae Juss. в условиях антропогенно трансформированных экосистем на примере зарастающего древесными породами не рекультивированного карьера по добыче известняка.

Материал и методы. Исследования осуществляли в вегетационные сезоны 2020–2022 гг. Изучены 16 ценопопуляций (ЦП) анализируемых видов, расположенные на отработанном карьере по добыче известняка (окр. п. Первомайский, Слободской район, Кировская область). Карьер находится в верхней части крутого склона коренного берега р. Вятки (подзона южной тайги). Породы отвала: известняки с прослоями мергелей и глин. Отвалы карьера не подвергались рекультивации и после окончания разработок предоставлены стихийному зарастанию. Зарастание осуществлялось в основном за счет заноса семян из окружающих лесных и луговых фитоценозов. Возраст лесных растительных сообществ ~45 лет. Лесные фитоценозы характеризуются сомкнутостью 0,2–0,6. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 20–40 %.

При оценке типов онтогенетических стратегий использовали методические разработки А. Р. Ишбирдина и М. М. Ишмуратовой (2004), Ю. А. Злобина (2009). Для координации ценопопуляций по градиенту комплексного фактора благоприятности условий применяли индекс виталитета ценопопуляций (IVC), т. е. коэффициент жизнестойкости, с использованием выравнивания средних значений параметров по ценопопуляциям, методом взвешивания (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004), рассчитываемый как:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N}$$

где X_i – среднее значение i -того признака в ценопопуляции; \bar{X}_i – среднее значение i -признака для всех ценопопуляций; N – общее число признаков.

Наибольшее значение коэффициента соответствует наилучшим условиям произрастания, наименьшее – наихудшим.

А. Р. Ишбирдин и М. М. Ишмуратова (2004) выделяют 4 типа онтогенетических стратегий растений: 1) защитная – с усилением стресса наблюдается усиление координации развития растения (повышение морфологической целостности растения); 2) стрессовая – с усилением стресса происходит ослабление координации развития растения (снижается морфологическая целостность растения); 3) защитно-стрессовая – при усилении стресса отмечается первоначально усиление, а затем ослабление морфологической интеграции; 4) стрессово-защитная – при усилении стресса происходит сначала ослабление, переходящее в дальнейшем в усиление морфологической интеграции.

Результаты и их обсуждение. Онтогенетические стратегии всех рассматриваемых короткокорневищных видов орхидей на отработанном карьере по добыче известняка соответствуют смешанному типу. Отличия наблюдаются в чередовании защитной и стрессовой составляющих. Так, для видов рода *Epipactis* (*E. atrorubens*, *E. helleborine*) установлен защитно-стрессовый тип стратегии. Первоначально при ухудшении условий роста до умеренного уровня происходит увеличение морфологической целостности, что отражается в увеличении значений коэффициента детерминации до 0,52 для *E. atrorubens* и до 0,41 для *E. helleborine* (рис., поз. А, В). Дальнейшее усиление стресса включает стрессовые механизмы регуляции взаимообусловленности развития морфологических структур, что выражается понижением индекса морфологической интеграции до 0,24 и 0,34 соответственно.

Тренды онтогенетических стратегий *C. calceolus* и *N. ovata*, напротив, характеризуются чередованием стрессовой и защитной составляющих (рис., поз. С, D). Изначально здесь ухудшение условий роста до умеренного уровня вызывает снижение морфологической целостности, что находит отражение в понижении значений коэффициента детерминации до 0,14, при этом действие стрессовых факторов вызывает распад нормальной структуры особей, и, таким образом, реализуется стрессовая составляющая. При последующем усилении стресса включаются защитные механизмы регуляции взаимообусловленности развития морфологических структур, компенсирующие неблагоприятные экологические и ценоотические воздействия, что находит отражение в повышении индекса морфологической интеграции до 0,50 и проявлении защитной компоненты. Защитная составляющая в комбинированной онтогенетической стратегии свидетельствует о проявлении устойчивости к умеренному стрессу. Как отмечают М. М. Ишмуратова и др. (2010), И. В. Блинова (2014) стрессово-защитная онтогенетическая стратегия является типичной для многих видов семейства Орхидные, которая при антропогенном прессе дополняется чертами рудеральности.

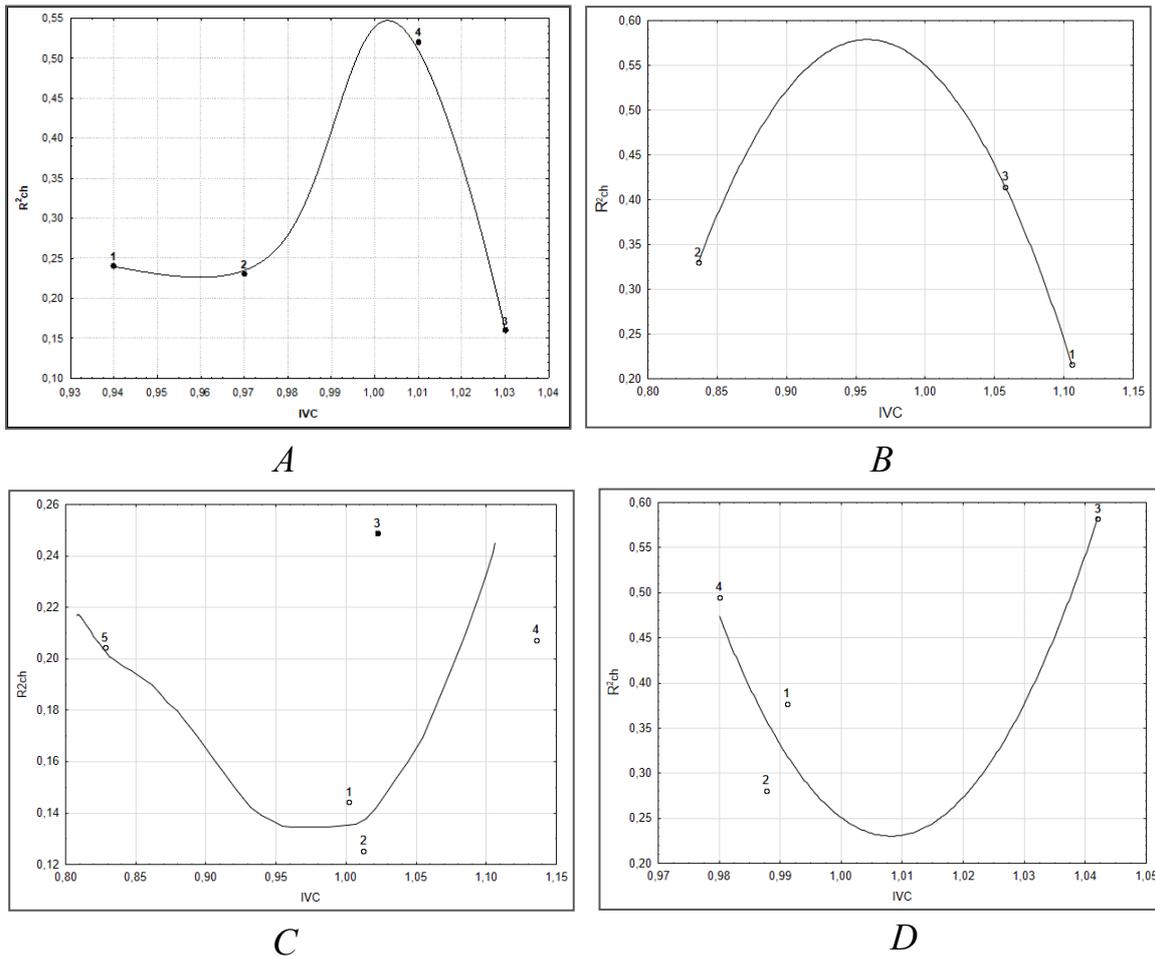


Рис. Тренды онтогенетических стратегий видов сем. *Orchidaceae* в условиях антропогенно трансформированных экосистем на примере зарастающего древесными породами не рекультивированного карьера по добыче известняка: *A* – *Epipactis atrorubens*; *B* – *Epipactis helleborine*; *C* – *Cypripedium calceolus*; *D* – *Neottia ovate*; по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляций (IVC); по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2_{ch})

Таким образом, исследования характера изменения корреляционной структуры растений в различных ценологических условиях отработанного карьера по добыче известняка позволили выделить у короткокорневищных представителей сем. *Orchidaceae* два типа онтогенетических стратегий, которые отличает чередование защитной и стрессовой компонент.

Библиографический список

- Блинова И. В. Эколого-ценологические и онтогенетические стратегии редких видов сосудистых растений Мурманской области // Вестник КНЦ РАН. 2014. Т. 19. № 4. С. 83–95.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Универ. книга, 2009. 263 с.
- Иибирдин А. Р., Иимуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.

Ишмуратова М. М., Набиуллин М. И., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р. Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. 176 с.

Суюндуков И. В. Устойчивость некоторых видов семейства Orchidaceae к антропогенным воздействиям на Южном Урале // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13 (5–3). С. 108–112.

Телеганова В. В. Известняковые карьеры в Центральной России как ценные в ботаническом отношении объекты (на примере Калужской области) // Разнообразие растительного мира. 2019. № 2 (2). С. 11–17.

Филимонова Е. И., Лукина Н. В., Глазырина М. А. Орхидные в техногенных экосистемах Урала // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2014. № 11. С. 68–75.

ДОЛГОСРОЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СПЕКТРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

О. В. Созинов¹, К. В. Шукина², Д. С. Кессель², Н. С. Ликсакова²

*¹Гродненский государственный университет им. Янки Купалы,
o.sozinov@grsu.by*

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, schukina@binran.ru

Проведены исследования изменчивости видового состава и биоморф трав разнотравно-злакового луга на территории научно-опытной станции «Отрадное» (Ленинградская область России) за 60-летний период (1955–1960 гг. и 2018–2021 гг.). Показана относительная стабильность спектра жизненных форм и повышенная изменчивость видового состава трав за сравнимый период.

Ключевые слова: луг, динамика растительности, биоморфа, станция Отрадное, Шенниковский луг, жизненная форма, корневая система, видовой состав, Карельский перешеек.

LONG-TERM VARIABILITY OF THE SPECTRUM OF PLANT LIFE FORMS OF MEADOW PHYTOCENOSES

O. V. Sozinov¹, K. V. Shchukina², D. S. Kessel², N. S. Liksakova²

¹Yanka Kupala State University of Grodno,

²Komarov Botanical Institute RAS

Studies of the variability of the species composition and the composition of biomorphs of grasses of a grass-cereals meadow on the territory of the Otradnoye research and experimental station over a 60-year period (1955–1960 and 2018–2021) were carried out. The relative stability of the spectrum of life forms and increased variability of the species composition of grasses over the compared period are shown.

Keywords: meadow, vegetation dynamics, biomorph, Otradnoye research station, Schennikovsky meadow, life form, root system, species composition, Karelian isthmus.

Жизненные формы отражают адаптации растений ко всему комплексу факторов внешней среды, т. е. специфике данного местообитания в целом (Серебряков, 1962). Именно поэтому спектр жизненных форм сообщества столь информативен, а биоморфологический анализ широко применяется в фитоценологии при комплексном рассмотрении луговых ценофлор (Паринова, 2010; Егорова, 2013).

Луговой массив, список видов которого подвергнут биоморфологическому анализу, расположен на территории Научно-опытной станции «Отрадное» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (далее – НОС «Отрадное»). Станция находится в Приозерском районе Ленинградской области (60°50' с. ш. и 30°15' в. д.) на северном берегу крупного (~70 км²) озера Отрадное. Изучаемый луг занимает около 5 га площади на пологом озерном склоне южной экспозиции. От озера массив отграничен полосой прибрежного леса – дериватом бывшей здесь ассоциации черноольхового вязовника (*Ulmus laevis* + *Alnus glutinosa*). В верхней части склона луга граничат с сосновым лесом на водораздельной равнине, с отдельными группами подроста ольхи серой по экотону.

До 1939 г. на этой части Карельского перешейка большинство не занятых лесом земель находились под искусственно созданными лугами и пашнями (Макаревич, 1963). Со второй половины 1950-х годов XX века территория НОС «Отрадное» стала полигоном экспериментальных геоботанических исследований луговой растительности – здесь располагался Шенниковский луг (Шенников, 1963; Макаревич, 1963, 1970). К тому времени растительность рассматриваемого участка уже некоторое время находилась в стадии смены травостоев сравнительно простого по строению посевного ценоза природными, которые характеризуются большой сложностью флористического состава. Из видов, оставшихся от ценозов сеяных лугов в составе, присутствовали: *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Trifolium pratense*, *T. repens*. При закладке опытов (1955 г.) в злаково-разнотравном травостое луга преобладали: *Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* и *Alchemilla pastoralis* (Макаревич, 1963). При этом флористический состав был однородным по всему профилю луга, от основания склона до его вершины, тогда как, по биомассе в нижней части склона преобладали злаки, а в верхней – разнотравье (Шенников, Макаревич, 1963).

Экспериментальные работы на луговом стационаре НОС «Отрадное» осуществлялись вплоть до 1980-х гг. В конце 1990-х–начале 2000-х на этих лугах велся активный выпас скота (овец). Интенсивное хозяйственное использование данных лугов прекратилось в начале 2000-х гг.

В 2018 г. сотрудниками лаборатории общей геоботаники БИН РАН на данном участке заложен эколого-ценотический профиль в виде 5 пробных площадей ($5 \times 100 \text{ м}^2$) по орографическому градиенту на склоне юго-западной экспозиции к северному берегу озера Отрадное (луговой фрагмент катены) (Созинов и др., 2022).

Наши исследования показали, что травостой за прошедшие 60 лет сильно изменился. Актуальная растительность ценотически дифференцирована по склону: вверх от озера идёт смена сообществ болотистых лугов (таволговых и канареечниковых) фитоценозами настоящих мезофитных с доминированием *Alopecurus pratensis* и *Arrhenatherum elatius*, а выше – бедных мезопсаммофитных лугов из *Calamagrostis epigeios*. Произошла смена и видового состава, участвующих в сложении травостоя растений. Общими в списках 1960-х и 2020-х гг. остались только 29 из более чем 60 видов.

Цель работы – выявление характера долговременной изменчивости видового состава и спектра биоморф травянистых растений луговой растительности.

Материалы и методы. Геоботанические описания 1955–1960 гг. на Шенниковском лугу заимствованы из статьи А. П. Шенникова и В. Н. Макаревич (1963). Большая часть описаний 1955–1960 гг. сделана на экспериментальных участках в верхней, более возвышенной, части лугового массива (~0,5 га). Описания 2018–2021 гг. сделаны в вегетационные сезоны на трансекте, пересекающей весь луг с юга на север, для полного охвата видового разнообразия: 5 пробных площадей (400 м^2). Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995). Гербарные образцы хранятся в LE и GRSU. Классификация жизненных форм проведена по И. Г. Серебрякову (1962, 1964). Статистическая обработка материала проведена с помощью критерия Манна-Уитни в PAST 4.10 (Hammer et al., 2001); индекса Жаккара по С. И. Денисовой (1999).

Результаты. Анализ изменчивости спектра жизненных форм травянистых растений на лугу с периодом в 60 лет показал его относительную устойчивость ($p > 0,05$, табл. 1). Данная устойчивость формируется при значительной видовой долговременной изменчивости сообществ: индекс Жаккара составил 0,24 на фоне сходного суммарного количества видов (табл. 1).

Таблица 1

Спектр жизненных форм трав луговой растительности (количество, шт.)

Жизненная форма	1955–1960 гг.	2018–2021 гг.
Многолетние летнезеленые травы, mlT	51	63
Многолетние вечнозеленые травы, mwT	1	0
Многолетние зимнезеленые травы, mzT	4	2
Одно-двулетние летнезеленые травы, odlT	5	3
Всего	61	68

Доминирование многолетних летнезелёных трав усилилось и стало абсолютным (табл. 1, рис.). Остальные жизненные формы либо выпали (много-

летние вечнозелёные травы), либо снизили своё присутствие вдвое (многoletние зимнезеленые травы и одно-двулетние летнезелёные травы).

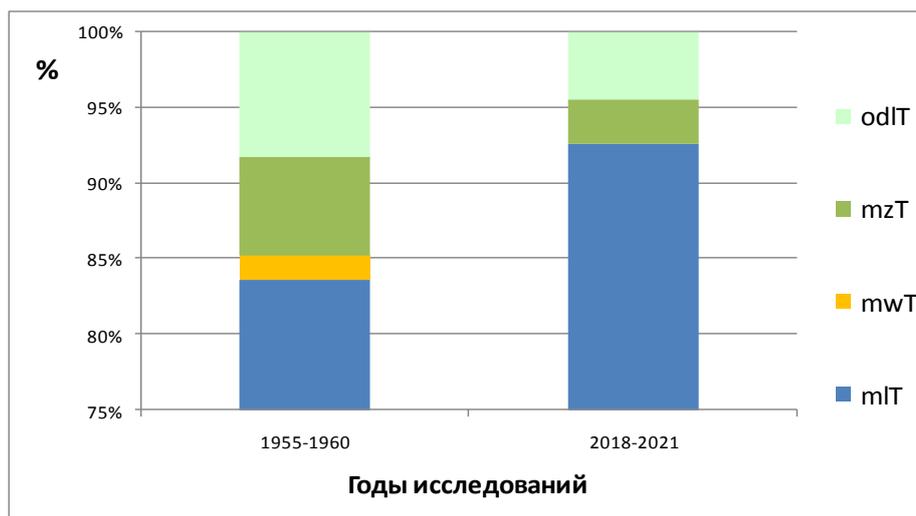


Рис. Доли биоморф луговой растительности разных лет исследования: условные обозначения легенды те же, что и в табл. 1.

Травы в классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1964) подразделяются по морфологическим особенностям их подземных органов. Б. А. Быков (1970) отмечал, что познать законы формирования растительных сообществ, пути их становления, взаимосвязей со средой обитания, изменений и смен растительных группировок возможно только при глубоком знании подземных частей растений (Олейникова, 2018). Анализ спектра биоморф сообществ исследуемого луга показал изменения, произошедшие за 60 лет в соотношении основных групп по типам строения корневых систем (табл. 2). Прежней (в процентном отношении) осталась доля короткокорневищно-кистекарневых трав. Но, если в 1960-х гг. они доминировали, то в настоящее время лидерство перешло к тонко-длиннокорневищным растениям: количество тонко-длиннокорневищных видов увеличилось почти в 2 раза (табл. 2). Уменьшилась доля стержнекарневых травяных растений. Отмечено, что увеличение доли корневищных растений зафиксировано здесь и ранее – в 1970-х годах, на участке луга с условно заповедным режимом (в отсутствии кошения и внесения удобрений). По сравнению с исходным состоянием в составе травостоя этого участка через 10 лет более чем вдвое уменьшилось обилие дерновинных растений (например, выпал *Anthoxanthum odoratum*) при разрастании корневищных (Макаревич, 1970). Доля длиннокорневищных видов (*Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigeios*) выросла за 60 лет и среди доминантов травостоя, тогда как, короткокорневищно-кистекарневых (*Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*), наоборот, сократилась.

Однако в целом, спектр биоморф трав исследуемого луга по типам корневой системы достоверно не изменился ($p > 0,05$).

В отсутствие хозяйственного использования за последние 30 лет (период прекращения кошения) на лугу появились единичные особи древесных ви-

дов (в виде подроста): *Salix phylicifolia*, *Salix myrsinifolia*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, которые не сформировали древесного яруса.

Таблица 2

Изменчивость участия биоморф трав по типам подземных органов (количество, шт.) в сложении луговой растительности

Тип корневой системы	1955–1960 гг.	2018–2021 гг.
Стержнекорневые	13	9
Короткокорневищные	7	4
Короткокорневищно-кистекокорневые	20	24
Тонко-длиннокорневищные	16	29
Комбинированный тип	5	2
Всего	61	68

Таким образом, многолетняя изменчивость луговой растительности научно-опытной станции Отрадное (Ленинградская область) при хозяйственном использовании и при его отсутствии показала достаточно устойчивый спектр жизненных форм на фоне повышенной дифференциации видового состава.

Работа выполнена в рамках плановой темы Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН «Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации», № 121032500047-1.

Библиографический список

- Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 225 с.
- Денисова С. И. Полевая практика по экологии. Учебное пособие. Минск: Университетская, 1999. 120 с.
- Макаревич В. Н. Влияние на луговой травостой способов его использования // Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л.: Наука, 1963. С. 39–103.
- Макаревич В. Н. Растительный покров // Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Л., 1970. С. 24–28.
- Маракулина С. Ю., Дегтева С. В. Ценофлоры суходольных лугов средней и южной тайги Кировской области // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 840–851.
- Олейникова Е. М. Оценка структурного разнообразия травянистых растений // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 2. С. 161–182. doi:10.24411/2073-1035-2018-10027
- Паринова Т. А. Флористический анализ лугов островной поймы низовий р. Северной Двины // Вестн. Казанского ГАУ. 2010. Т. 3. № 17. С. 130–135.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосемянных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–205.
- Созинов О. В., Шукина К. В., Кораблёв А. П., Кессель Д. С., Ликсакова Н. С., Пукинская М. Ю. Флуктуации эколого-ценотических характеристик луговой растительности на орографическом градиенте (Карельский перешеек) // Ботан. журн. 2022. Т. 107. № 11 (в печати).

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.

Шенников А. П. Задачи лаборатории экспериментальной геоботаники Ботанического института Академии наук СССР // Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л: Наука, 1963. С. 6–11.

Шенников А. П., Макаревич В. Н. Краткий очерк природной флоры и растительности территории научно-опытной станции «Отрадное» // Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л: Наука, 1963. С. 33–38.

Hammer Øyvind Harper, David A. T., Paul D. Ryan. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. 4(1): art. 4: 9 p. 178 kb. Available from: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

ДИНАМИКА ДОМИНАНТОВ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПРИ ДЕМУТАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛИДОВСКИХ ЛУГАХ РЕКИ УГРЫ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

И. М. Ермакова

Московский педагогический государственный университет

Многолетние наблюдения за восстановлением растительности 15 подстожий после уборки стогов обнаружили 26 видов доминантов, принадлежащих к разным жизненным формам (ЖФ). Наиболее многочисленными и стабильными по годам наблюдений на всех подстожьях оказались стержнекорневые, менее – корневищно-кустовые, рыхлокустовые. Доминанты других ЖФ встречались в более короткие сроки и реже. Позже всех восстанавливались наземноползучие.

Ключевые слова: жизненная форма, доминанты, подстожья, пойменные луга, Залидовские луга.

DYNAMICS OF DOMINANTS OF DIFFERENT LIFE FORMS DURING VEGETATION DEMUTATION IN THE ZALIDOVSKY MEADOWS OF THE UGRA RIVER OF THE KALUGA REGION

I. M. Ermakova

Moscow State Pedagogical University

Long-term observations of the restoration of vegetation of 15 haystacks after harvesting stacks found 26 dominant species belonging to different life forms. The most numerous and stable over the years on all substages were tap plants, less – rhizoma-tufted, loosely-tufted. Dominants of other life forms were found for shorter periods and less frequently. The ground-creeping were the last to recover.

Keywords: life forms, dominant species, substages, floodplain meadows, Zalidovski lug.

Жизненная форма (ЖФ) отражает облик растений, который является результатом приспособления к условиям окружающей среды. ЖФ с эколого-морфологической точки зрения можно определить как своеобразный облик (габитус) определенной группы растений (включая их подземные органы), возникающий в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически этот габитус развился в данных эколого-климатических и ценогических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям (Серебряков, 1964).

Для оценки устойчивости ценозов на Залидовских лугах р. Угры мы использовали, в числе других показателей, разнообразие ЖФ. Следуя известным и принятым классификациям ЖФ (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1972) нами были определены 37 групп видов растений по ЖФ и составлены таблицы с указанием литературных данных (227 источников) и нашего мнения по ЖФ 202 видов растений флоры Залидовских лугов. На работы Т. И. Серебряковой ссылки сделаны 71 раз.

При математической обработке полученного материала для построения спектров ЖФ группы были укрупнены до 13 (Ермакова, Сугоркина, 2017). Выбиралась наиболее характерная ЖФ для вида в конкретном ценозе.

При оставлении стогов с сеном на несколько месяцев на пойменных лугах происходят сукцессионные изменения растительности: отмирают ценопопуляции одних видов, снижается численность и жизнеспособность, происходит задержка отрастания других. Сразу после снятия стога отмечается обеднение состава травостоя, снижение проективного покрытия по сравнению с соседними участками. Процесс демутации наблюдался нами до 27 лет. В зависимости от ЖФ и цено типа растения одних видов выпадают при стоговании, другие переносят его с ухудшением или улучшением состояния. Часть видов временно прекращает вегетацию, а затем восстанавливается. Виды-эксплеренты хорошо восстанавливаются и хорошо отрастают на освобожденных местах. Некоторые виды возобновляются и хорошо отрастают. Восстановление растительности на подстожьях сопровождается засорением окружающих территорий нежелательными видами (Ермакова, Сугоркина, 1993, 2016, 2017).

Цель работы: выявление динамики доминантов разных ЖФ на 15 подстожьях при восстановлении на них растительности.

Методика работы заключалась в анализе изменений растительности подстожий по многолетним геоботаническим описаниям. Были выбраны подстожья, чей возраст был точно известен. Все они располагаются в центральной части поймы среднего и высокого уровня. На всех 15 подстожьях за все годы мониторинга выявлено 26 доминирующих видов, относящихся к разным ЖФ (табл. 1).

