

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

2

февраль



НАУКА
— 1727 —



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 109

№ 2

MOSCOW 2024

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year
Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

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

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

Moscow 2024

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

СОДЕРЖАНИЕ

Том 109, Номер 2, 2024

СООБЩЕНИЯ

К флоре мхов Тункинского национального парка (Саяно-Джидинское нагорье, Республика Бурятия) <i>Д. Я. Тубанова, О. М. Афолина, О. Д. Дугарова</i>	111
Восстановление древостоя на месте сгоревшего ельника в Центрально-Лесном заповеднике <i>М. Ю. Пукинская</i>	132
Динамика ценопопуляций <i>Scutellaria tuvensis</i> (Lamiaceae) <i>А. А. Гусева, В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков, Е. Б. Таловская</i>	155
Динамика спонтанной флоры Ботанического сада Петра Великого <i>О. Г. Баранова, Г. Ю. Конечная</i>	167
Андродиэзия у <i>Ranunculus ficaria</i> ssp. <i>ficaria</i> (Ranunculaceae) <i>В. Н. Годин</i>	176
Сравнительная характеристика липидома <i>Cycas revoluta</i> и <i>Cycas rumphii</i> (Cycadaceae) <i>Е. Р. Котлова, С. В. Сенник, И. В. Козлова, Е. Б. Серебряков</i>	188

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Дополнения к флоре Северо-Запада европейской части России <i>Н. Т. Саидов, А. В. Леострин</i>	201
Новый чужеродный вид <i>Scirpus cyperinus</i> (Cyperaceae) для флоры Смоленской области <i>Г. М. Игнатьичев, Ю. А. Семенищенков</i>	207
<i>Psephellus paucilobus</i> (Asteraceae) — новый вид для флоры Азербайджана <i>С. Дж. Ибадуллаева, Э. Ф. Юсифов, В. Н. Каримов</i>	214

ХРОНИКА

Всероссийская научная конференция с международным участием “Растительность Байкальского региона и сопредельных территорий” (Улан-Удэ, 26–27 октября 2023 г.) <i>Б.-Ц. Б. Намзалов, С. А. Холбоева, Ч. Дугаржав, И. Н. Сафронова, Т. Г. Басхаева</i>	218
--	-----

CONTENTS

Vol. 109, Number 2, 2024

COMMUNICATIONS

To the moss flora of the Tunka National Park (Sayan-Dzhida Upland, Republic of Buryatia) <i>D. Ya. Tubanova, O. M. Afonina, O. D. Dugarova</i>	111
Restoration of stand on the site of burnt spruce forest in the Central Forest Reserve <i>M. Yu. Pukinskaya</i>	132
Dynamics of <i>Scutellaria tuvensis</i> (Lamiaceae) coenopopulations <i>A. A. Guseva, V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov, E. B. Talovskaya</i>	155
Dynamics of spontaneous flora of the Peter the Great Botanical Garden <i>O. G. Baranova, G. Yu. Konechnaya</i>	167
Androdioecy in <i>Ranunculus ficaria</i> ssp. <i>ficaria</i> (Ranunculaceae) <i>V. N. Godin</i>	176
Comparative characteristics of the lipidome of <i>Cycas revoluta</i> and <i>C. rumphii</i> (Cycadaceae) <i>E. R. Kotlova, S. V. Senik, I. V. Kozlova, E. B. Serebryakov</i>	188

FLORISTIC RECORDS

Additions to the flora of Northwestern European Russia <i>N. T. Saidov, A. V. Leostrin</i>	201
A new alien species <i>Scirpus cyperinus</i> (Cyperaceae) to the flora of the Smolensk Region <i>G. M. Ignatichiev, Yu. A. Semenishchenkov</i>	207
<i>Psephellus paucilobus</i> (Asteraceae), a new species to the flora of Azerbaijan <i>S. J. Ibadullaeva, E. F. Yusifov, V. N. Karimov</i>	214

CHRONICLE

All-Russian Scientific Conference with international participation “Vegetation of the Baikal region and adjacent territories” (Ulan-Ude, October 26–27, 2023) <i>B.-Ts. B. Namzalov, S. A. Holboeva, Ch. Dugarzhav, I. N. Safronova, T. G. Baskhaeva</i>	218
---	-----

СООБЩЕНИЯ

К ФЛОРЕ МХОВ ТУНКИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА (САЯНО-ДЖИДИНСКОЕ НАГОРЬЕ, РЕСПУБЛИКА БУРЯТИЯ)

© 2024 г. Д. Я. Тубанова^{1,*}, О. М. Афонина^{2,**}, О. Д. Дугарова^{1,***}

¹Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

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

*e-mail: tdolgor@mail.ru

**e-mail: stereodon@yandex.ru

***e-mail: otumurova@list.ru

Поступила в редакцию 01.12.2023 г.

Получена после доработки 18.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

Впервые исследована флора мхов северного макросклона Саяно-Джидинского нагорья, относящегося к территории Тункинского национального парка (Республика Бурятия). По результатам исследований представлен аннотированный список мхов, включающий 239 видов и 1 разновидность. Впервые для территории Бурятии приводятся 5 видов: *Blindia delphus diversifolius*, *Fissidens exilis*, *Leptopterigynandrum decolor*, *Schistidium frigidum*, *Ulota hutchinsiae*. Для пяти видов, включенных в Красную книгу Республики Бурятия, — *Didymodon perobtus*, *Lescuraea incurvata*, *Plagiomnium acutum*, *Rhizomnium andrewsianum*, *Struckia enervis*, приводятся новые местонахождения. 73 вида являются новыми для Тункинского национального парка. Обсуждаются особенности выявленной флоры.

Ключевые слова: мхи, редкие виды, Саяно-Джидинское нагорье, Тункинский национальный парк, Бурятия

DOI: 10.31857/S0006813624020014, EDN: RLMIZX

Первые сведения о мхах Тункинского национального парка содержатся в работе В.Ф. Бротерус и Л.И. Савич (Brotherus, Savicz, 1932). Они основаны на обработке коллекции, собранной известным лишенологом А.А. Еленкиным в 1902 г. во время экспедиции в Восточном Саяне. Для территории национального парка в этой работе приводится 59 видов и 1 разновидность мхов. В дальнейшем сборы мхов на территории парка проводились сибирскими ботаниками (В.И. Смирнов, Г.И. Галазий, Л.И. Малышев), но эти сборы имели в основном случайный характер. Специальные бриофлористические исследования в Тункинском районе (он полностью относится к территории парка) были начаты Л.В. Бардуновым. Он проводил сборы мхов главным образом на Тункинском хребте в 1953, 1957, 1959, 1960 и 1962 гг., и результаты его исследований были включены в

монографию “Листостебельные мхи Восточного Саяна” (Bardunov, 1965). Позднее исследования на территории национального парка продолжили С.Г. Казановский, Д.Я. Тубанова, О.Д. Дугарова, О.М. Афонина, О.Ю. Писаренко, В.Э. Федосов, в результате был опубликован целый ряд работ, содержащих дополнительные сведения о мхах этого региона (Tubanova et al., 2016, 2017a,b; Sofronova et al., 2017, 2022; Ellis et al, 2019, 2023; Kučera et al., 2020; Afonina, 2021; Dugarova et al., 2022; Kuznetsova et al., 2022; Tubanova, Dugarova, 2022; Kotkova et al., 2023). По результатам этих работ сводный список мхов Тункинского национального парка составил около 320 видов, но обширные территории парка остаются еще не изученными, в том числе его южная часть — Саяно-Джидинское нагорье, что явилось целью нашей работы.

Нами впервые проведены бриофлористические исследования