На многих подстожьях каждый год происходила перегруппировка доминантов или их частичная смена, полная смена, еще реже их состав был постоянным. Первым годом жизни подстожья считали год, следующий после установки стога (Ермакова, Сугоркина, 2021).

Таблица 1

Жизненные формы доминантов на 15 подстожьях

№	Доминанты	Жизненная форма	№ ЖФ
1	<i>Agrostis gigantea</i> Roth – полевица гигантская	корневищно-кустовые	10
2	<i>Alopecurus pratensis</i> L. – лисохвост луговой	корневищно-кустовые	10
3	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. – купырь лесной	стержнекорневые	1
4	<i>Arctium tomentosum</i> Mill. – лопух паутинистый	стержнекорневые	1
5	<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub – костер безостый	длиннокорневищные	5
6	<i>Bunias orientalis</i> L. – свербига восточная	стержнекорневые	1
7	<i>Carduus crispus</i> L. – чертополох курчавый	малолетники	11
8	<i>Chaerophyllum prescottii</i> DC – бутень Пресскота	клубневые, луковичные	7
9	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess. – бодяк щетинистый	корнеотпрысковые	4
10	<i>Dactylis glomerata</i> L. – ежа сборная	рыхлокустовые	9
11	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski – пырей ползучий	длиннокорневищные	5
12	<i>Festuca pratensis</i> Huds. – овсяница луговая	рыхлокустовые	9
13	<i>Galium mollugo</i> L. – подмаренник мягкий	длиннокорневищные	5
14	<i>Geranium pratense</i> L. – герань луговая	короткорневищные	3
15	<i>Glechoma hederacea</i> L. – будра плющевидная	наземноползучие и столонообразующие	6
16	<i>Heracleum sibiricum</i> L. – борщевик сибирский	длиннокорневищные	1
17	<i>Lysimachia nummularia</i> L. – вербейник монетчатый	наземноползучие и столонообразующие	6
18	<i>Phleum pratense</i> L. – тимофеевка луговая	рыхлокустовые	9
19	<i>Poa angustifolia</i> L. – мятлик узколистный	корневищно-кустовые	10
20	<i>Poa trivialis</i> L. – мятлик обыкновенный	корневищно-кустовые	10
21	<i>Ranunculus repens</i> L. – лютик ползучий	наземноползучие и столонообразующие	6
22	<i>Rumex confertus</i> Willd. – щавель конский	стержнекорневые	1
23	<i>Stellaria graminea</i> L. – звездчатка злаковая	наземноползучие и столонообразующие	6
24	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. – одуванчик лекарственный	стержнекорневые	1
25	<i>Veronica chamaedrys</i> L. – вероника дубравная	длиннокорневищные	5
26	<i>Vicia sepium</i> L. – горошек заборный	длиннокорневищные	5

На протяжении всего срока наблюдений за восстановлением растительности 15 подстожий, за исключением последних 2-х лет (26 и 27 годы), когда резко уменьшилось число объектов наблюдения, на них было больше всего доминантов стержнекорневой ЖФ – 30–50 % (табл. 2).

Так же почти постоянно доминировали корневищно-кустовые, но в меньшем количестве (от 6 до 37 %), рыхлокустовые появились на 3-й год и

Таблица 2

Число случаев доминирования видов разных жизненных форм по годам жизни подстожий (ПСТ)

№* ЖФ	Возраст подстожий в годах																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	51,4	44,9	39,7	41,9	37,5	28,6	37,1	51,6	47,42	41,2	34,9	38,3	43,1	35,0	44,3	44,8	39,7	41,9	39,3	33,3	45,0	45,4	43,8	29,4	33,3	12,5	
3	20,0	22,4	19,0	16,1	15,6	14,3	17,7	4,8	4,2	5,9	4,8	6,7	4,6	8,3	6,6		3,2	4,8	1,8								
4		2,0	1,7	1,6				1,6		1,5	3,2																
5		2,0	1,7	9,7	14,1	12,9	16,1	4,8	9,7	10,3	11,1	11,7	7,7	8,3	8,2	17,9	17,5	11,3	19,6	11,1	20,0	18,2	12,5	17,6	8,3	25,0	50,0
6							1,6		1,4	2,9	4,8	1,7	3,1	3,3	1,6	4,5	12,7	6,5	8,9	11,1	5,0	9,1	6,2	11,8	16,7		
7	5,7	4,1	1,7		1,6	1,4	1,6										1,6										
9			8,6	12,9	15,6	10,0	11,3	24,1	30,6	30,9	22,2	21,7	23,0	31,7	29,5	19,4	6,3	19,4	23,2	31,1	20,0	13,6	18,8	23,5	25,0	25,0	50,0
10	14,3	6,1	17,2	11,3	7,8	25,7	12,9	12,9	6,9	4,4	17,5	20,0	18,5	13,3	9,8	13,4	17,5	16,1	7,1	13,3	10,0	13,6	18,8	17,6	16,7		
11	8,6	18,4	10,3	6,5	7,8	7,1	1,6			2,9	1,6						1,6										
n ПСТ	12	15	15	15	15	15	15	14	15	15	15	15	15	15	15	15	14	13	13	12	7	5	5	3	3	2	1

Примечание: * 1 – стержнекорневые; 3 – короткокорневищные; 4 – корнеотпрысковые; 5 – длиннокорневищные; 6 – наземноползучие и столонообразующие; 7 – клубневые и луковичные; 9 – рыхлокустовые; 10 – корневищно-кустовые; 11 – малолетники

продержались до конца наблюдений (от 8 до 50 %). Наибольшее их число было с 8 по 15 годы, 19–21, 24–27.

Корневищные доминанты появились на 2-ой год жизни 1-ого подстожья, их участие было от 15 до 18 % в 16, 17 годах, 20–25 в 19, 21, 26 годах, 50 % в 27 году на одном подстожье. Короткокорневищные доминанты появились в 1 год, в течение 1–2 года, их было 20–22 %, затем количество их плавно уменьшалось до 7-ого года (19–17), с 8-ого года их было 5–8 % и меньше, в 19-ом году – 1,8 %, а затем они перестали доминировать.

Клубневые и луковичные доминировали с 1 года до 7 и в 17 году – в числе 6–2 %. Больше всего их было в 1 и 2 годы.

Малолетники доминировали с 1-ого до 7-ого года, потом в 10–11, 17 годах. Наибольшее их присутствие было на 2-ой год (18 %).

Корнеотпрысковые доминанты обнаружены во 2–4, 8, 10, 11 годы в числе 1,5–3,2 %.

Позже всех появились наземноползучие – на 7-ом году и продержались до 25 года. Наибольшая их роль была в 17, 20, 24 и 25 годах – 11–17 %.

В 1-ый год жизни подстожий доминировали стержнекорневые (51 %), короткокорневищные (20 %), корневищно-кустовые (14 %), малолетники (8 %), клубневые (6 %). На 2-ой год к ним присоединились корнеотпрысковые и корневищные, на 3-й год – рыхлокустовые. На 4-ый год в спектре ЖФ отсутствовали наземноползучие, не стало клубневых, на 5-ый и 6-ой годы пропали корнеотпрысковые, на 7-ой год в спектре появились наземноползучие, отсутствовали корнеотпрысковые, на 8–9-ый годы не было 3-х ЖФ, на 10–11 годы – 1-ой ЖФ (клубневой), далее с 12 по 16 и в 18–19 годы отсутствовали корнеотпрысковые, клубневые и малолетники, на 17-ом году – только клубневые. С 20 по 25 годы в спектрах доминантов присутствовали стержнекорневые, корневищные, наземноползучие, рыхлокустовые и корневищно-кустовые. На 26 году, когда под наблюдением оставалось всего 2 подстожья, число ЖФ сократилось до 4-х: стержнекорневые, корневищные, рыхлокустовые и корневищно-рыхлокустовые с преобладанием последних, на 27 году на 1 подстожье оставалось 2 доминанта корневищной и рыхлокустовой ЖФ.

Таким образом, по мере восстановления растительности подстожий происходит как смена доминантов, так и изменение спектров их жизненных форм. Наиболее многочисленными и стабильными оказались стержнекорневые, менее – корневищно-кустовые, рыхлокустовые. Доминанты других ЖФ встречались в более короткие сроки и реже. Позже всех появились наземноползучие.

Библиографический список

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Сукцессионные процессы на пойменных лугах при стоговании // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 88–99.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области: Монография. Ч. 3, 4. М.: МПГУ, 2016, 2017. 240 с., 276 с.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Динамика доминантов при демуляции растительности подстожий на Залидовских лугах р. Угры // Материалы науч.-практ. конф. «Природа и история Поугорья». Калуга: Изд-во Эйдос, 2021. В. 10. С. 40–45.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ ДЛЯ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЗАЛИДОВСКИХ ЛУГОВ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Ф. А. Маслов

*Московский педагогический государственный университет,
fyodormaslov@yandex.ru*

Представлен анализ динамики жизненных форм видов растений, постоянно присутствующих в сообществах Залидовских лугов Калужской области при разных режимах антропогенного воздействия, на основе данных многолетнего мониторинга (1965–2012 гг.). Анализ параметров разнообразия (индексов количества жизненных форм и их стабильности) выявил повышение участия стержнекорневых растений и повышение обилия малоценных в хозяйственном отношении видов при регулярном сенокосном использовании луга. При регулярном умеренном выпасе повышается участие растений разных жизненных форм и обилие ряда высокоценных видов. Выявленный стабильный и схожий состав постоянных жизненных форм (ЖФ) и видов свидетельствует о сбалансированном и умеренном антропогенном использовании лугов.

Ключевые слова: луга, жизненные формы растений, антропогенное воздействие, индексы среднего количества и стабильности жизненных форм.

USE OF INFORMATION TECHNOLOGIES FOR ANALYSIS OF LIFE FORMS DYNAMICS OF ZALIDOVSKIE MEADOWS OF THE KALUGA REGION

F. A. Maslov

Moscow Pedagogical State University

An analysis of the dynamics of life forms of plant species that are constantly present in the communities of the Zalidovsky meadows Kaluga region under different modes of anthropogenic impact is presented, based on long-term monitoring data (1965–2012). An analysis of diversity parameters (indices of the number of life forms and their stability) revealed an increase in the participation of taproot plants and an increase in the abundance of economically low-value species with regular

hay use of the meadow. With regular moderate grazing, the participation of plants of various life forms and the abundance of a number of highly valuable species increase. The revealed stable and similar composition of permanent life forms (LF) and species indicates a balanced and moderate anthropogenic use of meadows.

Keywords: meadow, plant life forms, anthropogenic impact, index of the average number of life forms, stability index of life forms.

Пойменные луга выделяются из луговых сообществ большой продуктивностью, видовым разнообразием, высокой концентрацией живого вещества, поэтому интенсивная антропогенная нагрузка, приводит к снижению видового разнообразия, может существенно снижать эффективность их использования в качестве кормовой базы для сельскохозяйственных животных. Вместе с тем отсутствие хозяйственного использования, в частности сенокосения, ведёт к сокращению площадей пойменных лугов (Убушаев и др. 2011). Таким образом актуальным остаётся поиск методов эффективного управления и прогнозирования развития луговых систем в зависимости от степени антропогенного воздействия на них. Материалами нашего исследования послужил уникальный по длительности мониторинг, проведённый на Залидовских лугах Калужской области И. М. Ермаковой и Н. С. Сугоркиной в период с 1965 по 2012 годы. Результаты этого исследования были опубликованы в монографии (Ермакова, Сугоркина, 2016, 2017). При анализе результатов ключевых параметров мониторинга нами были использованы методы информационных технологий. Из основных направлений анализа можно выделить анализ динамики видового состава и количественной характеристики динамики таксономического состава луговых растений (Маслов и др., 2017). А также анализ динамики жизненных форм луговых растений и их связь с режимом антропогенного использования (Маслов и др., 2021). Анализ динамики жизненных форм проводился позднее с целью проверить предположение о взаимосвязи процессов динамики на разных уровнях организации лугового фитоценоза.

На важность исследования жизненных форм (ЖФ) в составе фитоценозов крупных природных зон обратили внимание такие отечественные учёные как: Д. Н. Кашкаров (1938), И. Г. Серебряков (1962). Работы, посвящённые роли ЖФ в структуре конкретных фитоценозов, выполнили: Т. Г. Полозова (1994), А. Д. Булохов (2004), И. М. Ермакова и Н. С. Сугоркина (2017). Большинство работ, посвящённых изучению ЖФ, имеют в своей основе описательный характер и были направлены на создание различных классификаций ЖФ, либо изучение влияния факторов среды обитания, например, влажности, на ЖФ растений в тех или иных фитоценозах. В основу исследования была положена система ЖФ, разработанная И. Г. Серебряковым (1962) с дополнениями (Ермакова, Сугоркина, 2016, Жмылев и др., 2017). Мы использовали анализ геоботанических описаний базы данных «Biosystem-96» (Петросян, 1996), созданной на основе мониторинга, методы информационной техноло-

гии, статистики и количественные методы оценки параметров разнообразия с помощью индекса среднего количества жизненных форм и индекса стабильности жизненных форм. Мониторинг включал ежегодные геоботанические описания на постоянных площадках размером 100 м² с оценкой общего проективного покрытия, видового состава и состава жизненных форм, покрытия и обилия каждого вида. В качестве модельных объектов выбраны 6 постоянных пробных площадей № 1–5, № 9, которые расположены в разных частях поймы и имеют разное хозяйственное использование (табл. 1). На основе базы данных геоботанических описаний составлен общий флористический список из 155 видов, определено 49 типов ЖФ, охарактеризована ЖФ каждого вида. Каждому типу ЖФ присвоен цифровой код, всего 49 кодов, которые использовались для расчётов индексов. Для каждой ЖФ вычислены среднеголетние обилие и дана оценка их кормового значения по Л. Г. Раменскому (1956). Значение индекса среднего количества жизненных форм ($N_{ЖФ}$) за весь период наблюдения для каждой площадки определяли по формуле:

$$N_{ЖФ} = \frac{\sum_i^n N_{iЖФ}}{n},$$

где $N_{iЖФ}$ – количество жизненных форм на конкретной площадке в момент времени t ; n – длительность наблюдения в годах.

Индекс стабильности жизненных форм ($IS_{ЖФ}$) определяли по формуле:

$$IS_{ЖФ} = \frac{\sum a_t}{n - m},$$

где $a_t = \frac{N_{ЖФ}^t}{N_{ЖФ}^{t+1}}$, если $N_{ЖФ}^t < N_{ЖФ}^{t+1}$ или $a_t = \frac{N_{ЖФ}^{t+1}}{N_{ЖФ}^t}$, если $N_{ЖФ}^t \geq N_{ЖФ}^{t+1}$,

$N_{ЖФ}^t$ – количество жизненных форм в момент времени t ; $N_{ЖФ}^{t+1}$ – количество жизненных форм в следующий момент $t+1$; n – общее число лет наблюдений на данной площадке (размер выборок); m – общее число моментов t (сравнений жизненных форм и видов в соседние годы) для которых выполняется равенство $N_{ЖФ}^t = N_{ЖФ}^{t+1}$. Этот индекс можно в простой форме интерпретировать как несмещенное среднее значение отношений числа видов в соседние моменты времени с учетом условия.

Ошибка индекса стабильности SE оценивается с помощью следующих формул:

$$SE = \frac{\sigma_{IS_{ЖФ}}}{\sqrt{n - m}},$$

где $\sigma_{IS} = \sqrt{\frac{\sum (a_t - IS_{ЖФ})^2}{n - m}}$, если $n - m \geq 30$, $\sigma_{IS_{ЖФ}} = \sqrt{\frac{\sum (a_t - IS_{ЖФ})^2}{(n - m) - 1}}$, если $n - m < 30$.

Из всех 155 видов, зафиксированных на 6 площадках, 106 видов имели одну ЖФ, 44 вида – две ЖФ и 5 видов – 3 ЖФ.

Из таблицы 1 видно, что наибольшее общее число жизненных форм наблюдалось на пастбищной площадке № 9 в прирусловой части поймы – 37, а наименьшее их число – на сенокосной площадке № 4 в той же части поймы – 32. Высокое разнообразие ЖФ на площадке № 9 обусловлено длительным пастбищным режимом, в результате которого нарушается сомкнутость травостоя, и создаются условия для внедрения видов с новыми ЖФ. Меньшее общее число ЖФ на площадке № 4 вызвано регулярным сенокосным использованием за всё время наблюдений и формированием сомкнутого травостоя, который затрудняет внедрение новых видов с другими ЖФ.

Таблица 1

Характеристика исследуемых площадок на пойме

Номер площадки, её местоположение и режим хозяйственного использования	Общее/среднее количество ЖФ за годы мониторинга на постоянных площадках
№ 1 Центральная часть поймы, сенокос	35/21
№ 2 Центральная часть поймы, сенокос – пастбище	35/21,9
№ 3 Прирусловая часть поймы, сенокос – пастбище	35/23
№ 4 Прирусловая часть поймы, сенокос	32/24,2
№ 5 Центральная часть поймы, сенокос пастбище	33/21,6
№ 9 Прирусловая часть поймы, сенокос – пастбище (большую часть времени наблюдений – 21 год использовался как пастбище, в 2003 г. переход на сенокосный режим использования)	37/20,5

Среднее количество ЖФ за все годы наблюдений больше на площадке № 4 по сравнению с площадкой № 9, что говорит о более стабильном составе ЖФ при сенокосном режиме использования этой площадки. На остальных площадках (№ 1–3, 5) наблюдаются незначительные отличия в общих и средних количествах жизненных форм за годы мониторинга (табл. 2).

Таблица 2

Значения индексов среднего количества жизненных форм $N_{ЖФ}$ и стабильности жизненных форм $IS_{ЖФ}$ на площадках № 1–5, 9

Номер площадки	Значения $N_{ЖФ}$ (\pm стандартная ошибка)	Значения $IS_{ЖФ}$ (\pm стандартная ошибка) для площадок / n-количество выборок
1	21 (3,34) / 36	0,88 (0,1) / 34
2	21,95 (2.67) / 40	0,87 (0,08) / 35
3	22,98 (2.31) / 40	0,88 (0,08) / 35
4	24,23 (2.07) / 35	0,9 (0,06) / 32
5	21,63 (2.09) / 30	0,88 (0,07) / 25
9	20,46 (2.37) / 26	0,86 (0,1) / 23

Максимальные показатели средних значений индекса $N_{ЖФ}$ имеет площадка № 4 – 24,2, минимальные – площадка № 9 – 20,5. Максимальное значение индекса $IS_{ЖФ}$ имеет площадка № 4 – 0,9, минимальное – площадка № 9 – 0,86. Значения индекса $N_{ЖФ}$ на площадке № 4 выходят за пределы верхнего критического значения, которое составляет 23,2 и выше. За пределы нижнего

критического значения, которое составляет 20,9 и ниже, выходят индексы площадок № 9. На основании сравнения значений всех площадок с генеральным средним значением индекса статистически значимо отличались площадки № 4 и № 9. Множественное сравнение $IS_{ЖФ}$ с помощью ANOVA показало, что не существует статистически значимых различий между всеми площадками. Высокие показатели индекса указывают на мало изменяемый во времени состав жизненных форм исследуемых площадок.

Статистически значимые результаты индекса $N_{ЖФ}$ были получены для площадок № 4 и № 9, которые имели разное антропогенное использование (табл. 1). Мы подвергли анализу постоянно встречающиеся ЖФ в период с 1980–2010 гг. для выявления степени их участия на статистически значимых площадках.

Из таблицы 3 видно, что по количеству постоянно присутствующих ЖФ больше на площадке № 4 – 19, из них первое место занимает группа растений со стержнекорневой ЖФ (у 9 видов), второе – растения с разными ЖФ – 7, третье – длиннокорневищные – 2, четвертое – длиннокорневищные – стержнекорневые – 1. На площадке № 9 – 12 постоянно присутствующих ЖФ: на первом месте группа растений с разными ЖФ – 6; на втором – растения со стержнекорневой ЖФ – 5; на третьем – травы с длиннокорневищной ЖФ – 1.

Таблица 3

**Группы постоянно встречающихся жизненных форм
на площадках № 4 и № 9**

Площадка № 4	Площадка № 9
1. Стержнекорневые – 9 (47 %)	1. Разные ЖФ: рыхлокустовые (2), наземноползучие, плотнодерновинная – корневищная, короткокорневищная, кистекопневая (по 1) – 49 %
2. Разные ЖФ: рыхлокустовые (2), наземноползучие, плотнодерновинная – корневищная, короткокорневищная, кистекопневая, полупаразиты (по 1) (37 %)	2. Стержнекорневые – 5 (43 %)
3. Длиннокорневищные – 2 (11 %)	3. Длиннокорневищные – 1 (8 %)
4. Длиннокорневищные – стержнекорневые с каудексом – 1 (5 %)	0

Растения с длиннокорневищной ЖФ наиболее сходны по набору видов: на площадке № 4 представлены 8 видов, а на № 9 – 5 видов, имеющих данную ЖФ. *Achillea millefolium*, *Elytrigia repens*, *Galium mollugo*, *Galium verum*, *Veronica chamaedrys* произрастают на обеих площадках. Растения со стержнекорневой ЖФ сходны по набору видов на 80 %, а группа разных ЖФ сходна на 77 %.

Из таблицы 4 видно, что общее число видов и видов с высоким кормовым достоинством выше на площадке № 4, но процентное соотношение от общего количества постоянно произрастающих видов с высоким кормовым достоинством выше на площадке № 9. Количество и процентное соотношение

видов, имеющих среднее и низкое кормовое достоинство, больше на площадке № 4.

Таблица 4

Число и процентное соотношение постоянно присутствующих видов с разным кормовым достоинством

Площадка № 4 Число видов	Площадка № 9 Число видов
48	32
Число (%) видов с высоким кормовым достоинством	
13 (27 %)	12 (38 %)
Число (%) видов со средним кормовым достоинством	
9 (19 %)	5 (16 %)
Число (%) видов с низким кормовым достоинством	
26 (54 %)	15 (46 %)

Набор постоянно присутствующих ЖФ на площадках № 4 и № 9 сходен. На площадке № 9 постоянно присутствуют растения с 12 ЖФ, которые также обнаруживаются и на площадке № 4. Отличительные ЖФ на площадке № 4, которых нет на № 9, можно объяснить сенокосным использованием в отличие от пастбищного режима, который заключается в более жёстком стравливании травостоя и вытаптывании. На пастбище остаются более устойчивые ЖФ, а на сенокосе имеются возможности для внедрения и участия менее устойчивых ЖФ, например, полупаразитов. Преобладание стержнекорневых ЖФ на площадке № 4 можно объяснить созданием после покоса большой испаряемости влаги из почвы и формированием более сухих почв.

Количество постоянных видов с высоким кормовым достоинством примерно равно на площадке № 4 и № 9, но среднее многолетнее обилие видов с высоким кормовым достоинством выше на площадке № 9 (табл. 5). Это можно объяснить тем, что коровы, не полностью поедая съедобные растения, стимулируют их почки возобновления, что способствует обильному произрастанию таких видов. Например, стержнекорневые малолетники представлены видом с высоким кормовым достоинством *Carum carvi*, среднее многолетнее обилие которого на площадке № 4 – 2,6, а на площадке № 9 – 4,9.

Таблица 5

Среднемноголетние обилия постоянно присутствующих видов с разным кормовым достоинством

Площадка № 4	Площадка № 9
Среднемноголетние обилия видов с высоким кормовым достоинством	
4	4,7
Среднемноголетние обилия видов с низким кормовым достоинством	
2,8	2,7

Анализ динамики ЖФ с применением индексов $N_{ЖФ}$ и $IS_{ЖФ}$ подтверждают ранее проведённые исследования с применением индексов таксономического разнообразия и своеобразия (Маслов и др., 2017), что говорит о стабильном видовом и надвидовом составе систематических групп, а также ста-

бильном составе ЖФ. Стабильный и сходный состав ЖФ и видов на участках № 4 и № 9 свидетельствует о сбалансированном и умеренном антропогенном использовании лугов. Таким образом, Залидовские луга можно назвать одними из самых малонарушенных в отношении травостоя луговых растений лесной зоны европейской части России.

Библиографический список

Булохов А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: БГУ, 2004. 245 с.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. М., 2016. Ч. 1. Ч. 2. 252 с.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. М., 2017. Ч. 4. 276 с.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна, 2017. 325 с.

Каешкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.–Л., 1938. 602 с.

Маслов Ф. А., Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Петросян В. Г. Динамика таксономического разнообразия луговых сообществ национального парка «Угра» при разных условиях антропогенного воздействия // Ботан. журн. 2017. Т. 102 (11). С. 1504–1519.

Маслов Ф. А., Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Петросян В. Г. Анализ участия жизненных форм сосудистых растений в сообществах Залидовских лугов Калужской области при разных режимах их использования на основе данных многолетнего мониторинга // Социально-экологические технологии. М, 2021. Т. 11. № 1. С. 54–74.

Петросян В. Г., Марин Ю. Ф. Интерактивная информационная система BIOSYSTEM 1.0 для изучения биоразнообразия и биоресурсов заповедников России // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург, 1996. С. 211–215.

Полозова Т. Г. Анализ биоморфного состава растительности южного склона горы Тундростепной (южный макросклон гор Сомнительных) // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 168–190.

Раменский Л. Г., Цацеткин И. А., Чижиков О. Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову М., 1956. 472 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Убушаев Б. С., Скиданов Д. С., Бадмаев В. С. Видовое разнообразие сенокосов и пастбищ Республики Калмыкия // Известия Самарского научн. центра РАН. 2011. Т. 13. 1(4). С. 922–925.

ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ *FERULA TADSHIKORUM* M. PIMEN.

С. Рахимов, С. М. Сайдов

Таджикский национальный университет, safarbek47@mail.ru

В работе приводятся данные о состоянии сообществ *Ferula tadshikorum* M. Pimen. в полусаваннах и шибляке Южного Таджикистана, где вид составляет основу травостоя и является ценозообразующим.

Ключевые слова: ферула таджиков, флороценоотипы, *Ferula tadshikorum*, Таджикистан.

PHYTOCENOLOGICAL FEATURES OF THE COMMUNITIES OF *FERULA TADSHIKORUM* M. PIMEN.

S. Rakhimov, S.M. Saydov
Tajik National University

The paper presents data on the status of communities *Ferula tadshikorum* M. Pimen. in semi-savannas and shiblyak of Southern Tajikistan, where the species forms the basis of grass stand and is a cenosis-forming one.

Keywords: ferula tadshikorum, florocenotypes, *Ferula tadshikorum*, Tajikistan.

В составе флоры Таджикистана имеется много хозяйственно ценных видов семейства зонтичных, представленных в различных флороценоотипах (Овчинников, 1957), в том числе – ферула таджиков – *Ferula tadshikorum* M. Pimen. В ходе исследования нами были изучены более 20 сообществ феруловников с использованием геоботанических методов, разработанных и внедренных преимущественно школами советского периода (Алехин, 1938; Корчагина, 1964; Шенников, 1964; Быков, 1965).

Наши исследования показывают, что *F. tadshikorum* распространена только в Южном Таджикистане, где она встречается в 7 подтипах тополого-сукцессионного ряда в разных сообществах шибляка и полусаванн (табл.).

Типичные сообщества феруловника обычно формируются на высотах 1000–1200 м над ур. м. В них преобладают *Hordeum bulbosum* L., *Eremurus olgae* Regel, *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss., *Avena trichopylla* C. Koch.

Таблица

Система тополого-сукцессионного ряда сообществ *Ferula tadshikorum*

Тополого-сукцессионный ряд	Высота, м над ур. м.	Состав почвы	Сообщество
Типичные феруловники	1000–1200	Серозем	1. Ячменный феруловник
Крупнотравная полусаванна	900–1200	Типичные сероземы	2. Катрановый феруловник 3. Девясильный феруловник 4. Разнотравно-девясильный феруловник
Низкотравная полусаванна	800–1200	Типичные сероземы	5. Эфемеровый феруловник 6. Эфемеровый злаково-разнотравный феруловник 7. Эфемеровый с живородящим мятликом, осоковый феруловник

Таблица, окончание

Тополого-сукцессионный ряд	Высота, м над ур. м.	Состав почвы	Сообщество
С признаками шибляка (ксерофитные леса)	800–1400	Сероземы темно-серые	8. Эфемерово-богряниковый феруловник 9. Разнотравно-миндалевый феруловник 10. Эфемерово-фисташниковый феруловник 11. Эфемеровый парнолистниковый феруловник 12. Разнотравный миндалевый феруловник 13. Осоково-мятликово-миндалевый-феруловник 14. Ячмено-луковично-фисташниковый феруловник 15. Катраново-разнотравный миндалевый феруловник 16. Разнотравно-феруловый кленовник 17. Разнотравно-феруловый богряник
Сообщества, появившиеся под влиянием антропогенных факторов	1000–1400	Типичный серозем	18. Мимозковый феруловник 19. Горчаковый феруловник
С признаками пустынь	800–1200	Типичный серозем	20. Полынно-саладковый феруловник 21. Вюнково-полынный феруловник
С эфемерными признаками	1100–1600	Светлый серозем	22. Эфемеровый зерно-бобовый феруловник 23. Эфемеровый зопниковый феруловник 24. Эфемеровый осоковый феруловник

В некоторых случаях ферула таджиков образует сообщества, где является доминантом (рис. 1). Высота некоторых особей в этих условиях достигает 3 м, а диаметр стебля на уровне земли более 30–40 см (хребет Сарсарак, район Мазар Мулло-Мони). В феруловых сообществах иногда встречаются кустарники: фисташка – *Pistacea vera* L., миндаль бухарский – *Amygdalis bucharica* Korsh., богряник – *Cercis griffithii* Boiss., парнолистник – *Zygophyllum gontscharovii* Boriss. (Запрыгаева, 1976).

Условия в таких типичных сообществах с *Ferula tadshikorum* наиболее соответствуют экологическим потребностям вида. Для определения особенностей существования ферулы таджиков проведено описание ряда сообществ.

Типичное сообщество с *Ferula tadshikorum* чаще встречается на равнинах и южных склонах (10–12°), на высотах 1000–1200 м над ур. м., на типичных сероземах, иногда каменистых почвах (деградирование сообщества) (рис. 2).



Рис. 1. Ячменный феруловник в урочище Мулло-Мона Дангаринского района (Мазор Мулло-Мони, 12 мая 2012 г.)

Одним из таких сообществ является **вьюнково-полынный феруловник** (*Ferula tadshikorum* M. Pimen. + *Convolvulus subhirsutus* Regel et Schmalh. + *Artemisia* sp.). Мы зарегистрировали такие сообщества на высоте 1000–1400 м над ур. м. на восточном склоне хребта Сарсарак и на южном склоне хребта Гозималик, на южных экспозициях, на склоне 10–12°. Почва светло-коричневая. Общее почвенное покрытие составило 40–45 %. Первый ярус имел высоту 1,5–1,7 м и состоял из взрослых цветущих особей. Во втором ярусе высотой 55–60 см преобладали вьюнок и полынь. Здесь зарегистрировано 43 вида эфемеров и эфемероидов. На площади 10 м² обнаружено от 16 до 23 взрослых растений ферулы, 13 из которых были генеративными.

Разнотравно ячменный феруловник с миндалем (*Ferula tadshikorum* M. Pimen. + *herbosa* + *Hordeum bulbosum* L. + *Amygdalus bucharica* Korsh.). Такое сообщество ферулы было зарегистрировано в восточной части хребта Гозималик, недалеко от урочища Табиин (рис. 3). Общее проективное покрытие травостоя составляет 80–90 %, а покрытие поверхности почвенного покрова – 65–70 %. Участок ровный (5°), почва мелкоземистая, мягкая (темный серозем). Средняя высота растений составляет 60–65 см. Эта ассоциация состоит в основном из ферулы таджиков, ячменя луковичного (*Hordeum bulbosum* L.), *Convolvulus subhirsutus*, *Medicago lupulina* L., *M. minima* (L.) Bortolini. В ассоциации зарегистрировано 38 видов растений.



Рис. 2. Вьюнково-полынный феруловник в урочище Талхоб Дангаринского района (2018 г.)



Рис. 3. Разнотравно-ячменный феруловник с миндалем в урочище Тобиин Хуросонского района (2014 г.)

Таким образом, эколого-ценотический оптимум ферулы таджиков наблюдается в полусаванновом и шибляковом типах растительности, где вид образует основу травостоя в крупнозлаковой полусаванне, иногда формирует самостоятельные фитоценозы в открытом сообществе, проявляя себя как ценообразующее растение. Диаметр соцветия здесь достигает до 40 см, а высота генеративного побега до 2,5–3 м, семенная продуктивности – более 3 000 плодов на один побег. Здесь высока плотность растений, а также доля молодой и зрелой генеративной фракций в цепнопопуляциях. Эти показатели уменьшаются в сообществах, где проявляется антропогенное воздействие, и отмечается опустынивание.

В последние годы (2000–2021 гг.) во всех феруловых сообществах Таджикистана ведутся работы по сбору смолы и плодов *F. tadshikorum*. В результате 70 % естественных запасов этого растения уничтожено. С его исчезновением вместе с ним исчезают и сопутствующие ему виды, в результате чего

уменьшается влажность почвы, и происходит почвенная эрозия, а уникальные территории превращаются в пустынные сообщества. Признаки деградации почвы наблюдаются и в результате перевыпаса, когда исчезает поедаемое животными разнотравье, увеличивается масса не поедаемого груботравья и не поедаемой травы как мимоза, солодка, зопник (*Phlomis bucharica* Regel), колючетравники, *Cousinia polycephala* Rupr., *Origanum tyttanthum* Gontsch. и другие, которые ранее отмечались незначительно. Поэтому необходимы срочные меры для сохранения *F. tadshikorum* и сообществ, ею формируемых.

Библиографический список

Овчинников П. Н. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 9–20.

Алехин В. В. Методика полевого изучения растительности и флоры. М.: Наркомпрос, 1938. 208 с.

Корчагин А. А. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 39–62.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 3. Алма-Ата: Наука, 1965. 460 с.

ФЛОРА УРОЧИЩА «КАМЕННЫЙ ХОЛМ» (ТУЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Д. А. Курочкин, Н. Г. Куранова

*Московский педагогический государственный университет,
da_k2002@mail.ru, nkuranova@inbox.ru*

Изложены результаты инвентаризации локальной флоры урочища «Каменный холм», проведен таксономический, биоморфологический и эколого-ценотический анализы флоры, показана встречаемость видов.

Ключевые слова: памятник природы урочище «Каменный холм», П. И. Левицкий, локальная флора, таксономическая, биоморфологическая, эколого-ценотическая структуры флоры.

FLORA OF THE TRACT “KAMENNYU HOLM” (TULA REGION)

D. A. Kurochkin, N. G. Kuranova

Moscow State Pedagogical University

The results of inventory of local flora of the tract “Kamennyu holm” are presented, taxonomic, ecological cenotic, biomorphological analysis of flora is conducted, it is shown the occurrence of species.

Key words: natural monument tract “Kamennyu holm”, P. I. Levitsky, local flora, taxonomic, biomorphological, ecological cenotic structure of flora.

Урочище «Каменный холм» является комплексным памятником природы регионального значения и вместе с тем образцом лесоводческой науки XIX века. Комплекс урочищ был посажен под руководством ученого-лесовода П. И. Левицкого в 70–90-х годах XIX века. Детальные флористические исследования небольших охраняемых природных территорий (ООПТ), таких как урочище «Каменный холм», имеют большое значение в дополнении и обновлении региональных конспектов флор (в нашем случае, конспекта флоры Тульской области), для мониторинга встречаемости и сохранения видов на охраняемых территориях, обоснования организации ООПТ.

Территория находится в Тепло-Огаревском районе Тульской области и принадлежит муниципальному образованию Волчье-Дубравское. Вблизи расположены поселок Центральный, село Алексеевское и несколько заброшенных деревень. Изучаемый участок включает искусственные насаждения урочища «Каменный холм», смешанно-широколиственные и широколиственные леса, остепненные луга и балки, занимает площадь примерно 100 км². Полевые исследования проводили в 2021–2022 годах в весенне-летне-осенний период маршрутно-рекогносцировочным методом. Приведенная в работе номенклатура составлялась в соответствии с «Конспектом флоры Тульской области» (Шереметьева и др., 2008) и сводками А. И. Алюшина (1982).

Для характеристики встречаемости видов принята пятибалльная шкала:

- редко – вид известен по единичным экземплярам или очень редко встречаемый на изучаемом участке;
- изредка (нечасто) – вид, известный в качестве редкого;
- нередко – вид с умеренной встречаемостью, обычно широко распространенный, но произрастает рассеянно;
- часто – вид широко распространенный, но не везде обильный;
- очень часто – обычный вид, встречающийся повсеместно.

Ранее для урочища «Каменный холм» И. С. Шереметьевой приводилось 172 вида сосудистых растений (Красная книга..., 2020).

В результате инвентаризации флоры урочища и его окрестностей выявлено 443 вида сосудистых растений из 72 семейств и 224 родов. К отделу Magnoliophyta относится 432 вида; 11 видов принадлежат к другим отделам: 4 вида – Pinophyta, 4 вида – Pterophyta и 3 вида – Equisetophyta.

Наиболее многочисленный отдел Magnoliophyta представлен двумя классами Magnoliopsida и Liliopsida, численность которых составляет 375 и 57 видов соответственно. Классы Magnoliopsida и Liliopsida по числу видов относятся друг к другу как 7:1 (6,58), а в процентном соотношении – 84,8 % и 15,2 % от общего числа видов отдела Magnoliophyta.

Во флоре представлено 70 семейств клады Tracheophyta, из которых 65 семейств отдела Magnoliophyta: 54 из класса Magnoliopsida, и 11 – Liliopsida. Соотношение семейств изучаемой флоры в классах 5:1 соответственно. Другие отделы также представлены: Pinophyta – 1 семейство, Pterophyta – 3 семейства, Equisetophyta – 1 семейство (табл.).

Основные пропорции флоры изучаемой территории

Отдел	Число видов	%	Число родов	%	Число семейств	%	Соотн.	Род. коэфф.
Equisetophyta	3	0,6	1	0,4	1	1,4	3:1:1	3
Pterophyta	4	0,9	3	1,1	3	4,3	4:3:3	1,3
Pinophyta	4	0,9	3	1,1	1	1,4	4:3:1	1,3
Magnoliophyta	432	97,5	254	97,3	65	92,9	6,6:4:1	1,7
Всего	443	100,0	261	100,0	70	100,0	6:4:1	1,7

Соотношение между видами классов Однодольные и Двудольные равно 6,58. В классе Liliopsida на одно семейство в среднем приходится 5,18 видов, в классе Magnoliopsida – 6,94. Показатель среднего количества видов, приходящихся на одно семейство отдела Покрытосеменных, равен 6,65 видов.

Ведущими по числу видов являются следующие семейства: Asteraceae (54), Rosaceae (41), Fabaceae (33), Poaceae (27), Lamiaceae (24), Caryophyllaceae (22), Cruciferae (16), Ranunculaceae (15), Boraginaceae (14), Polygonaceae (14) (рис. 1). На эти семейства приходится 58,7 % всей флоры территории исследования или 260 видов растений.

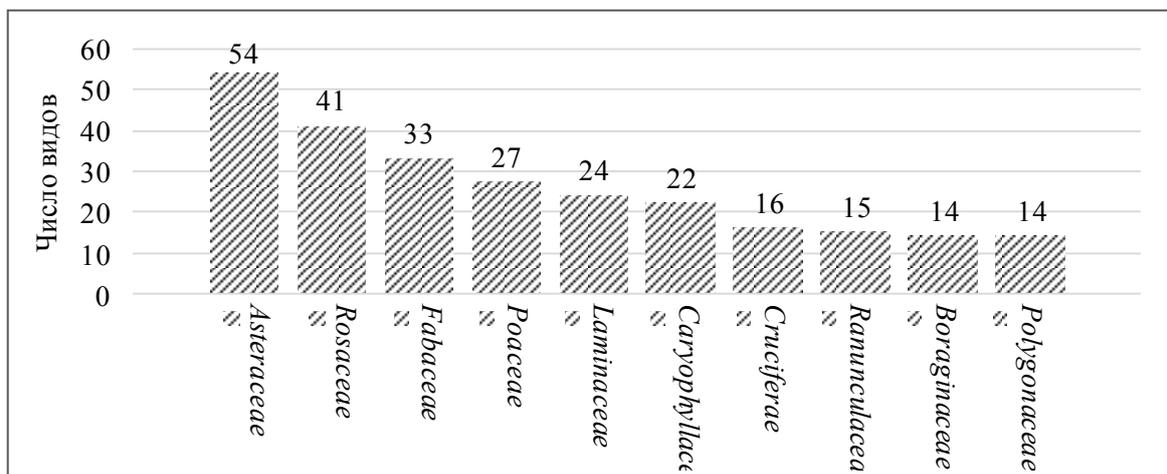


Рис. 1. Ведущие семейства флоры

Важно отметить нестандартность данного спектра в сравнении с усредненным спектром средней полосы России. В нашем случае повышено положение таких семейств, как Boraginaceae и Polygonaceae.

Из 70 семейств растений, представленных на изучаемой территории, многородовыми, т. е. содержащими от 10 родов можно назвать следующие: Asteraceae – 34 рода; Poaceae – 20 родов; Rosaceae – 18 родов; Lamiaceae – 16 родов; Cruciferae – 14 родов; Caryophyllaceae – 13 родов; Fabaceae – 13 родов; Liliaceae – 10 родов.

Всего во флоре урочища «Каменный холм» и его окрестностей нами обнаружен 261 род растений клады Tracheophyta. Большая часть из них (254) относится к отделу Magnoliophyta, из которых 212 родов принадлежат классу Magnoliopsida, а 42 – Liliopsida. В среднем на один род приходится 1,69 видов высших сосудистых растений. Показатель насыщенности родов видами для всей флоры Тульской области равен 2,54. На другие отделы приходится значительно меньшее число родов (табл.).

Преобладают бедные роды, содержащие всего 1 или 2 вида. Таковых насчитывается 217 родов, и они составляют 83,14 % от всего количества. Всего на долю маловидовых родов приходится 60,72 % видового разнообразия обследуемой территории.

Преобладающими по количеству видов (рис. 2) на изучаемом нами участке являются роды: *Vicia* (8), *Polygonum* (7), *Trifolium* (7), *Campanula* (7), *Galium* (6), *Viola* (6), *Rumex* (5), *Atriplex* (5), *Stellaria* (5), *Ranunculus* (5), *Potentilla* (5), *Lathyrus* (5), *Geranium* (5), *Myosotis* (5).

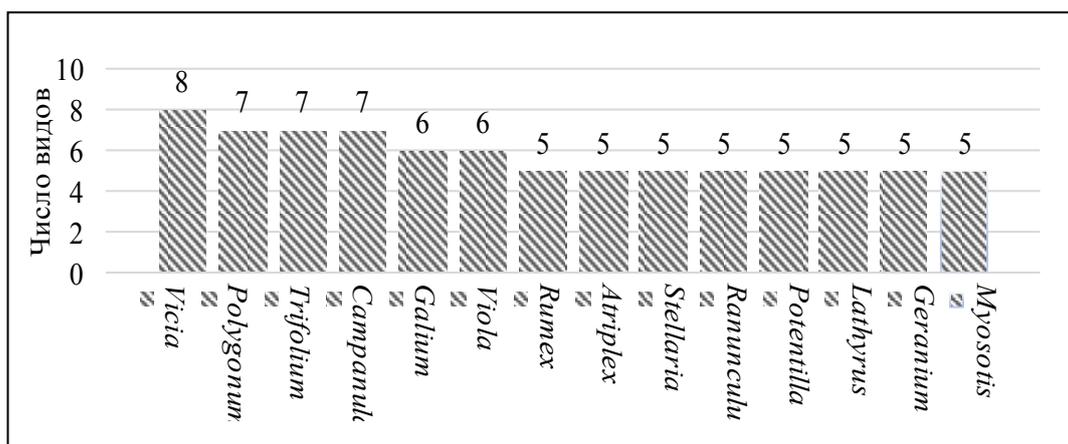


Рис. 2. Ведущие роды флоры

Большую часть флоры занимают виды, встречающиеся повсеместно – на них приходится 35,1 %. Примерно одинаковое положение занимают виды с умеренной встречаемостью. На каждую из этих групп приходится по 0,2 % всего видового разнообразия изучаемой территории – 18,8 % (нередко), 20,4 % (изредка и нечасто) и 21,5 % (часто). Виды, встречающиеся редко, занимают всего 4,2 % от общего числа видов (рис. 3).

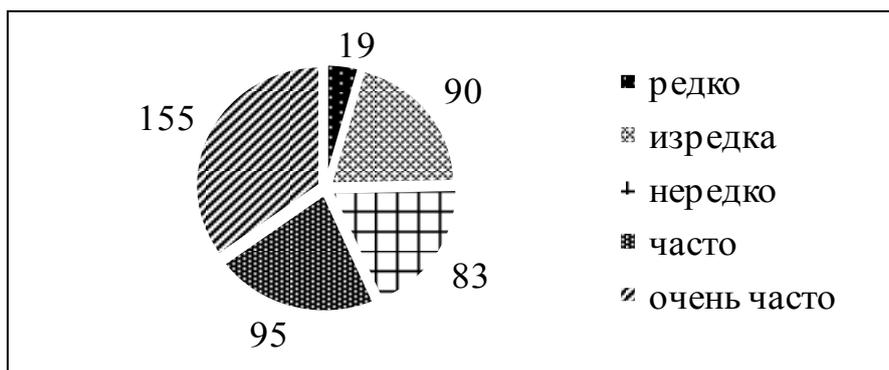


Рис. 3. Соотношение групп встречаемости видов растений

Для урочища «Каменный холм» и его окрестностей характерен очень богатый и разнородный видовой состав флоры. Важной особенностью изучаемой территории является большая доля крупных семейств и родов растений, содержащих всего один вид.

Эколого-ценотическая структура флоры урочища «Каменный холм» и его окрестностей насчитывает 9 групп (рис. 4): неморальная (Nm), бореальная (Br), луговая и лугово-опушечная (Md), опушечная и опушечно-лесная (Eg), степная и лугово-степная (St), нитрофильная (Nt), прибрежно-водная (Wt), сорно-рудеральная (Ru), адвентивная (Ad).

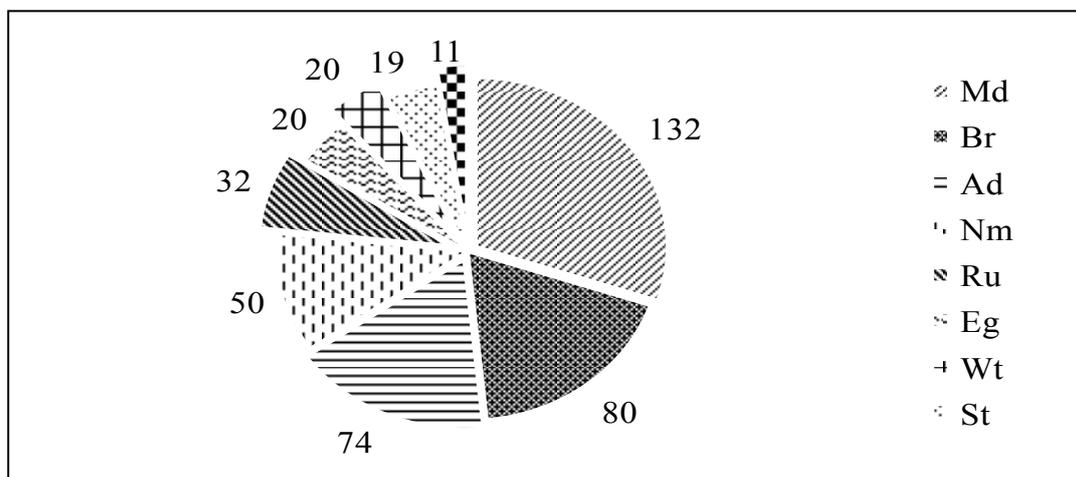


Рис. 4. Эколого-ценотическая структура флоры урочища «Каменный холм» и его окрестностей

Самой многочисленной эколого-ценотической группой является луговая (Md) – она насчитывает 132 вида из 80 родов и 29 семейств. Луговая группа включает в себя мелкотравье и разнотравье – 99 видов, высокотравье – 30 видов, и кустарники – 2 вида. Растения этой группы преимущественно тяготеют к лесным и открытым лугам, опушкам, лесным полянам.

Второй по числу видов является бореальная группа (Br), в которой насчитывается 85 видов, 66 родов и 36 семейств. В нее входят 50 видов мелких и средних трав, 17 видов высоких трав, 6 видов кустарников и 12 видов деревьев.

Группа адвентивных видов (Ad) насчитывает 74,64 родов и 31 семейство. Из них инвазивных видов – всего 6 из 5 родов и 5 семейств.

Разнообразие адвентивных компонентов, по-видимому, связано с высоким уровнем развития сельского хозяйства и сети автомобильных дорог в административном районе, а также наличием на данной территории большого количества населенных пунктов. При этом процент адвентизации на изучаемой территории не очень высокий – всего 16,7 % против 28,2 % по флоре Тульской области (Хорун, 1998). Это говорит о меньшей степени нарушения флоры на данном участке в сравнении с территорией региона в целом.

Неморальная группа (Nm), включающая 50 видов, 45 родов и 26 семейств растений вместе с бореальной, является основой местных лесов. В нее

входят крупные – 11 видов, средние и малые травы – 28 видов; 4 вида кустарников и 7 – деревьев.

Число видов рудеральной флоры (Ru) составляет 32 из 24 родов и 12 семейств. Процент рудеральных видов в составе местной флоры довольно низкий – 7,2 %, что говорит опять же о малых нарушениях в ней.

Остальные группы занимают примерно одинаковое положение: опушечная группа (Eg) включает 20 видов из 15 родов и 10 семейств, прибрежно-водная (Wt) – 20 видов, 19 родов, 16 семейств, степная (St) – 19 видов, 17 родов и 12 семейств.

Нитрофильная группа (Nt) немногочисленна, но виды, входящие в нее, распространены широко. Их насчитывается 11 из 8 родов и 8 семейств.

В биоморфологической структуре флоры выявлено 20 категорий, объединенных в 5 основных групп (рис. 5).

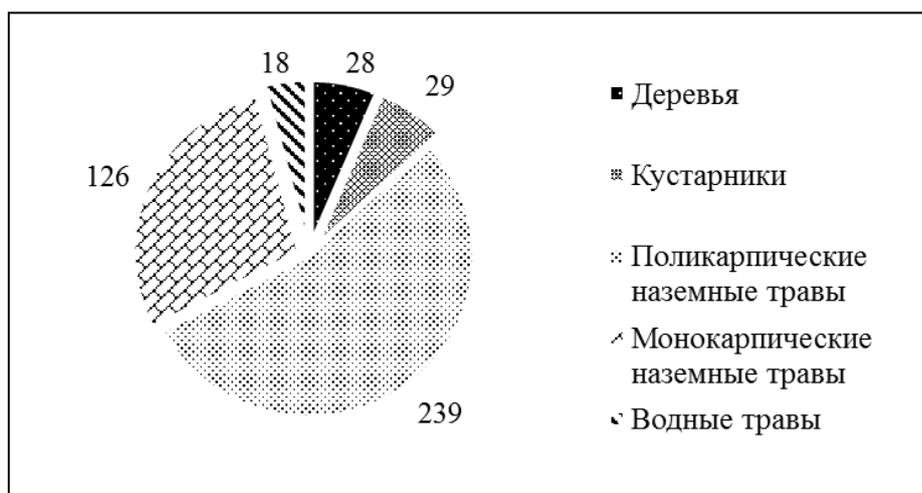


Рис. 5. Основные группы биоморфологического спектра урочища «Каменный холм»

Наиболее многочисленной является группа поликарпических наземных трав – 239 видов, в которой преобладают длиннокорневищные (48 видов), короткорневищные кистекарневые (46) и стержнекарневые многоглавые (41) формы. Монокарпические травы представлены 126 видами и делятся на стержнекарневые (111 видов) и кистекарневые (15 видов).

Почти одинаково соотношение деревьев и кустарников. Деревьев насчитывается 28 видов: 19 одноствольных и 9 многоствольных. Большинство кустарников (29 видов) геоксильные – 23 вида, меньшая часть – аэроксильные (6 видов).

По биоморфологической структуре флора изучаемого участка тяготеет к степному типу.

Библиографический список

Алюшин А. И. Растения Тульского края (Очерки растительного покрова). 2-е изд. перераб. и доп. Тула: Приок. кн. изд-во, 1982. 144 с.

Красная книга: Особо охраняемые территории Тульской области. Тула: Гриф и К, 2007. 314 с.

Хорун Л. В. Адвентивная флора Тульской области: дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 369 с.

Шереметьева И. С., Хорун Л. В., Щербаков А. В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. М.: Изд. Бот. сада Моск. ун-та; Тула: Гриф и К, 2008. 274 с.

АДВЕНТИВНАЯ ФЛОРА ПРИРОДНОГО ПАРКА «САМАРОВСКИЙ ЧУГАС»: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗЫ

С. Б. Кузнецова¹, П. В. Большаник², Р. Р. Жураева¹

¹Югорский государственный университет,
svetl_08.72@mail.ru, zhuraeva_rita@mail.ru

²Омский государственный педагогический университет,
bolschpetr@mail.ru

В работе выявлены компоненты и особенности адвентивной флоры природного парка «Самаровский чугас». Проведены таксономический и биоморфологический анализы адвентивной флоры.

Ключевые слова: адвентивная флора, биоморфологический и таксономический анализы, биоразнообразие.

ADVENTIVE FLORA OF THE NATURAL PARK “SAMAROVSKY CHUGAS” NATURE PARK: TAXONOMIC AND BIOMORPHOLOGICAL ANALYSES

S. B. Kuznetsova¹, P. V. Bolshanik², R. R. Zhuraeva¹

¹Ugra State University,

²Omsk State Pedagogical University

The paper reveals the components and features of the adventive flora of the Samarovsky Chugas Nature Park. Taxonomic and biomorphological analyses of the adventive flora were carried out.

Keywords: adventive flora, biomorphological and taxonomic analyses, biodiversity.

Виды растений, появление которых на конкретной территории не связано с процессами естественного флорогенеза, а обусловлено антропогенным воздействием, являются угрозой биоразнообразию. Часто результатом внедрения инвазивных видов растений является изменение естественных флористических комплексов. Натурализация таких видов может полностью менять облик растительных формаций. Рост числа адвентивных видов в местной флоре влечет за собой значительное снижение конкурентоспособности абори-

генных видов, особенно редких и малочисленных. Данный процесс приводит к истощению местной флоры, размыванию и потере региональных особенностей естественной флоры (Баранова и др., 2018; Леострин, 2019; Панасенко, 2021). Необходимо прогнозировать возможные последствия адвентизации флоры, что и обуславливает актуальность темы исследования.

Целью работы является изучение адвентивного компонента флоры природного парка (ПП) «Самаровский чугас».

ПП «Самаровский чугас» расположен в центральной части Западно-Сибирской равнины, вблизи слияния рек Оби и Иртыша на территориях муниципальных образований – Ханты-Мансийский район и город Ханты-Мансийск. Территория парка относится к подзоне средней тайги. Основными типами растительности здесь являются зональные лесные сообщества.

Рельеф территории ПП представлен эрозионным останцем водораздельной равнины, к которому причленяются с разных сторон ступени первой, второй, третьей и четвертой надпойменных террас Иртыша и Оби. Поверхность водораздельной равнины холмистая, осложнена овражно-балочной сетью и надстроена ледниковыми отложениями. С юга, юго-востока и юго-запада территория природного парка окружена поймой Иртыша. С северной части парк граничит с высокой поймой Оби.

Наличие водно-орографических барьеров в качестве границ ПП с одной стороны влияло на специфичность его природы. С другой стороны водные пути являлись транзитными и торговыми маршрутами, по которым перемещались в широтном и долготном направлении людские потоки, перевозившие с собой и с товарами случайно попавшие диаспоры растений.

Особенно важен в этом направлении меридиональный маршрут. По нижней Оби передвигались мигранты из северо-восточной части Восточно-Европейской равнины, которые привозили с собой диаспоры чужеродных растений с Европейской части и Урала. По руслу нижнего Иртыша шел обмен с населением степных, лесостепных и даже пустынных районов. Торговые связи Югры простирались от Среднеазиатских до Скандинавских стран. В настоящее время был сооружен меридиональный отрезок автомобильной магистрали Демьянка – Ханты-Мансийск, который связывает территорию природного парка с районами, занятыми ландшафтами южной тайги, подтайги, лесостепи и степи (Большаник и др., 2017).

Анализ адвентивной флоры, как наиболее изменчивого во времени компонента, достаточно сложный. Основные трудности состоят в разграничении адвентивных и аборигенных видов, на что указывали и другие авторы (Леострин, 2019). Многообразие подходов для описания статуса адвентивных видов, используемых в специальной литературе, также затрудняет выявление адвентивных видов. В нашей работе понятие адвентивной флоры используется согласно подходам отечественных исследователей (Баранова и др., 2018; Леострин, 2019; Панасенко, 2021).

Список видов адвентивной флоры составлен на основе литературных данных (Зотеева и др., 2009; Рямова и др., 2017; Кузнецова и др., 2019) и соб-

ственных исследований в 2020–2022 гг. Для анализа биоморфологической структуры флоры парка использована классификация жизненных форм И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1962).

При проведении анализа систематической структуры адвентивной флоры установлено наличие 52 видов, которые входят в состав 18 семейств и составляют 12,5 % от всей флоры парка (табл. 1).

Таблица 1

Систематическая структура адвентивной флоры

Название семейства		Число видов	Вклад в видовое богатство адвентивной флоры, %
Русское	Латинское		
Сложноцветные	Asteraceae	9	17,3
Бобовые	Fabaceae	8	15,4
Злаковые	Poaceae	8	15,4
Крестоцветные	Brassicaceae	7	13,5
Зонтичные	Apiaceae	4	7,7
Розоцветные	Rosaceae	3	5,8
Гвоздичные	Caryophyllaceae	2	3,8
Бурачниковые, Гераниевые, Губоцветные, Гречишные, Валериановые, Дымянковые, Маревые, Амарантовые, Мареновые, Молочайные, Рогозовые	Boraginaceae, Geraniaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Valerianaceae, Fumariaceae, Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Typhaceae	по 1	по 1,9
Всего видов:		52	100

Четыре ведущих семейства Asteraceae, Fabaceae, Poaceae и Brassicaceae включают 32 вида растений (61,5 % от всех заносных видов). Доля участия Brassicaceae и Fabaceae заметно выше в сравнении с аборигенной флорой. Высока доля участия одновидовых семейств.

Биоморфологический анализ адвентивной флоры (табл. 2) показал небольшое преобладание травянистых малолетников (29 видов, или 55,8 %). Среди них доминируют однолетние растения (16 видов, или 30,8 %), которые являются в основном сорными, встречающимися у дорог, вблизи жилья, на пустырях, изредка – на опушках леса. Они или давно поселились на этой территории и в целом в Западной Сибири и в Евразии (*Erigeron canadensis* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Lappula squarrosa* (Retx.) Dumort.), или появились здесь недавно, в связи с активным освоением территории (*Brassica campestris* L., *Descurainia sofia* (L.) Webb ex Prantl, *Lepidium ruderales* L., *Hordeum jubatum* L.).

Например, космополитный вид *Erigeron canadensis*, естественный ареал которого в Северной Америке, в настоящее время натурализовавшийся в Европе, в лесных сообществах ПП «Самаровский чугас» встречается в основном в нарушенных местообитаниях вдоль тропинок, около мест отдыха, на пусты-

рях, опушках городских лесов. Активно поселяется в местах с эрозионными нарушениями на берегах рек и склонах оврагов.

Таблица 2

Биоморфологический спектр адвентивной флоры

Биоморфологические группы	Число видов в группе	Вклад в видовое богатство, %
1. Травянистые многолетники	23	44,2
1.1. Наземные и земноводные травы:	23	44,2
1.1.1. Вегетативно подвижные травы:	8	15,4
Длиннокорневищные	6	11,6
Корнеотпрысковые	1	1,9
Наземностолонные	1	1,9
1.1.2. Вегетативно малоподвижные травы:	7	13,4
Короткокорневищные	4	7,7
Рыхлокустовые	3	5,7
1.1.3. Вегетативно неподвижные травы:	8	15,4
Стержнекорневые	6	11,6
Плотнoderновинные	1	1,9
Рыхлодерновинные	1	1,9
2. Травянистые малолетники	29	55,8
Двулетники	9	17,3
Одно – двулетники	4	7,7
Однолетники	16	30,8
Всего видов:	52	100

Hordeum jubatum получил широкое расселение в середине XX века, связанное с его быстрым распространением по путям сообщения. Шоссейные дороги с покрытием идеально способствуют естественному типу распространения этого злака, на что указывали и другие исследователи (Виноградова и др., 2016). В ПП «Самаровский чугас» он активно расселяется по обочинам дорог.

Адвентивным видом, вселяющимся в естественные лесные фитоценозы на территории ПП, является *Heracleum sosnowskyi* Manden. Появление этого вида здесь связано с работами, проводившимися в 80-е годы XX века на Ханты-Мансийской сельскохозяйственной опытной станции НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья. Несмотря на то, что в настоящее время *Heracleum sosnowskyi* распространен небольшими очагами в пределах городских лесов, необходим тщательный мониторинг состояния популяций.

К травянистым многолетникам относится 23 вида. Среди них есть растения, занесенные преднамеренно в качестве кормовых, медоносных или декоративных (*Trifolium hybridum* L., *Medicago sativa* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud, *Leucanthemum vulgare* Lam. и др.).

Таким образом, исследование показало, что в основном адвентизация флоры происходит за счет растений, преимущественно распространенных в нарушенных фитоценозах. Значительная часть чужеродных растений являет-

ся случайным компонентом естественных сообществ и в настоящий момент угрозы для естественного растительного покрова не представляет.

Суровость климата препятствует натурализации многолетних травянистых растений, но на фоне изменения климата и усиления антропогенного воздействия, адвентивные виды флоры могут приобрести большое значение в будущем.

Наиболее опасным биологическим загрязнителем естественных экосистем является растение-трансформер *Heracleum sosnowskyi*, который активно внедряется в различные типы растительных сообществ и может изменить их облик и флористический состав.

Необходимо продолжать исследования адвентивной флоры ПП «Самаровский чугас» для выявления видов и выяснения путей заноса, особенностей распространения, динамики расселения и степени натурализации.

Библиографический список

Баранова О. Г., Щербаков А. В., Сенатор С. А. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2018. Т. 12. № 4. С. 4–22.

Большаник П. В., Недбай В. Н. Геоэкологические проблемы трансформации рельефа урбанизированных территорий (на примере городов Западной Сибири). М.: ИНФРА-М, 2017. 243 с.

Черная Книга флоры Сибири / А. Л. Эбель, А. Н. Куприянов, Т. О. Стрельникова и др. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

Зотеева Е. А., Петров А. П., Залесов С. В., Аткина Л. И. Флора и фауна природного парка «Самаровский чугас». Флора сосудистых растений живого напочвенного покрова. Екатеринбург: ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет, 2009. 106 с.

Кузнецова С. Б., Скрипунова В. С., Русских К. В. Разнообразие сосудистой флоры природного парка «Самаровский Чугас»: биоморфологический, экологический, географический аспекты // Астраханский вестник экологического образования. 2019. № 2(50). С. 192–197.

Леострин А. В. Флора бассейна реки Кострома: дис ... канд. биол. наук. СПб., 2019. 320 с.

Панасенко Н. Н. Роль инвазионных растений в современных процессах преобразования растительного покрова: дис ... канд. биол. наук. Брянск, 2022. 390 с.

Рямова А. А., Кокорина Н. В. Анализ флоры г. Ханты-Мансийска // Высшая школа. 2017. № 11. С. 35–39.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

ИСТОРИЯ СОЗДАНИЯ УЧАСТКА КОВЫЛЬНОЙ СТЕПИ НА ЭКСПОЗИЦИИ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ ГБС РАН

Н. К. Мальцева

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН,
РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева, maltseva-art@mail.ru

Создание искусственных степных фитоценозов в ботанических садах является важной задачей для сохранения редких видов злаков *ex situ*. Интересными и ценными для культивирования являются представители рода *Stipa* L. Интродукции видов этого рода в ГБС РАН всегда уделялось большое внимание.

Ключевые слова: интродукция, ковыль, ГБС РАН, *ex situ*, *Stipa* L.

THE HISTORY OF THE FEATHER-GRASS STEPPE SITE CREATION ON THE TERRITORY OF THE EASTERN EUROPE FLORA EXPOSITION OF MBG RAS

N. K. Maltseva

*N. V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences,
Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy*

The creation of artificial steppe phytocenoses in botanical gardens is an important task for the conservation of rare species of cereals *ex situ*. Interesting and valuable for cultivation are representatives of the genus *Stipa* L. The introduction of *Stipa* L. species in the MBG RAS has always been given great attention.

Keywords: introduction, feather-grass, MBG RAS, *ex situ*, *Stipa* L.

Разработка проекта и строительство экспозиции флоры Европейской части СССР были осуществлены под руководством Михаила Васильевича Культиасова. В 1945–1946 гг. для создания ботанико-географической экспозиции европейской флоры был отведен участок площадью 7,6 га, из которых 5 га занимали естественные лесные насаждения – участки дубравы с дубами возрастом более 100 лет и молодой березняк с примесью осины и ольхи. По характеру экспозиция флоры Европейской части СССР должна была представлять ботанический парк свободной планировки, построенный из элементов флоры, характеризующих наиболее типичные для представляемой географической области растительные ландшафты (Евтюхова, 1949).

Экспозиция флоры степей Европейской части СССР заложена в мае 1952 года на площади 720 м². Она была построена в свободной ландшафтной планировке. Очертаниям отдельных площадок, занимаемых растениями, придали мягкую неправильную форму. Предварительно, весной того же года на

участок было внесено полное минеральное и органическое удобрение, а также известь (Евтюхова, 1955). В 1954 г. участок южной ковыльной степи расширился на 1000 м². Это было сделано за счет размножения своего материала, а также привоза дерновин ковылей из природы.

По данным М. А. Евтюховой (1955), первоначально предполагалось показать степную флору не отдельными видами растений, а в травосмесях, воспроизводящих естественный растительный покров, однако работа с травосмесями, проводившаяся в течение нескольких лет, заставила отказаться от их использования, поскольку конечный результат не соответствовал ожидаемому – преобладание получали не те виды, которые были необходимы. Опыт показал, что целесообразнее экспонировать отдельные виды группами на делянках от 1–3 до 10–20 м² (рис.).



Рис. *Stipa lessingiana* на экспозиции флоры Европейской части СССР 10 июля 1964 г. (Фото из архива Лаборатории природной флоры ГБС РАН)

В 1953 году М. А. Евтюховой были посеяны ковыли – *Stipa pennata* L. и *S. lessingiana* Trin. & Rupr., сформировавшие одноярусную многокомпонентную эколого-фитоценологическую группу (Трулевич, 1991), где на их фоне с ранней весны до поздней осени цвели характерные лугово-степные виды.

По многолетним фенологическим наблюдениям последовательность сезонного развития растений участка ковыльной степи на экспозиции флоры Европейской части СССР в целом совпадала с ритмом развития степных видов в природных условиях (Скворцов, Трулевич, 1981).

К 1969 году коллекция степных растений насчитывала 130 видов, относящихся к 89 родам и 25 семействам (Саодатова, Ершова, 2018).

Сохранение ковыля *ex situ* является сложной задачей. Выращивание его в культуре требует много внимания и времени. Помимо сложностей, связанных с эколого-географическим различием, в нашей климатической зоне происходит явление, невозможное для природных мест обитания ковыля – в дерновину внедряются мезофильные злаки, включающиеся в активную конкуренцию, находясь в естественных природных условиях. Поэтому опытные

участки ковыльной степи требуют постоянного контроля и тщательной своевременной прополки.

В условиях социально-экономического кризиса после распада СССР, поддержание коллекций растений свелось к минимуму, что привело к выпадению сложных в уходе степных участков экспозиции.

Восстановление коллекции ковылей началось в 2009 году нынешним куратором экспозиции флоры Восточной Европы Р. З. Саодатовой и агрономом Е. С. Отто. Первыми образцами были: *S. tirsia* Steven (одна дерновина из природы, привезенная из Белгородской обл. и высаженная на участок в 2009 году), *S. pennata* – 3 дерновины (образцы выращены из семян, собранных в природе в Челябинской обл. в 2006 году), *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv. – 2 дерновины и *S. pennata* – 3 дерновины (образцы выращены из семян, собранных в природе в Белгородской обл. в 2009 году).

В 2018 году посеяны семена *S. capillata* L., собранные в природе у мыса Фиолент в Крыму; семена *S. lessingiana*, собранные в Белгородской обл.; *S. pennata* и *S. zaleskii* Wilensky, полученные из Донецкого ботанического сада (собраны в природе и на экспозиции).

В настоящее время на экспозиции флоры Восточной Европы выращивается 6 видов ковылей, среди них 3 внесены в Красную книгу РФ (2008) – *S. dasyphylla*, *S. pennata* и *S. zaleskii*. В период с 1947 по 2011 гг. испытан 31 образец 8 видов *Stipa*, из них 27 образцов собраны в природных местообитаниях. Более половины образцов выращены из семян. Самым продолжительно культивируемым видом ковылей на экспозиции является *S. pennata* (1947–2011); максимальная длительность выращивания образца данного вида в культуре поддерживалась за счет собственной репродукции и составила 22 года (Саодатова, Отто, 2018).

С 2019 года проводится ежегодный посев семян собственной репродукции. Опытным путем выявлена наиболее эффективная технология выращивания ковыля из семян. Посев производится в третьей декаде марта в пластиковые контейнеры размером 10x10x7 см, в подготовленный грунт по 30 штук семян в один контейнер. Во второй–третьей декаде мая (в зависимости от погодных условий) подросшие сеянцы пересаживаются в открытый грунт методом перевалки.

Многолетний опыт интродукции злаков, проводимый в ГБС РАН (Швецов, 2013), позволяет выявить наиболее устойчивые к условиям г. Москвы виды (образцы) рода *Stipa*, длительно существующие в культуре за счет полного прохождения цикла развития и устойчивости к местным погодным и климатическим условиям. Устойчивыми проявили себя виды: *S. capillata*, *S. lessingiana*, *S. pennata*, *S. pulcherrima* K. Koch, *S. tirsia*, *S. ucrainica* A. Smirn (Саодатова, Отто, 2018).

Библиографический список

Евтюхова М. А. Экспозиция флоры Европейской части СССР // Бюл. Гл. ботан. сада 1949. Вып. 3. С. 15–20.

Евтюхова М. А. Флора степей Европейской части СССР в экспозиции Главного ботанического сада // Бюл. Гл. ботан. сада 1955. Вып. 20. С. 43–47.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: КМК, 2008. 855 с.

Швецов А. Н. и др. Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2013. 657 с.

Саодатова Р. З., Еришова А. А. История создания и формирования экспозиции флоры Восточной Европы в ГБС РАН // История науки и техники. 2018. № 10. С. 68–77.

Саодатова Р. З., Отто Е. С. Представители семейства Роасеае на экспозиции флоры Восточной Европы ГБС РАН // Бюл. Гл. ботан. сада 2018. Вып. 204. С. 22–26.

Скворцов А. К., Трулевич Н. В. и др. Путеводитель по экспозициям отдела флоры СССР Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1981. 104 с.

Трулевич Н. В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 216 с.

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *JUNO* TRATT. (IRIDACEAE) В КУЛЯБСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Ф. О. Шарифов, М. Т. Бобоев, С. Б. Ёкубов

*Хатлонский научный центр Национальной академии наук
Таджикистана, b_mario@mail.ru*

Даны краткие сведения о сезонном развитии 5 видов рода *Juno* Tratt. в ботаническом саду г. Куляба. Показано, что все растения успешно проходят фенологические фазы. У *J. nicolai* и *J. rosenbachiana* установлены самые ранние сроки прохождения фенофаз.

Ключевые слова: род *Juno* Tratt., вегетация, фенология, Кулябский ботанический сад, Таджикистан.

SEASONAL DEVELOPMENT OF SOME SPECIES OF THE GENUS *JUNO* TRATT. (IRIDACEAE) IN THE KULYAB BOTANICAL GARDEN

F. O. Sharifov, M. T. Boboyev, S. B. Yoqubov

Khatlon Scientific Center of the National Academy of Sciences of Tajikistan

Brief information about the seasonal development of 5 species of the genus *Juno* Tratt. is given in the Botanical Garden of Kulyab. It is shown that all plants successfully pass phenological phases. In *J. nicolai* and *J. rosenbachiana*, the earliest dates for the passage of phenophases have been established.

Keywords: genus *Juno* Tratt., vegetation, phenology, Kulyab Botanical Garden, Tajikistan.

Род *Juno* Tratt. (сем. Iridaceae) – юнона – охватывает 57 видов. Они встречаются в Средней Азии, Афганистане, Иране, Малой Азии, в некоторых

районах Средиземноморья и Северной Африки. В Таджикистане произрастает 14 видов (Введенский, 1963), из них 5 видов включены в Красную книгу Таджикистана (Красная книга..., 1988).

Большинство представителей рода – растения сухих пустынных степей и горных склонов с холодными зимами, короткой весной и сухим жарким летом (Сикура, Сикура, 2006). Это светолюбивые растения. Легко возделываются в культуре (Рябова, 1965). Однако литературные сведения об их интродукции в Южном Таджикистане отсутствуют. В связи с этим, цель работы – изучение сезонного развития видов рода *Juno* при интродукции в Кулябском ботаническом саду.

Юноны – эфемероидные многолетние луковичные растения. Луковица состоит из 3–7 мясистых несросшихся чешуй и нескольких сухих плёночных кроющих чешуй. Корни шнуровидные или веретеновидные, утолщённые, иногда нитевидные. На период летнего покоя корни не отмирают. Листья узко- или широкожелобчатые, чаще серповидно отогнутые. Цветоносный побег несет 1–6 цветков. Цветки у многих видов ароматные, с шестьюраздельным венчиковидным околоцветником и хорошо выраженной трубкой. Внутренние доли околоцветника в 2–3 раза короче наружных, отогнутые вниз или протёртые в стороны; наружные – с крылатым или бескрылым ноготком, переходящим в пластину. Цветки разнообразной окраски, расположены в пазухах листьев. Все юноны характеризуются ранней (с первой декады февраля по середину марта), короткой (всего 2–3 недели) вегетацией и длительным летним покоем.

В Кулябском ботаническом саду (Таджикистан) интродуцировано 5 видов рода *Juno*: *J. nicolai* Vved., *J. rosenbachiana* (Regel) Vved., *J. bucharica* (Foster) Vved., *J. leptorrhiza* Vved., *J. vicaria* Vved. К краснокнижным видам относятся *J. leptorrhiza* и *J. nicolai*.

Сезонное развитие изучали у 5 видов в течение 9 лет с 2010 по 2018 гг. по общепринятой методике (Бейдеман, 1960). При фенологических наблюдениях (табл.) отмечали фазы: вегетация (начало и конец), цветение (начало, массовое, конец) и плодоношение (начало, массовое, конец). Данные представлены в таблице.

Отрастание юнон начинается в середине января – начале марта. По началу вегетации виды можно объединить в 3 группы.

1. Ранняя – отрастание происходит с середины января до середины февраля (*J. nicolai*, *J. rosenbachiana*).

2. Средняя – вегетация начинается в начале февраля (*J. bucharica*).

3. Поздняя – отрастание происходит в середине февраля. В эту группу входит *J. vicaria* (табл.).

Вегетация у юнон продолжается в среднем около 2,5–3,5 месяцев. Наиболее продолжительна она у *J. rosenbachiana* (более 3 месяцев).

Фаза вегетация у юнон начинается в основном в феврале. Наиболее раннее наступление вегетации отмечено в 2013 г., наиболее позднее – в

2015 г. Самый короткий период вегетации у всех интродуцированных видов наблюдался в 2010 г., что связано с короткой по продолжительности зимой.

Таблица

**Данные фенологических наблюдений некоторых видов рода *Juno* Tratt.
в Кулябском ботаническом саду**

Год наблюдений	Вегетация		Бутонизация	Цветение			Плодоношение		
	Начало	конец		начало	массовое	конец	начало	массовое	конец
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Юнона Николая – <i>J. nicolai</i>									
2010	15.01	12.04	25.01	28.01	5.02	18.02	20.03	4.04	12.04
2011	5.02	25.04	11.02	12.02	20.02	2.03	31.03	15.04	25.04
2012	2.02	4.05	27.02	28.02	10.03	20.03	7.04	20.04	4.05
2013	5.01	21.05	22.01	25.01	10.02	23.02	24.03	10.04	21.05
2014	24.01	22.05	3.02	4.02	15.02	26.02	18.03	5.04	18.05
2015	27.01	20.05	7.02	9.02	20.02	5.03	23.03	7.04	17.05
2016	3.02	29.05	14.02	15.02	23.02	2.03	18.03	4.04	20.05
2017	20.01	28.05	28.01	1.02	12.03	25.03	10.04	24.04	10.05
2018	17.01	22.04	22.01	23.01	10.02	2.03	10.03	25.03	8.04
Юнона бухарская – <i>J. bucharica</i>									
2010	2.02	20.04	1.03	5.03	12.03	2.04	25.03	15.04	20.04
2011	6.02	26.04	8.03	10.03	16.03	29.03	23.03	22.04	26.04
2012	20.02	29.05	20.03	23.03	22.04	22.04	29.04	8.05	28.05
2013	27.01	16.06	27.02	1.03	10.03	1.04	18.03	10.04	16.04
2014	24.01	29.04	20.02	24.02	4.03	2.04	12.03	5.04	20.04
2015	28.01	1.05	26.02	28.02	7.03	5.04	16.03	11.04	26.04
2016	25.01	3.05	19.02	22.02	3.03	1.04	13.03	8.04	23.04
2017	1.02	16.05	28.02	1.03	13.03	11.04	20.03	15.04	2.05
2018	16.01	5.05	5.02	8.02	25.02	2.04	15.03	1.04	14.04
Юнона замещающая – <i>J. vicaria</i>									
2010	20.02	25.05	17.03	20.03	1.04	10.04	4.05	18.05	25.05
2011	15.02	3.06	23.03	25.03	4.04	12.04	8.05	20.05	3.06
2012	25.02	29.05	29.03	1.04	12.04	23.04	6.05	13.05	28.05
2013	9.02	17.05	6.03	14.03	25.03	2.04	28.04	12.05	17.05
2014	14.02	16.05	19.03	22.03	4.04	11.04	18.04	1.05	9.05
2015	23.02	1.06	27.03	5.04	16.04	28.04	6.05	17.05	26.05
2016	18.02	12.06	28.03	2.04	18.04	1.05	9.05	20.05	5.06
2017	12.02	29.05	18.03	22.03	5.04	16.04	25.04	9.05	21.05
2018	5.02	14.05	3.03	11.03	22.03	30.03	25.04	10.05	14.05
Юнона тонкокоренная – <i>J. leptorrhiza</i>									
2010	8.02	29.04	28.02	29.02	9.03	18.03	29.03	10.04	29.04
2011	10.02	1.05	08.03	10.03	18.03	3.04	10.04	25.04	11.05
2012	28.02	20.05	18.03	21.03	26.03	30.03	13.04	29.04	28.05
2013	28.01	25.04	23.02	24.02	4.03	10.03	22.03	5.04	25.04

Таблица, окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2014	15.02	27.04	4.03	6.03	12.03	25.03	4.04	15.04	5.05
2015	24.02	2.05	6.03	8.03	17.03	29.03	8.04	21.04	8.05
2016	13.02	28.04	2.03	5.03	15.03	28.03	2.04	17.04	3.05
2017	28.01	25.04	27.02	2.03	12.03	1.04	30.03	14.04	4.05
2018	25.01	23.04	20.02	21.02	1.03	8.03	20.03	3.04	23.04
Юнона Розенбаха – <i>J. rosenbachiana</i>									
2010	13.02	29.04	26.02	28.02	7.03	10.03	22.03	12.04	29.04
2011	15.02	26.04	22.02	25.02	8.03	13.03	25.03	15.04	3.05
2012	28.02	1.05	6.03	8.03	17.03	22.03	9.04	21.04	16.05
2013	11.02	25.04	21.02	23.02	2.03	4.03	18.03	10.04	25.04
2014	14.02	25.04	23.02	25.02	12.03	20.03	8.04	12.04	1.05
2015	19.02	29.04	27.02	1.03	10.03	19.03	5.04	20.04	8.05
2016	12.02	23.04	20.02	22.02	13.03	19.03	7.04	23.04	5.05
2017	21.02	30.04	3.03	4.03	11.03	25.03	11.04	18.04	11.05
2018	8.02	21.04	19.02	21.02	27.02	2.03	15.03	8.04	21.04

Ранняя фаза цветения началась 25 января 2013 г. у *J. nicolai*. Наиболее длительный период цветения (30 дней) у *J. bucharica* наблюдался в 2012 г., а наиболее короткий (10 дней) – у *J. rosenbachiana* в 2010 г.

Продолжительность фазы плодоношения у всех интродуцированных видов колебалась от 21 до 39 дней. Первые плоды в условиях сада созрели в конце марта. Массовое созревание приходится на начало февраля по середину мая.

Таким образом, в условиях Кулябского ботанического сада интродуцированные виды *Juno* успешно проходят все фазы сезонного развития. У *J. nicolai* и *J. rosenbachiana* отмечены наиболее ранние по сравнению с другими видами сроки происхождения фенологических фаз.

Библиографический список

- Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 123–165.
- Введенский А. И. Юнона – *Juno* Tratt. // Флора Таджикской ССР. Т. II. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 384–394.
- Красная книга Таджикской ССР. Душанбе: Дониш, 1988. 336 с.
- Родионенко Г. И. Юноны // В мире растений. 2003. № 3. С. 24–29.
- Рябова Т. И. Цветоводство в городах и поселках Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1965. 84 с.
- Сикура И. И., Сикура А. И. Род *Juno* Tratt. (Iridaceae). Киев: Знания Украины, 2006. 112 с.

К БИОЛОГИИ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (LILIACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ (Г. КИРОВ)

С. В. Шабалкина, О. Н. Пересторонина
Вятский государственный университет,
Nasturtium2017@yandex.ru, olgaperest@mail.ru

В работе описаны сезонное развитие и онтогенетическая структура эндемика *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Krylov в ботаническом саду г. Кирова. Установлены высокая способность семенного размножения и приживаемость потомков в ценопопуляции, что свидетельствует об успешной адаптации к условиям интродукции. Культивирование этого редкого вида способствует его сохранению, а полученные результаты подтверждают перспективность *E. sibiricum* для озеленения города.

Ключевые слова: ботанический сад, интродукция, Красная книга, онтогенетическое состояние, редкий вид, сезонное развитие.

ON THE BIOLOGY OF *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (LILIACEAE) IN THE CONDITIONS OF INTRODUCTION (KIROV)

S. V. Shabalkina, O. N. Perestoronina
Vyatka State University

The paper describes the seasonal development and ontogenetic structure of the endemic *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Krylov in the Kirov Botanical Garden. The high ability of seed reproduction and survival of descendants in the cenopopulation have been established, which indicates successful adaptation to the conditions of introduction. The cultivation of this rare species contributes to its conservation, and the results obtained confirm the prospects of *E. sibiricum* for greening the city.

Keywords: botanical garden, introduction, red book, ontogenetic state, rare species, seasonal development.

Кандык сибирский – *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Krylov (Liliaceae) – западно-сибирский эндемик, реликт третичных широколиственных лесов, ареал которого охватывает юго-западную часть Южной Сибири, Казахстан, север Монголии и Китая. В России произрастает в Алтайском и Красноярском краях, в Республиках Хакасия, Тыва и Алтай, в Кемеровской, Новосибирской и Томской областях. Его характерными местообитаниями являются хвойные (кедровые, елово-пихтовые, пихтовые), смешанные и лиственные (березовые, осиновые) леса; опушки; лесные поляны и пойменные лу-

га; обилен в горах, поднимаясь на высоту до 1 000–2 000 м над ур. м. (Седельникова, Астанкович, 1977).

E. sibiricum – декоративное, красивое раннецветущее растение, обладает лекарственными свойствами, поэтому страдает от сбора на букеты и выкопки съедобных луковиц (Красная книга..., 2008), и при существующей антропогенной нагрузке его ареал сокращается. В настоящее время он занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) как редкий вид с 3 б категорией: таксон с естественной малой численностью популяций, встречающийся спорадически; охраняется во всех регионах естественного произрастания (Плантариум <https://www.plantarium.ru/page/view/item/15384.html>). Еще одним способом сохранения *E. sibiricum* в России является культивирование в различных интродукционных центрах, в том числе в ботанических садах. Кроме того, вследствие высокой декоративности и цветения одним из первых сразу после таяния снега, он перспективен для альпинариев, ландшафтных садов, для оформления клумб и газонов. Поэтому его биологию изучают во многих ботанических садах России с середины 50-ых годов XX столетия (Седельникова, 2018а).

Целью работы стало выявить биологические особенности *E. sibiricum* при выращивании за пределами ареала: на северо-востоке Европейской России, в условиях подзоны южной тайги Кировской области. Исследование проведено в 2022 году на территории ботанического сада Вятского государственного университета (ВятГУ) г. Кирова. В настоящее время на его небольшой площади сохраняется генофонд 45 видов (Пересторонина, Шабалкина, 2022), занесенных в Красную книгу Кировской области (2014), встречающиеся в различных экспозициях. Также интродуцированы виды растений, редкие в других регионах. *E. sibiricum* произрастает в альпинарии и в виду многочисленности рассаживается на другие участки.

Сезонное развитие охарактеризовано с использованием подходов И. Н. Бейдемана (1974); онтогенетические состояния выделены согласно разработкам Л. Л. Седельниковой (2013), полученным для этого вида в условиях интродукции ЦСБС СО РАН. В связи с невозможностью выкапывания особей, в качестве диагностических признаков использованы параметры надземных органов: высота побега, наличие и размеры цветка, форма и размеры листовой пластинки, длина черешка. Проростки и ювенильные растения также не описаны, поскольку на альпийской горке произрастают и другие виды семейства Liliaceae, которые на первых этапах развития сходны с *E. sibiricum*. Уровни варьирования параметров (Cv, %) приняты по С. А. Мамаеву (1969): очень низкий – меньше 7 %; низкий – 7–15 %, средний – 15–25 %, повышенный – 26–35 %, высокий – 36–50 %, очень высокий – более 50 %.

Этот вид по сезонному ритму и развитию, согласно классификации И. В. Борисовой (1965), относится к весеннецветущим коротковегетирующим эфемероидам. Наблюдения 2022 года показали, что в условиях ботанического сада ВятГУ вегетация началась в середине апреля; начало цветения датируется 25 апреля; массовое цветение – 6 мая; отцветание и начало плодоношения

пришлось на 13 мая; полное плодоношение и начало отмирания листьев – на 10 июня; полное отмирание – конец июня. Таким образом, продолжительность отрастания до начала цветения составила 10 дней, цветения – 17 дней, плодоношения – 45 дней, вегетации в целом – 2,5 месяца. Сроки наступления фаз по годам смещаются: так в 2018 году начало цветения зафиксировано 12 апреля, в 2017 г. – 18 апреля, в 2020 г. – 28 апреля. Сопоставляя с данными сезонного развития в других регионах, отмечаем, что многолетние наблюдения в условиях лесостепной зоны Новосибирской области свидетельствуют о цветении *E. sibiricum* в I–II декадах мая (Седельникова, 2018б); в условиях интродукции Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН сроки наступления фаз намного раньше: так массовое цветение отмечено 22 ± 2 апреля; конец вегетации приходится уже на 8 ± 4 июня (Стогова, Зуева, 2020).

E. sibiricum – короткокорневищно-луковичный олигокарпик, геофит; побеговая система в течение прегенеративного периода нарастает моноподиально, с первым цветением нарастание сменяется на акросимподальное. В условиях интродукции ЦСБС СО РАН Л. Л. Седельниковой (2013, 2018б) в онтогенезе описано четыре возрастных периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 12 онтогенетических состояний: проросток (pl), ювенильное (j), имматурное (im), молодое виргинильное (v_1), сравнительно молодое виргинильное (v_2), средневозрастное виргинильное (v_3), взрослое виргинильное (v_4), скрытогенеративное (g_0), молодое генеративное (g_1), средневозрастное генеративное (g_2), взрослое генеративное (g_3), субсенильное (ss).

Изучая особенности онтогенеза в условиях умеренного климата Кировской области, мы выявили растения 7 онтогенетических состояний, метрические данные которых приведены в таблице.

Большинство показателей сравнимы с данными, приведенными для растений всех онтогенетических состояний Л. Л. Седельниковой (2013). Однако, в условиях ботанического сада г. Кирова значительно меньше длина черешка и ширина листовая пластинки у особей прегенеративного периода. Это, вероятно, обусловлено местом произрастания: в естественных местообитаниях ниже освещенность, тогда как здесь культивируется на альпийской горке в условиях высокой солнечной инсоляции.

Большинство измеренных признаков имеют низкий и средний уровни варьирования. Повышенный и высокий уровни характерны для некоторых показателей растений прегенеративного онтогенетического состояния: ширина листа и длина черешка. Это с одной стороны демонстрирует некоторую консервативность, характерную для редких видов растений, с другой стороны – высокую адаптационную способность к экстремальным условиям местообитаний.

В онтогенетическом спектре значительная доля приходится на растения прегенеративного периода (69,7 %), что свидетельствует об успешном семенном возобновлении *E. sibiricum* в условиях интродукции и стабильном существовании созданной ценопопуляции. Среди них средневозрастные

Таблица

Значения биометрических параметров особей разных онтогенетических состояний *Erythronium sibiricum*

Признак	Онтогенетическое состояние						
	im	v ₁	v ₂	v ₃	v ₄	g ₁	g ₂
Длина листа, см	$\frac{3,25 \pm 0,12}{15,56}$	$\frac{4,01 \pm 0,14}{13,40}$	$\frac{5,09 \pm 0,13}{7,76}$	$\frac{7,27 \pm 0,21}{16,39}$	$\frac{11,53 \pm 0,49}{13,47}$	–	–
Ширина листа, см	$\frac{0,62 \pm 0,03}{21,61}$	$\frac{1,37 \pm 0,15}{40,59}$	$\frac{1,53 \pm 0,18}{35,72}$	$\frac{2,96 \pm 0,19}{36,11}$	$\frac{4,74 \pm 0,39}{26,03}$	–	–
Длина черешка, см	$\frac{1,68 \pm 0,10}{25,70}$	$\frac{1,65 \pm 0,15}{34,01}$	$\frac{2,30 \pm 0,18}{23,11}$	$\frac{2,07 \pm 0,18}{50,90}$	$\frac{3,18 \pm 0,38}{37,96}$	–	–
Высота побега, см	–	–	–	–	–	$\frac{13,66 \pm 0,36}{14,32}$	$\frac{18,32 \pm 0,80}{10,71}$
Длина первого листа, см	–	–	–	–	–	$\frac{10,79 \pm 0,27}{13,54}$	$\frac{15,00 \pm 0,26}{4,22}$
Ширина первого листа, см	–	–	–	–	–	$\frac{3,59 \pm 0,10}{15,85}$	$\frac{4,52 \pm 0,31}{17,06}$
Длина второго листа, см	–	–	–	–	–	$\frac{9,83 \pm 0,25}{13,99}$	$\frac{13,90 \pm 0,32}{5,55}$
Ширина второго листа, см	–	–	–	–	–	$\frac{2,15 \pm 0,10}{25,85}$	$\frac{2,67 \pm 0,23}{21,3}$
Размер цветка, см	–	–	–	–	–	$\frac{3,87 \pm 0,14}{15,20}$	$\frac{4,4 \pm 0,15}{8,13}$

Примечание: в числителе – среднее значение ± ошибка среднего; в знаменателе – уровень варьирования параметра (Cv, %)

виргинильные растения (v_3) занимают почти 1/3 от всех особей. Доля генеративных растений составляет 30,3 %, среди которых преобладают молодые (рис.).

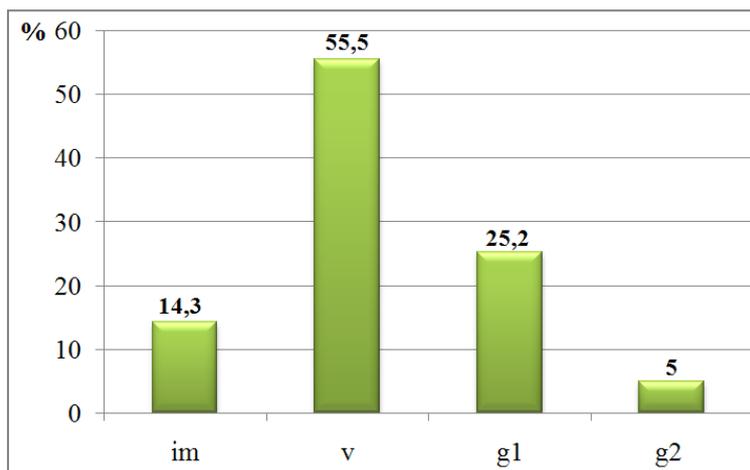


Рис. Онтогенетический спектр ценопопуляции *Erythronium sibiricum* в условиях интродукции

Таким образом, в результате исследования установлено, что *E. sibiricum* успешно адаптировался к условиям ботанического сада ВятГУ, особи ценопопуляции отличаются высокой способностью семенного размножения и хорошей выживаемостью потомков. Это позволяет не только сохранить данный эндемик, но и успешно выращивать и применять в озеленении города.

Библиографический список

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. М.: Наука, 1974. 156 с.

Борисова И. В. Ритмы развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Биол. и экол. целинных растений районов Казахстана: Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Сер. 3. Вып. 17. М.; Л.: Наука, 1965. С. 64–99.

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2–е изд. / под ред. О. Г. Барановой и др. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с.

Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / под ред. В. Д. Голованова и др. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 854 с.

Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Сборник ст. «Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений». Свердловск, 1969. С. 3–38.

Пересторонина О. Н., Шабалкина С. В. Роль ботанического сада Вятского государственного университета в сохранении редких и уязвимых видов растений Кировской области // Биологическое разнообразие и биоресурсы степной зоны в условиях изменяющегося климата: сб. матер. Междунар. науч. конф. (24–29 мая 2022 г.). Ростов-на-Дону; Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2022. С. 316–319.

Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. 2007–2022. URL: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/15384.html> (Дата обращения: 05.09.2022).

Седельникова Л. Л. К биологии *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 7. С. 106–114.

Седельникова Л. Л. Изменчивость окраски цветка у *Erythronium sibiricum* // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2018а. № 17. С. 505–508.

Седельникова Л. Л. Кандык сибирский: Биология, распространение, использование. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2018б. 102 с. doi: 10.21782/B978-5-9909584-6-3

Седельникова Л. Л., Астанкович Л. И. Ареал и местообитание *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. Новосибирск, 1977. С. 73–76.

Стогова А. В., Зуева М. А. Фенологические особенности некоторых весеннецветущих видов флоры Сибири при интродукции в ГБС РАН (Москва) // Фенология: современное состояние и перспективы развития: матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 175-летию Русского Географического Общества, 120-летию со дня рождения В. А. Батманова, 90-летию Уральского государственного педагогического университета. Екатеринбург, 2020. С. 249–255. doi: 10.26170/KF-2020-28

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ФИТОМАССЫ И ПЛОЩАДИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПОВЕРХНОСТИ *JUNCUS EFFUSUS*

Л. С. Ермолова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт лесоведения Российской академии наук, ls_ermolova@list.ru

В работе представлены два способа определения площади фотосинтетической поверхности и способ оценки фитомассы ситника развесистого (*Juncus effusus* L.), которые могут применяться также для других злаковидных (узколистных) видов травянистых растений.

Ключевые слова: фитомасса, площадь фотосинтетической поверхности, метод модельных растений, *Juncus effusus*.

METHODS FOR ASSESSING THE PHYTOMASS AND PHOTOSYNTHETIC SURFACE AREA OF *JUNCUS EFFUSUS*

L. S. Ermolova

Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences

The paper presents two methods for determining the area of the photosynthetic surface and method for estimating phytomass of the branchy rush (*Juncus effusus* L.), which can also be used for other narrow-leaved herbaceous plant species.

Keywords: phytomass, photosynthetic surface area, model plant method, *Juncus effusus*.

Многие разделы ботаники в последние годы объединяются в более объемные кластеры для решения крупных фундаментальных и ресурсоведческих задач. Возникла потребность в получении обширной, взаимосвязанной и сис-

тематизированной информации о морфологических и функциональных признаках отдельных видов растений. Были созданы и продолжают пополняться региональные базы данных об отдельных видах растений, которые можно использовать для фундаментальных исследований биоразнообразия и сосуществования растений, макроэкологических закономерностей и реакций растений на изменение окружающей среды (Poschlod, 2003; Kleyer et al., 2008; Bjorkman et al., 2018; TRY plant trait database..., 2020). В некоторых из них учитывается до 25 биологических признаков и свойств отдельных видов растений. К сожалению, в этот список (за редким исключением: Weiher et al., 1999) не входят такие важные показатели, как фитомасса и продуктивность отдельных особей и их фракций (частей), имеющих разное функциональное назначение.

Наша работа представляет методы оценки фитомассы и площади поверхности видов, имеющих фотосинтезирующие органы линейных форм на примере распространенного растения – ситника развесистого (*Juncus effusus*; Juncaceae). Ситник имеет широкое распространение в регионах умеренного климата как Северного, так и Южного полушарий (Fernald, Wiegand, 1910; Wetzel, Howe, 1999). Он представляет собой короткокорневищное плотнокустовое растение, отдельные раметы которого имеют полый, травянистый стебель, заполненный аэренхимой, мелкие прикорневые чешуевидные листочки и расположенное на стебле сбоку соцветие. Этот стебель и единственный, расположенный над соцветием как его продолжение, лист (прицветник), содержат хлорофилл и являются фотосинтезирующими органами. Хотя фотосинтез ситника происходит в цикле C_3 , скорость его столь же высока, как и для многих C_4 растений (Mann, Wetzel, 1999). По экологическим свойствам *J. effusus* гелиофит, гигрофит, предпочитающий сырые леса и луга, низинные болота, обочины дорог (Рысин, 2009).

Во многих странах *J. effusus* является распространенным пастбищным сорняком, снижающим урожайность и качество кормов (Kaczmarek-Derda et al., 2018). В большом обилии он встречается на выработанных торфяниках, где может конкурировать с лесными посадками снижая качество их древесины (McConry, Repou, 2003). Из полезных особенностей этого вида можно отметить хорошие биосорбционные свойства ситника. Поселяясь в неглубоких водоемах и по берегам рек и озер, он очищает воду от тяжелых металлов (Cd, Cu) (Gümüş, Gümüş, 2019), накапливает в тканях легкие редкоземельные элементы, особенно европий (Eu) (Krzciuk, Galuszka, 2019, 2020), очищают воду от органических красителей (Liangjun et al., 2020). Исследуются свойства волокон, полученных из стеблей ситника для использования в армировании трехмерных биокompозитных материалов (Maache, et al., 2017; Zhou, Zhuan, 2021), в качестве наполнителей сигаретных фильтров (Zhuan et al., 2020). На площадях с обильным развитием ситника оценивается возможность использования энергетического потенциала ситника – в качестве биотоплива (Müller et al., 2020).

Объекты и методика. Исследования проводились в Ярославской области на стационаре «Городище» Института лесоведения РАН.

Побеги ситника для определения фитомассы были собраны в начале сентября под пологом березняка, производного от ельника-кисличника (700 шт.) и у края переходного болота с полной солнечной освещенностью (450 шт.). Затем они разделялись на группы по высоте с шагом 10 см, высушивались при 105°C до постоянного веса и взвешивались с точностью 10 мг. Отдельно в тех же местообитаниях рандомизированно отбирались побеги разной высоты (по 28 шт.) для определения площади фотосинтетической поверхности. Каждый побег иглой разрезался вдоль от основания до вершины, и на разной высоте линейкой измерялся их периметр в зависимости от высоты побега: у побегов длиной от 60 до 140 см – через 10 см, от 30 до 60 см – через 5 см, у более низких – через 2,5 см. Площадь поверхности побега рассчитывалась как сумма площадей отрезков (пирамид) плюс площадь треугольной верхушки. Этот метод разработан для определения площади листьев тростника и других длиннолистных видов (Ondok, 1968; Уткин и др., 2006). Методом регрессии рассчитывали зависимость фитомассы и площади поверхности от высоты побегов ситника.

Результаты и обсуждение. В лесу побеги ситника имеют несколько меньшую высоту (до 130 см), чем на открытом месте (до 145 см). Это соответствует высоте ситника в других странах умеренной зоны. В Ирландии на выработанных торфяниках высота его составляет 120–160 см (McCarthy, Reou, 2003). В наших местообитаниях длина 80 % побегов расположена в диапазоне 25–105 см, в лесу медиана – 55–85 см, на открытом месте – 65–105 см.

Разумеется, фитомасса вегетативных и генеративных побегов одинаковой высоты значительно различаются (рис. 1). Особенно это заметно на открытом месте, где плодоношение более обильное.

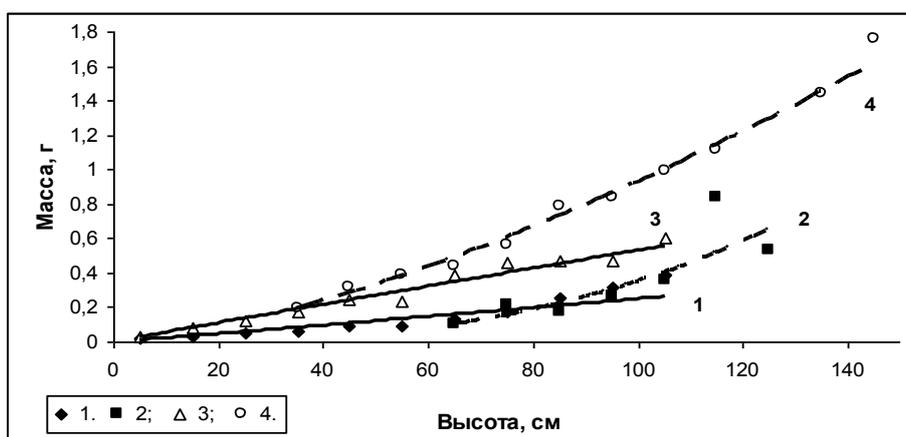


Рис. 1. Зависимость массы вегетативных (сплошная линия) и генеративных (штриховая линия) побегов *Juncus effusus* от высоты в лесу (1, 2) и на открытом месте (3, 4)

Связь массы побегов с высотой с достаточной точностью может быть выражена следующими степенными уравнениями:

в лесу у вегетативных побегов: $y = 0,002x^{1,0443}$ ($R^2=0,9309$);

у генеративных побегов $y = 9E 0,7x^{2,7882}$ ($R^2=0,8483$);
 на открытом месте у вегетативных побегов $y = 0,0057x^{0,9837}$ ($R^2=0,9854$);
 у генеративных побегов $y = 0,001x^{1,4851}$ ($R^2=0,99$),

где x – высота побега (см); y – масса побега в абсолютно сухом состоянии (г).

Форма линий, образующих поверхности побегов разной высоты различается (рис. 2), но во всех случаях периметр (и диаметр) у основания побега, как правило, бывает меньше наибольшего на побеге. У высоких побегов (70–120 см) ближе к наибольшему оказывается периметр на уровне 10 см от основания, у средних побегов (35–60 см) на уровне 5 см, у низких (15–30 см) – 2,5 см. Во всех случаях этот уровень расположен примерно на 10 % высоты побега. При нахождении площади поверхности учет правила наибольшего периметра намного повышает точность ее определения. Прямолинейные регрессионные уравнения оказались наиболее подходящими для определения площади поверхности побегов ситника по произведению их высоты на наибольший периметр и очень близки в затененных условиях березового леса и при полной освещенности на открытом месте. Оценка площади поверхности побегов ситника любой высоты в обоих местообитаниях вместе дала следующее уравнение: $y = 0,7553x + 4,534$ ($R^2=0,98$), где x – произведение периметра в наиболее широком месте на высоту побега, y – площадь его поверхности. Если при определении площади поверхности побега (y) учитывать только его высоту (x), теснота связи значительно снижается ($y = 1,0369x - 15,64$; $R^2=0,88$).

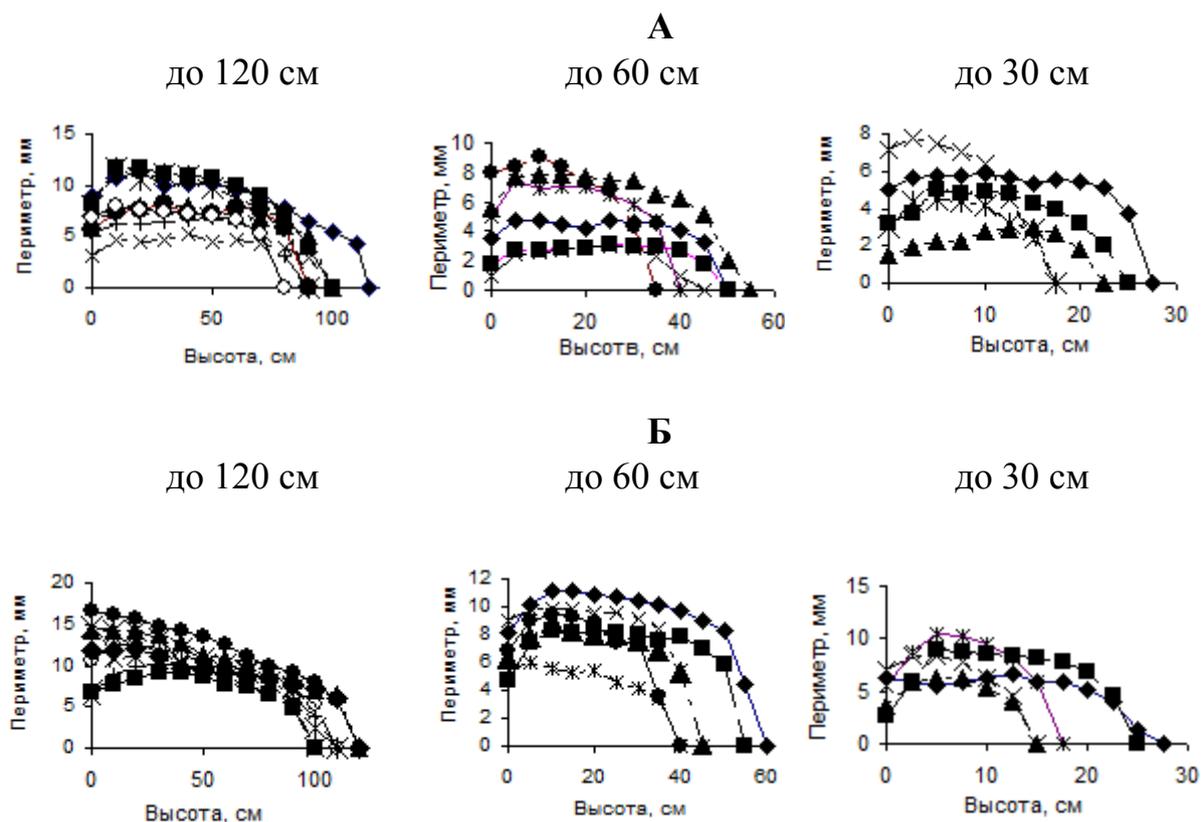


Рис. 2. Периметры модельных растений *Juncus effusus* разной высоты в лесу (А) и на открытом месте (Б), мм

Наш способ определения поверхности ситника мы сопоставили с методом, описанным в другой работе (Wetzel, Howe, 1999), где авторы уподобляли его поверхность удлиненному конусу с основанием, равным периметру у почвы. Глядя на рисунок 2, можно заключить, что в этом случае не учитывается до половины и более фотосинтезирующей поверхности.

Существует другой способ определения площади поверхности листьев – метод линейных размеров, суть которого сводится к расчету конверсионного коэффициента (k) между действительной площадью листа, точно определенной любым другим способом (например, описанным выше или с помощью приборов) и площадью (A) прямоугольника со сторонами, равными длине (L) и ширине (B) листовой пластинки, т. е. $k = A/(L \cdot B)$. В нашем случае при измерении ширины пластинки ситника на уровне основания (у почвы) полученные таким способом коэффициенты для побегов разной по убыванию высоты в лесу были следующие: 1,15; 1,5; 1,11 (в среднем – 1,25), на открытом месте $k = 1,09$; 1,14; 1,43 (в среднем – 1,22). Таким образом оказывается, что «вписанная» в прямоугольник площадь фотосинтезирующей поверхности оказывается больше площади самого прямоугольника. При нашем способе – измерении периметра в местах наибольшей ширины, коэффициент k для ситника в среднем равен $0,899 \pm 0,013$. Эти значения коэффициента k в общем соответствуют верхнему пределу данных других авторов для листьев дикорастущих и культурных злаков (Уткин и др., 2008). Встречающееся в некоторых случаях, особенно у очень узколистных злаков, превышение коэффициентом k единицы (Кирильчик, 1971) говорит о том, что измерение ширины листа производили не в самом широком месте, а в месте его сужения к основанию.

Накопление базы данных массы и площади поверхности отдельных особей (побегов, рамет) в дальнейшем необходимо для большого числа видов. Это позволит, при подсчете для каждого вида средней плотности побегов, легко оценить фотосинтетическую поверхность растительных сообществ на больших площадях.

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119053090074-7.

Библиографический список

- Кирильчик Л. А. Методические указания по определению площадей листьев газонных растений. Минск, 1971. 75 с.
- Рысин Л. П. Конспект лесной флоры средней полосы Русской равнины (Сосудистые растения). М., 2009. 177 с.
- Уткин А. И., Ермолова Л. С., Уткина И. А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М.: Наука, 2008. 292 с.
- Bjorkman A. D. et al. Tundra Trait Team: A database of plant traits spanning the tundra biome // *Global Ecology and Biogeography*. 2018. Vol. 27. Is. 12. Pp. 1402–1411. <https://doi.org/10.1111/geb.12821>
- Gümüş D., Gümüş F. The use of a wetland plant as a new biosorbent for treatment of water contaminated with heavy metals: Nonlinear analyses, modification, competitive effects // *Environmental Technology & Innovation* 16. 2019. 100483. <https://doi.org/10.1016/j.eti.2019.100483>

Kaczmarek-Derda W. et al. Growth pattern of *Juncus effusus* and *Juncus conglomeratus* in response to cutting frequency // Weed Research. 2018. Vol. 59. Pp. 67–76. doi: 10.1111/wre.12338

Kleyer M. et al. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora // Journal of Ecology. 2008. Vol. 96. Pp. 1266–1274.

Krzciuk K., Galuszka A. Seasonal changes in concentrations of trace elements and rare earth elements in shoot samples of *Juncus effusus* L. collected from natural habitats in the Holy Cross Mountains, south-central Poland // Chemosphere. 2019. Vol. 219. Pp. 954–960. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.12.062>

Krzciuk K., Galuszka A. Presence and possible origin of positive Eu anomaly in shoot samples of *Juncus effusus* L. // Journal of Trace Elements in Medicine and Biology. 2020. Vol. 58. 126432. <https://doi.org/10.1016/j.itemb.2019.126432>

Liangjun X., Aming W., Qian Z., Yunli W., Xin L., Xungai W., Weilin X. Environment-friendly *Juncus effusus*-based adsorbent with a threedimensional network structure for highly efficient removal of dyes from wastewater // Journal of Cleaner Production. 2020. Vol. 259. 120812. <https://doi.org/10.1016/j>

Mann C. J., Wetzel R. G. Photosynthesis and stomatal conductance of *Juncus effusus* in a temperate wetland ecosystem // Aquatic Botany. 1999. Vol. 63. No. 2. Pp. 27–144 [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00111-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00111-9)

McCorry M. J., Renou F. Ecology and management of *Juncus effusus* (soft rush) on cutaway peatlands. – Forest Ecosystem Research Group Report. 2003. No. 69. Department of Environmental Resource Management University College Dublin Belfield Dublin 4. 66 p.

Müller J., Jantzen Ch., Wieldow D. The energy potential of soft rush (*Juncus effusus* L.) in different conversion routes // Energy, Sustainability and Society. 2020. Vol. 10. No. 26. <https://doi.org/10.1186/s13705-020-00258-1>

Ondok J. P. Measurement of leaf area in *Phragmites communis* Irin // Photosynthetica. 1968. V. 2. No. 1. Pp. 25–30.

Poschlod P. et al. BIOPOP – a database of plant traits and internet application for nature conservation // Folia Geobotanica. 2003. Vol. 38. No. 3. Pp. 263–271. <https://doi.org/10.1007/BF02803198>

TRY plant trait database – enhanced coverage and open access // Glob Change Biol. 2020. No. 26. Pp. 119–188.

Weiher E., Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology // Journal of Vegetation Science. 1999. Vol. 10. No 5. Pp. 609–620.

Wetzel R. G., Howe M. J. High production in a herbaceous perennial plant achieved by continuous growth and synchronized population dynamics // Aquatic Botany. 1999. Vol. 64. No. 2. Pp. 111–129. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00013-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00013-3)

Zhou S., Fua Z., Xia L., Mao Y., Zhao W., Wang A. In situ synthesis of ternary hybrid nanocomposites on natural *Juncus effusus* fiber for adsorption and photodegradation of organic dyes // Separation and Purification Technology. 2021. Vol. 255. <https://doi.org/10.1016/j.seppur.2020.117671>

Zhuan F., Sijie Z., Liangjun X., Yunshan M., Liyun Z., Yunqi C., Aming W., Chunhua Z., Weilin X. *Juncus effusus* fiber-based cellulose cigarette filter with 3D hierarchically porous structure for removal of PAHs from mainstream smoke // Carbohydrate Polymers. 2020. Vol. 241. 116308. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.116308>

ВЛИЯНИЕ ПРИЁМОВ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ НА ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ *TRIFOLIUM PANNONICUM* В ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Е. В. Боголюбова

*Сибирский федеральный научный центр агробιοтехнологий РАН,
elenabogolyubova@yandex.ru*

В результате работы выявлена способность *Trifolium pannonicum* Jacq. к саморегуляции густоты стояния побегов, что нивелировало на 3–4-й годы жизни влияние разных приёмов возделывания. Показано преимущество весеннего срока посева по сравнению с летним на 2-й год жизни в густоте стояния побегов и доле участия в их составе генеративных побегов.

Ключевые слова: побегообразование, генеративные и вегетативные побеги, приёмы возделывания, густота стояния.

INFLUENCE OF CULTIVATION METHODS ON *TRIFOLIUM PANNONICUM* SHOOT FORMATION IN THE FOREST-STEPPE OF WESTERN SIBERIA

E. V. Bogolyubova

Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio-Technologies of the RAS

As a result of the work, the ability of *Trifolium pannonicum* Jacq. to self-regulation of the density of standing shoots, which leveled the influence of different cultivation methods on the 3rd–4th years of life. The advantage of the spring sowing period in comparison with the summer one on the 2nd year of life in the density of shoots and the proportion of generative shoots in their composition is shown.

Keywords: shoot formation, generative and vegetative shoots, cultivation methods, standing density.

Trifolium pannonicum Jacq. привлёк внимание ботаников, занимающихся поиском перспективным для сельскохозяйственного производства растений, продуктивным долголетием, зимостойкостью, засухоустойчивостью, слабой восприимчивостью к болезням и вредителям.

Это травянистое поликарпическое растение из сем. Fabaceae относится к подроду *Lagopus*, секции *Stenostoma*. В естественных условиях произрастает в Средиземноморье, а также в странах Западной и Восточной Европы (Бобров, 1947). Долголетию вида способствует хорошо развитая корневая система универсального типа с главным корнем и многочисленными боковыми и придаточными корнями, уходящими на глубину более 2-х метров, а также симподиальная полурозеточная модель побегообразования (по: Серебрякова, 1987) – с однотипными моноциклическими озимыми или яровыми побегами.

T. rannonicum отличается высокой побегообразовательной способностью. В средневозрастном генеративном состоянии (5–7-летние особи) у раздельно стоящих растений насчитывается до 200–250 побегов. В составе дерновины имеются вегетативные и генеративные побеги, соотношение которых зависит от условий вегетационного сезона (Жмудь, 2000).

Наличие многих хозяйственно полезных признаков способствовало интродукции этого вида в различные эколого-географические условия, значительно отличающиеся от мест естественного произрастания (Ильина, 1986; Кузнецова и др., 1986; Кшникаткина, Галиуллин, 2007; Грипась и др., 2017). На основе интродукционных популяций созданы сорта *T. rannonicum*, для которых, в свою очередь, разрабатываются технологии возделывания в разных климатических условиях (Кшникаткина, Горбунов, 2016; Белинский и др., 2018; Краснопёров и др., 2018). Однако не всегда учитываются особенности роста и развития вида для полного использования его биологического потенциала.

Цель настоящего исследования состояла в изучении особенностей побегообразования *T. rannonicum* при разных приёмах возделывания в лесостепи Западной Сибири.

Исследования проводили в полевом трёхфакторном опыте, заложенном в 2015 г. в левобережной части приобской лесостепи на малопродуктивной серой лесной глинистой почве. Изучено влияние сроков посева – весеннего под покров овса (II декада мая) и летнего беспокровного (II декада июля); способов посева – рядового (15 см) и широкорядного (60 см) и двух норм высева – 1 и 2 млн всхожих семян на 1 га. Наблюдения за посевами проводили в течение 7 лет, начиная с года закладки опыта. Метеорологические условия, благоприятные по гидротермическому режиму для развития клевера, сложились в 1-й, 3-й и 4-й годы жизни. В остальные сезоны наблюдался недостаток осадков и повышенная температура воздуха в весенне-раннелетний период.

При весеннем сроке сева под покровом овса, скошенного в фазу колошения в середине июля, растения *T. rannonicum* к концу вегетации первого года жизни оставались одноосными с 6–9-ю настоящими листьями и 4–8-ю боковыми почками в зоне возобновления. Кущения не наблюдалось. У части особей наблюдался переход к стеблеванию. При летнем сроке сева к концу вегетации на главном побеге развилось 5–6 листьев, он оставался укороченным, но в пазухах простого первого и второго настоящих листьев проросли боковые почки, сформировав по 1–2 листа. На Среднем Урале при раннем сроке сева только единичные особи перешли к стеблеванию. В Среднем Поволжье и на Украине (Фецак, 1980) при весеннем посеве к концу вегетации у *T. rannonicum* отмечено кущение в числе 5–7 боковых побегов без перехода главного побега к стеблеванию.

В наших исследованиях по количеству особей *T. rannonicum* к концу первого года жизни весенние посевы уступали летним в 1,3–1,8 раза. Однако, уже на 2-й год в густоте стояния побегов (особи различить уже было невозможно) произошли кардинальные изменения. Общее количество побегов на

единице площади увеличилось в 2,5–5,8 раза. Наибольшее увеличение наблюдалось на весенних более разреженных в 1-й год посевах. В результате по этому показателю летние и весенние посевы сравнивались. Существенные различия в густоте сохранились только при разных способах посева – широко-рядные (160–200 шт./м²) в 1,5–2 раза уступали рядовым посевам (300–400 шт./м²). На фоне нивелирования различий в общей густоте стояния побегов во 2-й год при разных сроках посева и нормах высева резкие различия наблюдались в структурном составе травостоя. На весенних вариантах посева насчитывалось в 2–3 раза больше генеративных побегов, чем при летнем сроке сева. При этом генеративные побеги здесь были выше 54–55 см и 45–49 см и по массе больше – 1,68–2,05 г и 1,52–1,66 г, соответственно (табл.).

Таблица

Влияние агротехнических приёмов на густоту стояния генеративных побегов *Trifolium rannonicum*, шт./м²

Способ посева	Норма высева, млн/га	Год жизни клевера					
		2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й
Весенний срок посева под покров овса (II дек. мая)							
Рядовой (15 см)	1	119,3	371,0	291,7	288,3	341,7	352,0
	2	126,7	444,0	324,0	324,0	305,3	323,0
Широко-рядный (60 см)	1	64,0	262,0	312,0	345,0	294,3	315,0
	2	51,3	302,4	313,0	313,0	354,0	331,0
Летний беспокровный посев (II дек. июля)							
Рядовой (15 см)	1	56,0	397,0	315,0	315,0	330,0	380,0
	2	48,7	410,6	299,0	299,0	330,7	371,7
Широко-рядный (60 см)	1	16,7	315,4	306,3	339,7	350,0	377,0
	2	16,0	326,0	353,3	353,3	338,7	348,0
НСР ₀₅		32,8	38,4	30,2	29,2	29,2	34,8

На 3-й год жизни общая густота стояния побегов продолжала увеличиваться, но неравномерно. Наибольшее увеличение – в 2,6 раза наблюдалось на самых разреженных во 2-й год летних широко-рядных посевах. Таким образом, постепенно стиралось различие между широко-рядными и рядовыми посевами. В это же время значительные изменения произошли в структуре травостоя. Если на весенних посевах количество генеративных побегов по сравнению со 2-м годом увеличилось в 3–6 раз, то на летних посевах – в 7–20 раз. В молодом генеративном состоянии ярко проявилась способность клевера к достижению устойчивого сбалансированного состояния по отношению к площади питания. К 3-му году жизни сократилось различие между рядовыми и широко-рядными посевами не только по общей густоте стояния побегов, но и по доле участия в их составе генеративных побегов.

На 4-й год жизни на широко-рядных и рядовых посевах наблюдались два противоположно направленных процесса. На широко-рядных – количество генеративных побегов продолжало увеличиваться, а на рядовых – уменьшаться.

ся при относительно одинаковой общей густоте стояния побегов. Это привело к увеличению доли генеративных побегов при широкорядном способе посева по сравнению с рядовым. Это состояние сохранилось и в последующие годы вплоть до конца наблюдений (рис.). На рисунке цифрами отмечено доленое участие вегетативных побегов в составе травостоя. При рядовом способе посева оно на 5–10 % больше по сравнению с широкорядным посевом.

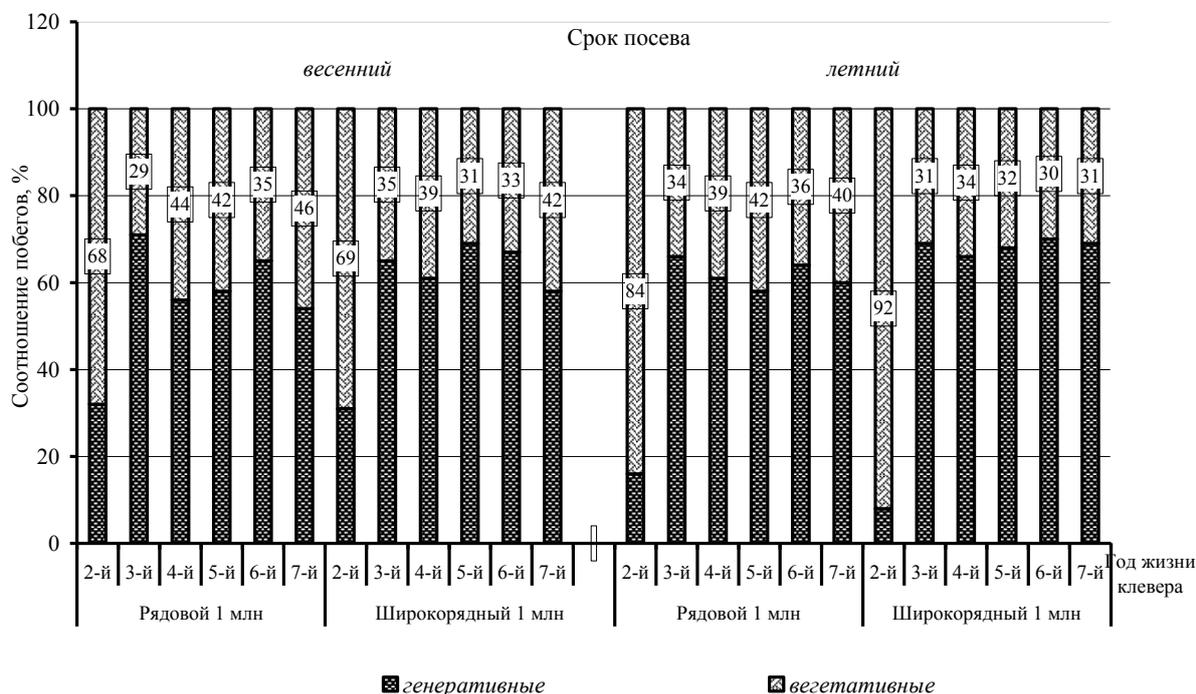


Рис. Соотношение генеративных и вегетативных побегов *Trifolium pratense* при разных приёмах возделывания

Таким образом, в условиях лесостепи Западной Сибири разные сроки посева и нормы высева *T. pratense* заметное влияние оказывают только в первые два года жизни. При этом преимущество по общей густоте стояния побегов и участию в их составе генеративных осей на 2-й год жизни отмечено при весеннем сроке сева. Способность *T. pratense* к саморегуляции густоты стояния побегов в зависимости от площади питания к 3-му году нивелирует влияние сроков и норм высева. К 4-ому году стираются различия в общей густоте стояния побегов при разных способах посева, однако, отмечается существенно меньшее участие генеративных побегов на рядовых посевах по сравнению с широкорядными.

Библиографический список

Белинский О. А., Боярский А. В., Нурлыгаянов Р. Б. Влияние способов посева на урожайность и питательность посевов клевера паннонского // Международный сельскохозяйственный журнал. 2018. № 1 (361). С. 27–30.

Бобров Е. Г. Виды клеверов СССР // Флора и систематика высших растений. М., Л.: Наука, 1947. Вып.6. С.164–131.

Грипась М. Н., Арзамасова Е. Г., Попова Е. В. Интродукция клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* Jacq.) в условиях европейского Северо-Востока России // Актуальные и новые направления в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур: сб. матер. Междунар. науч.-практ. конф. (Владикавказ, 18 февраля 2017 г.). Владикавказ: Горский государственный аграрный университет, 2017. С. 108–110.

Жмудь Е. В. Онтогенез *Trifolium pannonicum* Jacq. в условиях интродукции в лесостепи Западной Сибири // Бюл. Гл. бот. сада. 2000. Вып. 179. С. 98–103.

Ильина Е. А. Рост, развитие и продуктивность клевера паннонского (*Trifolium pannonicum* Jacq.) как показатель успешной интродукции на Среднем Урале // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1986. С. 150–170.

Краснопёров А. Г., Буянкин Н. И., Чекстер Н. Ю. Новый вид клевера (*Trifolium pannonicum* Jacq.) для кормопроизводства Калининградской области // Кормопроизводство. 2018. № 7. С. 25–30.

Кузнецова Г. В., Пленник Р. Я., Рябой Ю. С. Интродукция клевера паннонского в лесостепи Западной Сибири // Сиб. вестник с.-х. науки. 1986. № 6. С. 42–45.

Кшиникаткина А. Н., Галиуллин А. А. Интродукция и адаптация клевера паннонского к условиям лесостепи Среднего Поволжья возделывания // Нива Поволжья. 2007. № 2. С. 14–17.

Кшиникаткина А. Н., Горбунов М. В. Ресурсосберегающая технология возделывания клевера паннонского на выщелоченном черноземе Среднего Поволжья // Нива Поволжья. 2016. № 2 (39). С. 35–40.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: Межвузовский сборник научных трудов. М.: МГПИ имени В. И. Ленина, 1987. С. 3–19.

Фецак О. С. Початкові етапи морфогенезу *Trifolium pannonicum* Jacq. // Украинский ботанический журнал. 1980. Т. 37. № 3. С. 87–91.

ВЛИЯНИЕ МЕХАНИЧЕСКИХ ПОВРЕЖДЕНИЙ СЕМЯН САЛАТА НА ПРОРАСТАНИЕ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ ПРОРОСТКОВ

Н. Г. Платова

*Государственный научный центр Российской Федерации Институт
медико-биологических проблем Российской академии наук,
nataliaspl@inbox.ru*

Представлены данные по прорастанию семян салата *Lactuca sativa* L. в зависимости от размера сохранившегося семени после удаления части семени со стороны семядолей. Механические повреждения снижают количество нормально прорастающих семян и способствуют прорастанию семядолями. В дальнейшем у части таких проростков корень может прорасти либо обычным путем, либо со стороны семядолей.

Ключевые слова: механические повреждения семян, нарушение прорастания, семена салата, *Lactuca sativa*.

INFLUENCE OF MECHANICAL INJURIES OF LETTUCE SEEDS ON GERMINATION AND SEEDLING MORPHOGENY

N. G. Platova

The Russian Federation State Research Center – Institute of Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences, nataliaspl@inbox.ru

Data of germination of lettuce seeds *Lactuca sativa* L. after removing part of seed from the side of cotyledon are presented. They are in dependence on the size of remaining part of seeds. Mechanical injuries reduce quantity of normal germination and bring along cotyledon germination. Later a root in a part of such seedlings can sprout or as usual, or from a side of cotyledons.

Keywords: mechanical injuries of seeds, abnormal germination, lettuce seeds, *Lactuca sativa*.

На состояние посевного материала оказывают влияние различные факторы. От качества семян зависит дальнейшее развитие растения и возможность получения урожая. Механические повреждения снижают посевные качества семян. Так макро- и микротравмы зерновок ячменя снижают лабораторную всхожесть на 27,2 % и 6,4 % соответственно (Кокина и др., 2019). Зерна ячменя, потерявшие оболочку, имеют всхожесть меньше на 20 % (Троценко, Забудский, 2018). Отставание в росте было отмечено у проростков, полученных из поврежденных семян пшеницы (Скворцова и др., 2015). Механические повреждения могут возникать в процессе уборки семян с помощью различной техники (Скворцова и др., 2015; Троценко, Забудский, 2018; Pacheso et. al., 2015).

Семена салата используются в космических радиобиологических исследованиях (Невзгодина и др., 1990; Каминская и др., 2009; Иванова и др., 2021). Нарушения прорастания семян салата были отмечены при комбинированном действии ударной волны и β -излучения (Бриль и др., 1989). Наблюдалось изменения в формообразовании проростков в той области гипокотила, где был обнаружен трек тяжелой заряженной частицы галактического или солнечных космического излучения (Невзгодина, Максимова, 1982). Плод салата – семянка ланцетовидной формы. Форма плода определена в соответствии с монографией (Артюшенко, Федоров, 1986). Семядоли прямые, расположены вдоль центральной оси (Невзгодина, Максимова, 1982). Во время наших исследований было замечено, что семена с различными механическими повреждениями в районе семядолей в большинстве случаев не прорастали корнем, а прорастание происходило путем выпячивания семядолей и растяжения гипокотила. Затем, в ряде случаев, наблюдалось формирование корня.

Целью данной работы являлось изучение влияния повреждения семенной кожуры и семядолей на последовательность прорастания семян салата и формообразование проростков.

В эксперименте использовали семена салата посевного *Lactuca sativa* L. сорта Московский парниковый урожая 2019 года, выращенные в открытом грунте на опытно-производственной базе ФГБНУ ФНЦО. Проращивание происходило в 2022 году. Были отобраны семена без механических повреждений и разделены на группы. Сформированы три группы семян с различными повреждениями. Семена обрезали маникюрными ножницами со стороны семядолей. Длину семени до и после удаления части измеряли микрометром Absolute Digimatic QuicMike производства Японии по 30 штук на каждую группу. В первой группе был удалён вытянутый кончик семенной кожуры таким образом, чтобы не повредить ткани зародыша. Процент оставшейся части составил $93 \pm 0,7$ от длины семени (вариант М93). Во второй группе удалена верхушечная часть семядолей. Процент оставшейся части составил $87 \pm 0,7$ от длины семени (вариант М87). В третьей группе удалена большая часть семядолей, чем во второй, таким образом, чтобы не задеть стеблевую меристему, оставшийся процент от длины семени в этом случае составил 64 ± 1 (вариант М64). Контролем служили неповреждённые семена. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, при температуре 24°C . В каждой группе проращивали по 200 семян (8 вариантов по 25 штук). Наблюдение за семенами осуществлялось в течение 9 суток. Проросшими считались семена, давшие проросток с длиной корня 2–4 мм, что соответствует первому митозу в корневой меристеме (Невзгодина и др., 1990; Платова и др., 2019; Платова и др., 2021). Энергию прорастания подсчитывали, как процент проросших семян на 3 сутки и всхожесть, как процент проросших на 7 сутки. «Проросшими» семядолями считали семена с семядолями, выросшими над линией обреза более 2 мм. На седьмые сутки после замачивания линейкой измеряли длину корня, длину гипокотилия и длину проростка, представляющую собой сумму длин корня, гипокотилия и семядолей. Количество измеренных растений составило по 30 штук для контроля и варианта М93 и 13 штук для варианта М87.

Динамика обычного прорастания семян салата, когда вначале появляется корешок, представлена на рисунке 1.

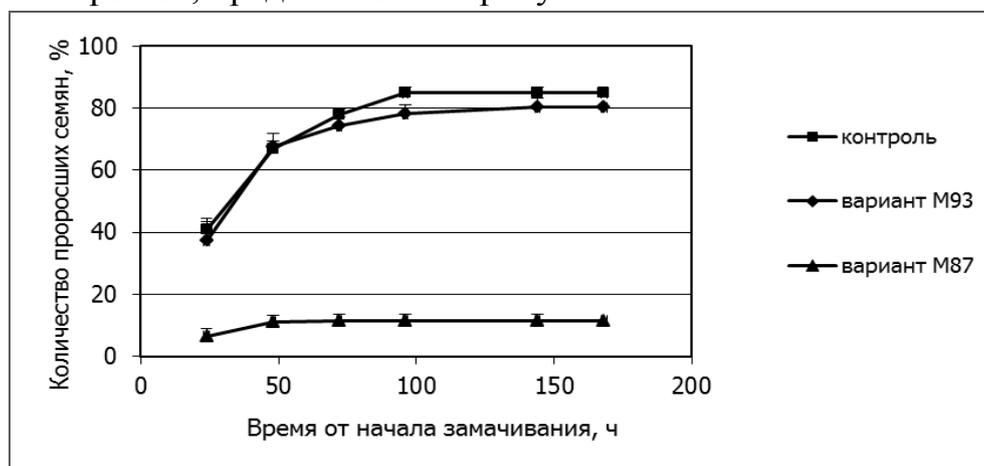


Рис. 1. Зависимость количества семян, проросших корнем, от времени после замачивания

Энергия прорастания и всхожесть контрольной группы составила 78 ± 2 и 85 ± 2 соответственно. Вариант М93 демонстрирует близкую к контролю динамику прорастания, задержка прорастания на 1 сутки составляет 9 %, энергия прорастания и всхожесть снижены на 5 %. У варианта М87 количество проросших семян снижено более чем на 80 % от контроля во все дни наблюдения. У варианта М64 ни одно семечко не проросло корнем.

На рисунке 2 представлены данные по семенам, в процессе прорастания которых, первыми появляются семядоли.

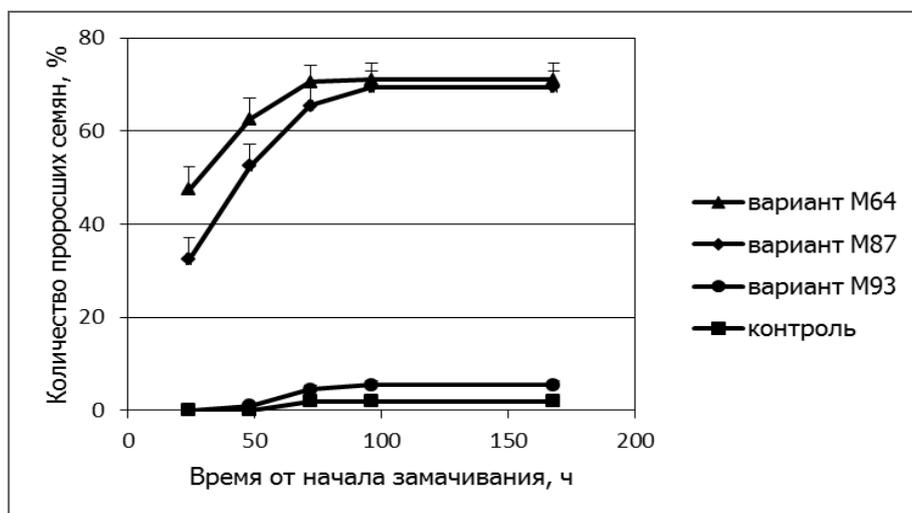


Рис. 2. Зависимость количества семян, проросших семядолями, от времени после замачивания

В контрольном варианте так проросло 2 % семян. Причина такого прорастания не вполне понятна, возможно, такие проростки появляются из семян с микрповреждениями, незаметными невооруженным глазом. В варианте М93 процент таких семян на четвертые сутки составил $5,5 \pm 1,4$. Варианты М87 и М64 демонстрируют массовое прорастание семядолями. К четвертым суткам их количество в обоих вариантах практически сравнивается. Первые такие проростки появляются в контроле на 3 сутки, в варианте М87 – на 2 сутки, а в варианте М64 на 1 сутки. Таким образом, чем более поврежденное семя, тем раньше начинается процесс прорастания семядолями. Такие проростки имели темные полосы из мертвых клеток на верхушке семядолей на месте среза.

При обычном прорастании семян вначале появляется корешок, а семенная кожура при росте гипокотилия остаётся на семядолях, затем сбрасывается. При прорастании семян с рассматриваемыми механическими повреждениями только часть семян способно прорасти корнем, в иных случаях последовательность прорастания другая. С обрезанного конца семени показываются семядольные листья, затем вытягивается гипокотиль, выносит зеленеющие семядольные листья, при этом корень не развивается и остается в пределах семенной кожуры. Затем возможны три варианта развития проростка.

1. Происходит развитие корня со стороны, противоположно обрезанной части. Формируется длинный тонкий корень внешне похожий на корень у нормально развивающихся проростков. Семенная кожура находится между корнем и гипокотилем. При дальнейшем развитии проростка семенная кожура разрывается, обычно лопается вдоль, и освобождает растение.

2. Корень развивается и выходит со стороны среза, рядом с гипокотилем. Образуется длинный тонкий корень, при дальнейшем развитии проростка семенная кожура остается сбоку от корня и гипокотыля. На данной стадии проростки этих двух типов внешне неотличимы от обычно сформировавшихся проростков, что позволяет предположить возможность дальнейшего роста и развития таких растений.

3. Корень в течение срока наблюдения в чашках Петри не развивается, остается в семенной кожуре. При этом существует вероятность развития корня вне сроков наблюдения, ограниченного возможностью проращивания в чашках Петри.

У части семян с механическими повреждениями может формироваться утолщенный укороченный гипокотиль, либо через линию среза могут показываться только семядоли или их части. Такие растения не демонстрируют возможности дальнейшего роста.

В контрольном варианте все растения, проросшие семядолями, в дальнейшем образовывали корень, в опытных – менее половины. Причем преобладающим типом образования корня был первый.

На рисунке 3 представлены данные измерения длин корня, гипокотыля и проростка, включающего в себя длину корня, гипокотыля и семядолей.

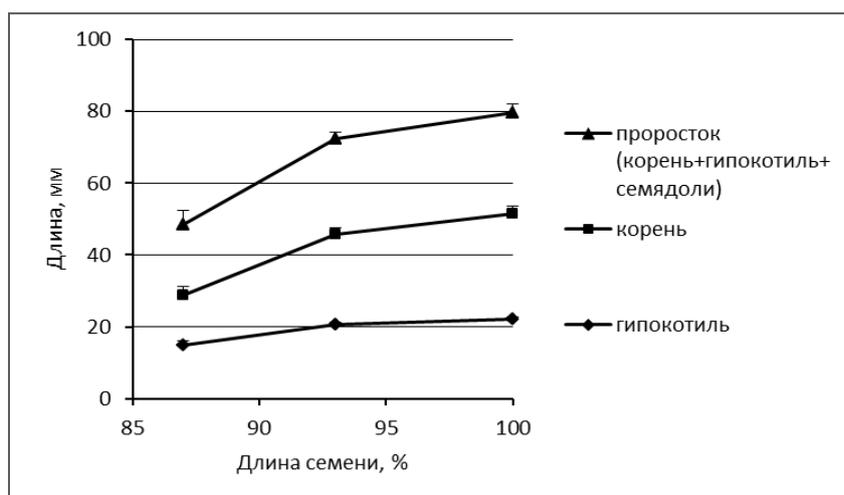


Рис. 3. Зависимость длины корня, гипокотыля и проростка от длины семени, оставшейся после удаления его части

Измеряли проростки, проросшие корнем. По горизонтальной оси отложена длина семени, оставшегося после удаления части в процентах от неповрежденного семени. Представлены варианты М87, М93 и контроль (100 %). Для варианта М64 измерения не проводились, т. к. отсутствовали проростки, изначально проросшие корнем. У проростков, полученных из

поврежденных семян, отмечено подавление корня и гипокотилия на 44 % и 34 % соответственно у варианта М87, и на 11 % и 7 % у варианта М93.

При обычном прорастании семени происходит растяжение клеток осевых органов зародыша, прорыв семенной кожуры и быстрый рост зародышевого корешка (Обручева, Антипова, 1999). Прорастание семядолями происходит, вероятно, за счет растяжения клеток гипокотилия. Что, возможно, связано с регуляторной ролью этилена и является компенсаторной реакцией, позволяющей сформировать жизнеспособный проросток. Механические повреждения семян препятствуют нормальному прорастанию и способствуют растяжению тканей зародыша в сторону повреждения.

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований ГНЦ РФ – ИМБП РАН, тема 65.2.

Библиографический список

Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.

Бриль О. Д., Борзунов В. Б., Вихров А. И., Воробьева Н. Г., Иванов Л. И., Ковалев Е. Е., Янушкевич В. А. Влияние комбинированного воздействия β -излучения и ударной волны на семена салата *Lactuca sativa* L. // Космическая биология и авиакосмическая медицина 1989. Т. 23. № 2. С. 70–74.

Иванова О. А., Платова Н. Г., Толочек Р. В., Шурашakov В. А. Дозиметрическое сопровождение биологических экспериментов на примере семян салата при экспонировании на биоспутнике «Бион-М» №1 // Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. 2021. Вып. 9. Т. 12. № 6. С. 201–205. doi:10.37614/2307-5252.2021.6.12.9.028

Каминская Е. В., Невзгодина Л. В., Платова Н. Г. Биообъекты и биологические методы оценки воздействия космической радиации // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2009. Т. 43. № 5. С. 8–12.

Кокина Л. П., Щенникова И. Н., Зайцева И. Ю. Травмирование как фактор снижения посевных качеств семян // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2019. № 5 (175). С. 19–24.

Невзгодина Л. В., Максимова Е. Н. Цитогенетические эффекты при воздействии тяжелых заряженных частиц галактического космического излучения в эксперименте на биоспутнике «Космос-1129» // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1982. Т. 16. № 4. С. 67–71.

Невзгодина Л. В., Григорьев Ю. Г., Маренный А. М. Действие тяжелых ионов на биологические объекты. М.: Энергоатомиздат, 1990. 216 с.

Обручева Н. В., Антипова О. В. Общность физиологических механизмов подготовки к прорастанию у семян с различным типом покоя // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 3. С. 426–431.

Платова Н. Г., Лебедев В. М., Спасский А. В., Труханов К. А. Хромосомные aberrации в корневой меристеме проростков салата при облучении семян ускоренными ионами углерода и прорастании в гипомагнитных условиях // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2019. Т. 53. № 4. С. 93–100. doi:10.21687/0233-528X-2019-53-4-93-100

Платова Н. Г., Лебедев В. М., Спасский А. В., Труханов К. А. Цитогенетические эффекты в корневой меристеме проростков салата при облучении семян быстрыми нейтронами в дозе 10 Гр и их модификация гипомагнитными условиями проращивания // Биофизика. 2021. Т. 66. № 6. С. 1171–1177. doi: 10.31857/S0006302921060120

Скворцова Ю. Г., Ионова Е. В. Влияние травмирования семян озимой пшеницы на их посевные качества // Аграрный вестник Урала. 2015. № 11 (141). С. 16–19.

Троценко В. В., Забудский А. И. Лабораторная всхожесть микроповрежденных семян ячменя // Вестник КрасГАУ. 2018. № 5. С. 70–76.

Pacheco F., Nobrega L. H., Lima G., Santorum M., Boller W., Formighieri L. Physiological quality of soybean seeds under mechanical injuries caused by combines // Revista Caatinga. 2015. Vol. 28. No. 4. Pp. 190–201. doi:10.1590/1983-21252015v28n421rc

ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЛЕКАРСТВЕННОГО ПОТЕНЦИАЛА ДРЕВОГУБЦЕВ (*CELASTRUS* L.) В УСЛОВИЯХ МОСКОВСКОГО РЕГИОНА

И. А. Савинов¹, Е. В. Соломонова¹, Н. А. Трусов², Г. А. Симаков¹

¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева, savinovia@mail.ru

² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, n-trusov@mail.ru

Проанализированы современные данные о содержании различных химических веществ в органах и частях древогубцев (*Celastrus* L.) и их возможной биологической активности. Представители рода – крупные древесные лианы, вечнозеленые или листопадные, дающие большую биомассу; отдельные виды уже нашли широкое применение для вертикального озеленения, к тому же обладают ценными лекарственными свойствами. В ходе исследования на материале коллекции Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН проведена оценка продуктивности листовой массы у пяти видов и одной разновидности древогубцев по морфометрическим параметрам и весовым показателям. Установлено, что *C. rugosus*, *C. flagellaris*, *C. scandens*, *C. strigillosus* и *C. orbiculatus* var. *punctatus*, интродуцированные в условиях Московского региона, имеют высокую продуктивность листовой массы и могут быть рекомендованы для дальнейшего изучения в качестве лекарственного сырья, по весовым показателям и длине листа они превосходят *C. orbiculatus* – популярное в озеленении растение, давно известное в культуре.

Ключевые слова: *Celastrus*, древесные лианы, Московский регион, продуктивность, морфометрические характеристики, весовые показатели, листья, побеги, лекарственный потенциал, биологически активные вещества.

PRELIMINARY ASSESSMENT OF MEDICINAL POTENTIAL OF *CELASTRUS* L. IN CONDITIONS OF THE MOSCOW REGION

I. A. Savinov¹, E. V. Solomonova¹, N. A. Trusov², G. A. Simakov¹

¹Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy

²The Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS

The current data on the content of various chemicals in organs and parts of the *Celastrus* species and their possible biological activities are analyzed. Repre-

sentatives of the genus – are large woody liana, evergreen or deciduous, producing abundant biomass; some species have already found wide application for vertical gardening, besides they have valuable medicinal properties. In the study on materials of the Main Botanical Garden collections (Moscow) assessed the productivity of leaf mass in 5 species and 1 variety of *Celastrus* L. in terms of morphometric parameters and weight indicators. It was found that *C. rugosus*, *C. flagellaris*, *C. scandens*, *C. strigillosus* и *C. orbiculatus* var. *punctatus*, introduced in the Moscow region conditions, have a high productivity of leaf mass and can be recommended for further study as a medicinal raw material; in terms of weight and leaf length, they surpass *C. orbiculatus*, a plant species popular in landscaping and known in cultivation for a long time.

Keywords: *Celastrus*, woody lianes, Moscow region, productivity, morphometric characteristics, weight indicators, leaves, shoots, medicinal potential, biologically active substances.

Род *Celastrus* L. – древогубец, или краснопузырник, включает около 35 видов (Ding Hou, 1955; Mu et al., 2012), произрастающих в Азии (включая российский Дальний Восток), Австралии, Мадагаскаре и Америке. К нему относятся листопадные или вечнозеленые лазящие кустарники, чаще всего – крупные лианы (до 10–15 м), с очередным листорасположением. Отдельные виды (в частности, *C. orbiculatus* Thunb. и *C. scandens* L.) широко используются для вертикального озеленения и ценятся как весьма декоративные растения в период плодоношения, и давно были введены в культуру (Шульгина, 1958; Головач, 1973). Кроме того, древогубцы нашли применение в качестве пищевых и/или лекарственных растений, содержащих БАВ (Бандюкова, Сергеева, 1977; Растительные ресурсы России..., 2010; pfaf.org). Известно, что некоторые химические соединения из растений этого рода обладают установленной биологической активностью (противовоспалительной, антиоксидантной, антифидантной, антифунгальной, антивирусной, цитотоксической, противоопухолевой).

Лекарственные свойства древогубцев, как и целого ряда других растений, в настоящее время все еще недостаточно изучены, что и определяет актуальность новых поисковых исследований. Для понимания возможных количественных показателей различных БАВ из этих растений в первую очередь важно оценить морфометрические показатели вегетативной биомассы; а впоследствии – и генеративной (плодов и семян). На наш взгляд, лекарственное сырье из ежегодно возобновляемых на растении структур, таких как листья и плоды, имеет очевидные преимущества. Целесообразным представляется оценить количественный сырьевой потенциал листьев, значительно превышающих некрупные плоды по числу, а также суммарным массе и объему. Исследование проведено на базе коллекции живых растений Дендрария ГБС РАН (Московский регион), были проанализированы морфометрические па-

раметры и весовые показатели вегетативной биомассы у пяти видов и одной разновидности рода *Celastrus*.

Исследованные побеги имели разную длину, частично начали одревесневать. Некоторые побеги с дополнительными боковыми побегами и с незрелыми плодами.

Форма листьев на исследованных побегах всех таксонов весьма вариативна и в целом соответствует описанной ранее в литературе. Результаты измерения и взвешивания листьев представлены в таблице.

Таблица

Размерно-весовые характеристики листьев древогубцев, интродуцированных в дендрарии ГБС РАН

Название таксона / Признак	<i>C. orbiculatus</i>	<i>C. rugosus</i>	<i>C. flagellaris</i>	<i>C. scandens</i>	<i>C. strigillosus</i>	<i>C. orbiculatus</i> var. <i>punctatus</i>
Число листьев	32	32	28	42	21	41
Средняя масса листьев на побеге, г	6,08	5,72	10,64	10,92	8,82	9,84
Длина, см						
$M \pm m_M$	5,27±0,14	6,52±0,20	6,74±0,11	6,59±0,24	6,71±0,21	5,73±0,18
tm_M	0,30	0,42	0,22	0,50	0,44	0,37
V, %	12,31	13,71	7,04	15,71	13,75	13,96
P, %	2,75	3,07	1,57	3,60	3,15	3,12
Ширина, см						
$M \pm m_M$	3,52±0,11	4,09±0,09	4,19±0,08	3,76±0,16	4,89±0,21	3,34±0,09
tm_M	0,22	0,19	0,16	0,33	0,45	0,20
V, %	13,44	9,70	8,35	18,25	19,14	12,61
P, %	3,01	2,17	1,87	4,19	4,39	2,82
Масса, г						
$M \pm m_M$	0,19±0,01	0,33±0,02	0,38±0,01	0,26±0,01	0,42±0,03	0,24±0,01
tm_M	0,02	0,03	0,02	0,03	0,07	0,02
V, %	25,58	21,61	14,00	23,52	35,10	20,95
P, %	5,72	4,83	3,13	5,40	8,05	4,68

Примечание: $M \pm m_M$ – средняя арифметическая и ее ошибка; tm_M – доверительный интервал; V – коэффициент вариации; P – показатель точности опыта для стандартного доверительного уровня 95 % (точность опыта считается удовлетворительной при значениях показателя, не превышающих 5 %)

Наибольшее среднее число листьев имеют побеги *C. scandens* – 42, наименьшее – *C. strigillosus* – 21. Наибольшая средняя масса листа у *C. strigillosus*, она составляет 0,42±0,03 г. Наименьшая средняя масса листа у *C. orbiculatus* – 0,19±0,01 г. Средняя масса листьев с одного побега возрастает в следующей последовательности: *C. orbiculatus* – 6,08 г, *C. strigillosus* – 8,82 г, *C. orbiculatus* var. *punctatus* – 9,84 г, *C. rugosus* – 10,23 г, *C. flagellaris* – 10,64 г, *C. scandens* – 10,92 г. Наибольшую среднюю длину имеет лист *C. flagellaris* – 6,74±0,11 см, наименьшую – лист *C. orbiculatus* (5,27±0,14 см). Наи-

большую среднюю ширину имеет лист *C. strigillosus* – $4,89 \pm 0,21$ см, наименьшую – лист *C. orbiculatus* var. *punctatus* ($3,34 \pm 0,09$ см). Листья всех изученных таксонов весьма вариативны как по размерным показателям, так и по массе. Листья *C. strigillosus* являются наиболее крупными, при этом число их на побегах минимально. *C. orbiculatus* имеет листья наименьших размеров.

Таким образом, *C. rugosus*, *C. flagellaris*, *C. scandens*, *C. strigillosus* и *C. orbiculatus* var. *punctatus*, интродуцированные в условиях Московского региона, по продуктивности листовой массы, могут быть рекомендованы для дальнейшего изучения в качестве лекарственного сырья, при этом по весовым показателям и длине листа они превосходят *C. orbiculatus* – популярное в озеленении растение, давно известное в культуре.

Необходимо дальнейшее тщательное биохимическое тестирование сырья из листьев и побегов древогубцев, произрастающих в средней полосе России, на лечебные свойства.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства сельского хозяйства Российской Федерации 2022 г. по теме РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева № 133-1.

Библиографический список

Бандюкова В. А., Сергеева Н. В. Состояние химического изучения растений порядка Celastrales // Растит. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 560–569.

Головач А. Г. Лианы, их биология и использование. Л.: Наука, 1973. 260 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae / Отв. ред. А. Л. Буданцев / Семейство Celastraceae: сост. Л. И. Шагова, А. Л. Буданцев, Т. А. Орлова. М.–СПб.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. С. 130–136.

Шульгина В. В. Род Древогубец, или Краснопузырник – *Celastrus* L. // Соколов С. Я. (ред.). Деревья и кустарники СССР. 1958. Т. 4. С. 391–397.

Ding Hou. A revision of the genus *Celastrus* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1955. Vol. 42. No. 3. Pp. 215–302.

Mu X.-Y., Zhao L.-C., Zhang Z.-X. Phylogeny of *Celastrus* L. (Celastraceae) inferred from two nuclear and three plastid markers // J Plant Res. 2012. Vol. 125. Pp. 619–630. doi: 10.1007/s10265-012-0484-8

pfaf.org: <https://pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Celastrus+orbiculatus>

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕРАТЫ РАСТЕНИЙ ВСЛЕДСТВИЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

А. И. Сафонов

Донецкий национальный университет, a.safonov@donnu.ru

Представлены обобщенные данные об идентификации структурных аномалий растений в условиях промышленного импакта предприятий горнодобывающего, металлургического и коксохимического производства. На фоне естественной гетерогенности и пластичности растений-индикаторов в

Донбассе выделены эндемичные тератоморфы геохимических провинций техногенного происхождения.

Ключевые слова: тератоморфы растений, фитоиндикация, фитомониторинг, аномалии строения растений, Донбасс.

MORPHOLOGICAL ABNORMALITIES OF PLANTS DUE TO TECHNOGENIC POLLUTION

A. I. Safonov
Donetsk National University

The generalized data on structural abnormalities of plants in the conditions of industrial impact of mining, metallurgical and coke production enterprises are presented. Against the background of natural heterogeneity and plasticity of indicator plants in the Donbass, endemic teratomorphs of geochemical provinces of technogenic origin have been identified.

Keywords: plant teratomorphs, phytoindication, phytomonitoring, plant structure abnormalities, Donbass.

Естественная структурная гетерогенность растений является целевым объектом анализа в процедуре установления экологических шкал и амплитуд валентности видов для разной степени трансформации экосистем (Sultan, 1995; Erdos et al., 2022). В случаях формирования специфических (эндемичных) геохимических провинций частота встречаемости аномалий, как вариантов изменений в строении за пределами естественной вариации признака, является индикаторным сигналом при идентификации лимитирующего фактора среды (Callaway et al., 2003). В условиях полевых исследований всегда сложно выделить отдельный фактор угнетения растительных организмов (за исключением аварийных ситуаций), поскольку открытые техногенные ландшафты комплексно и взаимосвязано оказывают воздействие, как правило, по механизму суммационного ингибирования (Cherednichenko et al., 2022; Nowak et al., 2022). Однако, если формировать стационарную мониторинговую сеть с 100–300 учетными площадками и организовать многолетний сбор информации в каждом отдельном биотопе, то экспериментально можно установить узколокальные характеристики среды с монодоминантным загрязнением или специфическим ингредиентным импактом (Khondhodjaeva et al., 2018).

Цель работы – выделить характерные проявления фитотератогенеза на морфологическом уровне в результате техногенного загрязнения экотопов Центрального Донбасса. Работа является продолжением исследований по идентификации аномалий растений в условиях антропогенных трансформаций (Сафонов, 2019) в рамках тематики по фитоиндикации (Сафонов, 2020) и биомониторингу (Сафонов, Глухов, 2021) Северного Приазовья. Ранее были

выделены диапазоны варьирования признаков индикационной значимости в рамках экологических шкал структурно пластичных растений (Safonov, 2022) и смещен фокус экспериментального внимания на ткани с тотипотентными характеристиками в фитодиагностике техногенных систем (Сафонов, 2021).

Ингредиентный анализ в биопробах и образцах почвогрунтов был проведен в лаборатории аналитической химии Донецкого национального университета (г. Донецк), в отделе мониторинга Государственного комитета по экологической политике и природным ресурсам (г. Донецк) и лаборатории Объединенного института ядерных исследований (г. Дубна). В системе приоритетных загрязнителей выделены активные формы тяжелых металлов, редкоземельных элементов и единично других элементов, проявляющих токсическое воздействие на растительные организмы. Все идентифицируемые тератные проявления (экспозиция мониторинговой работы с 1996 по 2022 гг.) расценены в качестве примеров фенотипической пластичности растений в конкретных геолокалитетах с установленными высокими концентрациями токсичных элементов техногенного происхождения, т. е. доказана ненаследуемая эндемичность установленных структурных трансформаций растений.

В результате геохимического скрининга были выделены 22 техногенные провинции следующих групп (или монотипичных) загрязнений:

– Cu-Sb-La (48°01'10,2"N; 37°47'26,3"E) – петалоидное превращение листьев *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., дистопия листорасположения и изменение характера ветвления *Polygonum aviculare* L.;

– Rb (48°01'22,1"N; 37°48'03,1"E) – укорочение оси при скученности соцветий *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub; гипогенезия и фасциация побегов *Diploaxis muralis* (L.) DC., дистопия листорасположения *Galinsoga parviflora* Cav., фасциации осей спорофита *Campylopus pulvinatus* (Hedw.) Brid.;

– Tb-U (48°01'22,9"N; 37°48'50,3"E) – специализация трихом ретортообразного типа и полимеризация листьев *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., нетипичная пролификация спорофита *Bryum caespiticium* Hedw.;

– Nd-Zr (48°00'34,2"N; 37°47'22,4"E) – ложное ветвление соцветий (расщепление) *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth; гипергенезия листьев *Plantago lanceolata* L.;

– Pb (48°00'35,7"N; 37°48'00,1"E) – фасциации осей соцветий и матричная гетерокарпия *Senecio vulgaris* L., пролификация цветков и соцветий *Plantago major* L.;

– Zn-U (48°00'35,5"N; 37°48'56,2"E) – складчатость и деформация листовой пластинки *Berteroa incana* (L.) DC.;

– Ni-Ta (48°00'10,3"N; 37°47'34,0"E) – гипогенезия побега *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, скручивание и изгиб стебля, тератологическая схизокотилия *Reseda lutea* L., гипогенезия листа *Didymodon purpureus* (Hedw.) Hook. & Taylor;

– Co-Sb-La (47°59'49,2"N; 37°47'52,4"E) – тератные пыльцевые зерна и фасциации осей соцветия *Dactylis glomerata* L., фасциация побегов *Centaurea diffusa* Lam.;

- Hg-Eu (47°59'47,1"N; 37°48'32,0"E) – дистопия и деформация побега *Atriplex patula* L.;
- Al-Yb-Th-Ce (47°59'32,8"N; 37°47'46,6"E) – пролификация цветков, специализация трихом нитчатого типа *Cichorium intybus* L.;
- Ni-Sm (48°01'55,3"N; 37°53'45,7"E) – полимеризация побега *Amaranthus retroflexus* L.;
- Cs-Ce-Zr-Zn (47°59'56,1"N; 37°58'25,5"E) – матрикальная гетерокарпия *Stellaria subulata* Boeber ex Schlecht., петалоидное превращение листьев *S. polymorphum*;
- Ti-Sb (48°04'27,9"N; 37°58'27,6"E) – тератологическая синкотилия *Atriplex mircantha* C. A. Mey., складчатость листовой пластинки *Fumaria schleicheri* Soy.-Willem, пролификация цветков *Convolvulus arvensis* L.;
- Fe-Cs (48°02'28,5"N; 38°06'53,0"E) – гипергенезия листьев и гипогенезия побега *Glaucium corniculatum* (L.) Rudolph;
- Co-Eu (48°03'00,7"N; 38°09'56,1"E) – тератологическая схизокотилия *C. intybus*; матрикальная гетероспермия *Gypsophila paniculata* L., изменение характерной формы листовой пластинки *Cirsium arvense* (L.) Scop.;
- Cu-Sr-W (48°01'24,0"N; 38°10'15,8"E) – хориза органов цветка и нарушение характера ветвления побега *Tanacetum vulgare* L., фасциации осей гаметофита *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Bruch et al.;
- Hg-Sb-Cd (48°04'05,9"N; 38°15'09,1"E) – пролификация цветков и соцветий *P. major*, пролификация соцветий *Moehringia trinervia* (L.) Clairv.;
- Dy-Yb-Cd (48°01'36,2"N; 38°15'39,7"E) – дистопия элементов гаметофита в общей архитектонике прироста *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid, хориза различных частей цветка *Chenopodium album* L., фасциации осей соцветия *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.;
- Ni (48°00'49,5"N; 38°16'15,8"E) – тератологическая синкотилия *Dianthus campestris* M. Vieb, ложное ветвление соцветий, габитуальные тераты *C. intybus*;
- Fe-Hf (48°02'56,6"N; 38°28'28,8"E) – олигомеризация листовой пластинки *Sagina procumbens* L.; пролификация цветка *Nigella arvensis* L.;
- Cu-Yb (48°01'17,0"N; 38°38'29,2"E) – фасциации листовых пластинок *Portulaca oleracea* L., дистопия гаметофита *Chamberlainia salebrosa* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) H. Rob.;
- Hg-Sc-Zr (48°02'18,9"N; 38°46'02,3"E) – дистопия листорасположения *Alsine media* L., гипогенезия побега *Chelidonium majus* L.

Причин проявления нетипичной гетерогенности может быть множество (Макрушин, 1989), однако частные примеры индикации подтверждают наличие информационных корреляций нескольких признаков структурно-функционального характера (Cherednichenko et al., 2022) или в соответствии с макроклиматическими ирендами (Прокопьева и др., 2021), например, при констатации общей тенденции проявления ксероморфных признаков.

В полевых исследованиях по установлению структурно-функциональной гетерогенности растений техногенные экотопы ранжирова-

ны в порядке убывания токсичности импакта: от металлургических и коксохимических предприятий, через объекты горнодобывающего и перерабатывающего комплексов, а также рудеральные полигоны к урбанизированным ландшафтам и селитебным территориям в Донбассе.

Дифференцировать характер моноэлементного загрязнения в участках специфической геохимической активности по результатам полевых исследований и камеральных морфоструктурных квантификаций представляется возможным в эмпирическом обобщении нескольких путей тератогенеза изученных видов растений:

- варианты нарушения побегообразования, фасциации и характер опущения листовой пластинки и поверхностей органов, по-видимому, больше связаны с запыленностью воздуха;

- примеры гипергенезии и гипогенезии являются результатом хронического взаимодействия растений со специфически агрессивным субстратом посредством долгосрочных физиологических преобразований;

- нарушения в строении элементов диссеминации фрагментарно могут быть результатом острых воздействий подвижных токсичных элементов из почвенного раствора или с выпадением осадков;

- диагностируемые соматические новообразования и аномалии в строении растений, безусловно, связаны с процессами нарушения роста и развития посредством реализации разных сценариев проявления уязвимости или реакционной способности меристем при дальнейшей специализации тотипотентных клеток в специфические гистологические структуры, что в итоге отражается на морфологическом уровне в строении растений.

Указанные тератные проявления рассматриваем как структурно-функциональный отклик растительного организма на действие фактора специфического стресса и как форму проявления адаптивной модификации в динамически нестабильных природных и квазиприродных системах.

Таким образом, в условиях трансформированной и геофизически контрастной среды промышленного региона локально образуются уникальные химические провинции, первичная идентификация которых может быть осуществлена по структурно-ботаническим маркерам. В таком случае растения выполняют диагностическую функцию и рекомендованы к использованию в программах по экологическому мониторингу, что также может быть важно в случае необходимости проведения независимой экологической экспертизы территорий при оценке экотопов в результате их трансформации, например, при оценке ущерба последствий ведения военных действий и социально-политических конфликтов в регионе.

Работа выполнена в рамках инициативной научной темы с государственной регистрацией «Ботаника антропогенеза: индикация и оптимизация» № 0122D000085.

Библиографический список

Макрушин Н. М. Основы гетеросперматологии. М.: Агропромиздат, 1989. 287 с.

Прокопьева К. О., Конюшкова М. В., Новикова Н. М., Соболев И. В. Цифровая фитоиндикация засоления почв в сухой степи (Республика Калмыкия) // Аридные экосистемы. 2021. Т. 27. № 2 (87). С. 68–81.

Сафонов А. И. Тератогенез растений-индикаторов промышленного Донбасса // Разнообразие растительного мира. 2019. № 1 (1). С. 4–16. doi: 10.22281/2686-9713-2019-1-4-16

Сафонов А. И. Ботанико-экологические маркеры квантификации природных сред в Донбассе // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2020. № 3–4. С. 40–47.

Сафонов А. И. Функциональная значимость меристем растений-индикаторов в биодиагностике природных сред // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: материалы XIX Всерос. науч. конф. Киров: Вятский государственный университет, 2021. С. 10–13.

Сафонов А. И., Глухов А. З. Фитомониторинг в техногенно трансформированной среде: методология и практика // Экосистемы. 2021. № 28. С. 16–28.

Callaway R. M., Pennings S. C., Richards C. L. Phenotypic plasticity and interactions among plants // Ecology. 2003. Vol. 84. No. 5. Pp. 1115–1128.

Cherednichenko O., Pilyugina A., Nuraliev S. Chapter 10 – Cytogenetical bioindication of pesticidal contamination // Pesticides in the Natural Environment Sources, Health Risks, and Remediation. 2022. Pp. 227–260. doi: 10.1016/B978-0-323-90489-6.00010-0

Erdoş L., Bede-Fazekas A., Batori Z., Berg C., Kroel-Dulay G., Magnes M., Sengl P. Species-based indicators to assess habitat degradation: Comparing the conceptual, methodological, and ecological relationships between hemeroby and naturalness values // Ecological Indicators. 2022. Vol. 136. doi: 10.1016/j.ecolind.2022.108707

Khondhodjaeva N. B., Ismillaeva K. B., Ruzimbayeva N. T. Bioindication and its importance in the conducting of ecological monitoring // Europ. Sci. 2018. No. 4 (36). Pp. 68–70.

Nowak J., Faure N., Glorieux C., Vileb D., Pauwels M., Frérot H. Sublethal effects of metal toxicity and the measure of plant fitness in ecotoxicological experiments // Environmental Pollution. 2022. Vol. 304. doi: 10.1016/j.envpol.2022.119138

Safonov A. Ecological scales of indicator plants in an industrial region // BIO Web Conf. 2022. Vol. 43. 03002. doi: 10.1051/bioconf/20224303002

Sultan S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation // Acta Botanica Neerlandica. 1995. Vol. 44. No. 4. Pp. 363–383.

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТЕНИЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ГЕРБАРИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И. Г. СЕРЕБРЯКОВА

С. В. Козырева, Г. О. Османова
Марийский государственный университет,
svk4475@mail.ru, gyosmanova@yandex.ru

В работе проведен анализ имеющихся в Онтогенетическом гербарии растений по жизненным формам, с использованием эколого-морфологической классификации И. Г. Серебрякова.

Ключевые слова: биоразнообразие, жизненная форма, онтогенез, онтогенетическое состояние, онтогенетический гербарий, популяционно-онтогенетический музей.

CLASSIFICATION OF PLANTS ONTOGENETIC HERBARIUM USING THE SYSTEM OF LIFE FORMS OF I.G. SEREBRYAKOV

S. V. Kozyreva, G. O. Osmanova
Mari state university

The paper analyzes the plants available in the Ontogenetic Herbarium by life forms, using the ecological and morphological classification of I. G. and T. I. Serebryakov.

Keywords: biodiversity, life form, ontogenesis, ontogenetic state, ontogenetic herbarium, population-ontogenetic museum.

В настоящее время огромное внимание уделяется определению, изучению и сохранению биоразнообразия, а информация о морфологическом и популяционном биоразнообразии расширяет познание и способствует дальнейшему развитию биологии и экологии. Широкий спектр объектов исследования стал возможен благодаря достижениям И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1962, 1964; Серебрякова 1972, 1980), разработавшего эколого-морфологическую классификацию жизненных форм растений.

Разнообразие жизненных форм растений описывается не только в разных систематических группах, но и в онтогенезе особей одного вида, для этого и существует Онтогенетический гербарий. Он дает возможность исследователям определять онтогенетические состояния растений, которые встретились в новых районах, сравнить сделанные фотографии с музейными экспонатами, определить их жизненную форму, эколого-ценотическую группу, экологическую позицию вида и т. д. Если онтогенез изучаемых видов еще не описан, то необходимо сопоставить собранные гербарные образцы или фотографии с имеющимся гербарием. В любом случае, Онтогенетический гербарий поможет исследователю сравнить этапы онтогенеза и обратить внимание на детали, не выявленные на фотографиях и рисунках – опушение, форму края листа, степень расчленения листовой пластинки, число листочков сложного листа и другие морфологические признаки. Описания этапов онтогенеза часто не включают мелкие морфологические признаки, которые могут быть значимы и которые можно видеть на гербарных образцах. Все это необходимо знать при изучении и сохранении внутривидового биоразнообразия в природе, а также для оценки состояния популяций растений.

Онтогенетический гербарий является частью Популяционно-онтогенетического музея, который более 25 лет функционирует в Марийском государственном университете на кафедре экологии и входит в Евразийскую ассоциацию университетских музеев (Смуров и др., 2012; Музеи евразийских университетов..., 2013; Музеи университетов Евразийской ассоциации ...,

2016). Коллекция Онтогенетического гербария официально зарегистрирована в Международном каталоге «Гербарии мира» Нью-Йоркского ботанического сада под акронимом – MARI (<http://sweetgum.nybg.org/ih/herbarium.php?irn=176924>) и в информационной системе «Гербарии России», которая является частью крупной информационной системы по биологическим ресурсам Российской Федерации.

Огромная заслуга в создании, развитии и сохранении Онтогенетического гербария и Популяционно-онтогенетического музея в целом принадлежит Заслуженному деятелю науки Российской Федерации, доктору биологических наук, профессору Л. А. Жуковой.

Онтогенетический гербарий насчитывает более 6500 смонтированных гербарных листов 623 видов растений из 376 родов и 87 семейств. По продолжительности жизни среди растений Онтогенетического гербария преобладают многолетние растения – 471 (75,6 %), однолетников – 112 (18,0 %), одно-двулетников – 12 (1,9 %), двулетников – 22 (3,5 %) и малолетников – 6 (1,0 %).

Нами проанализирован биоморфологический состав всех видов растений Онтогенетического гербария по системе жизненных форм растений И. Г. Серебрякова. При определении биоморф учитывали типы побеговых и корневых систем, характер размещения корней в почве, особенности вегетативного возобновления и размножения. При анализе состава жизненных форм выяснилось, что среди исследуемых 623 видов, в Онтогенетическом гербарии преобладают травянистые растения – 559 видов (89,7 %), древесные растения составили 64 вида (10,3 %), из которых 17 видов (2,7 %) – это деревья, 18 видов (2,9 %) – кустарники, 4 вида (0,6 %) – кустарники и небольшие деревья, 16 видов (2,6 %) – кустарнички, 3 вида (0,5 %) – полукустарники и 6 видов (1,0 %) – полукустарнички (табл.).

Таблица

Соотношение жизненных форм растений в Онтогенетическом гербарии по классификации И. Г. Серебрякова

Жизненная форма	Число видов	Процент
Древесные растения:	64	10,3
Деревья	17	2,7
Кустарники	18	2,9
Кустарники и небольшие деревья	4	0,6
Кустарнички	16	2,6
Полукустарники	3	0,5
Полукустарнички	6	1,0
Травянистые растения:	559	89,7
Стержнекорневые	212	34,0
Короткокорневищные	129	20,7
Длиннокорневищные	90	14,4
Рыхлодерновинные	21	3,5
Кистекокорневые	15	2,5
Наземноползучие	12	1,9
Клубнеобразующие	10	1,6

Таблица, окончание

Жизненная формы	Число видов	Процент
Плотнoderновинные	9	1,4
Наземностолонообразующие	8	1,2
Короткокорневищные-кистекокорневые	8	1,2
Стержнекорневые с коротким корневищем	7	1,1
Коротко-длиннокорневищные	6	1,0
Корнеотпрысковые	5	0,8
Луковычные	4	0,6
Подземностолоно-клубнеобразующие	4	0,6
Стержнекорневые полупаразиты	4	0,6
Корневищно-клубнеобразующие	3	0,5
Рыхлодерновинно-короткокорневищные	3	0,5
Подземностолонообразующие	2	0,3
Стержнекорневые факультативно корнеотпрысковые	2	0,3
Корневищно-клубнеобразующие	1	0,2
Короткокорневищно-наземноползучих	1	0,2
Кистекокорневых-корнеотпрысковых	1	0,2
Рыхлодерновинно-длиннокорневищных	1	0,2
Рыхлодерновинно-корнеотпрысковых	1	0,2
Всего	623	100

Среди травянистых растений (табл.) наиболее многочисленными были – стержнекорневые (212 видов – 34,0 %), короткокорневищные (129 видов – 20,7 %), длиннокорневищные растения (90 видов – 14,4 %); наименьшая доля приходилась на рыхлодерновинные (21 вид – 3,5 %), кистекокорневые (15 видов – 2,5 %), наземноползучие (12 видов – 1,9 %), клубнеобразующие (10 видов – 1,6 %), плотнoderновинные (9 видов – 1,4 %) и другие биоморфы растений.

Таким образом, использование эколого-морфологической классификации жизненных форм растений показало, что изученные виды представлены 31 жизненной формой (табл.). Данные о составе жизненных форм необходимы для изучения морфологического биоразнообразия, выяснения модусов морфологической трансформации жизненных форм в ходе эволюции, а также их можно использовать в исследованиях прикладного характера с целью оценки состояния видов растений в конкретных условиях среды и разработке мер по их сохранению.

Библиографический список

Музеи евразийских университетов в поддержании и развитии общего образовательного пространства: материалы Междунар. науч.-метод. конф. / Под ред. Э. И. Черняка. Томск, 2013. 400 с.

Музеи университетов Евразийской ассоциации и их роль в сохранении культурного наследия: материалы II Междунар. науч.-метод. конф. / Отв. ред. Н. М. Дмитриенко. Томск, 2016. С. 104–107.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высш. школа, 1962. 377 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М., Л.: Наука, 1964. С. 146–208.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84–169.

Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75–86.

Смуров А. В., Снаткин В. В., Ливанцова С. Ю. Музеи университетов Евразийской ассоциации: Аннотированный справочник // Под ред. В. А. Садовниченко, В. Н. Семина. М., 2012. 433 с.

<http://sweetgum.nybg.org/ih/herbarium.php?irn=176924>

Научное издание

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ: ТРАДИЦИИ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Материалы международной научной конференции
(г. Киров, 19–21 октября 2022 г.)

Редакционная коллегия:

С. В. Шабалкина, О. Н. Пересторонина,
Н. П. Савиных, Ю. А. Овчинникова

Компьютерная вёрстка: С. В. Шабалкина

Дизайн обложки: Ю. Д. Иванова

Подписано в печать 17.10.2022 г.

Выход в свет 20.10.2022 г.

Формат 60 x 84/16. Гарнитура Times.

Печать цифровая. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 29,21. Тираж 66 экз.

Заказ № 369

Отпечатано с готового оригинал-макета
в центре полиграфических услуг Вятского государственного университета
610000, г. Киров, ул. Московская, 36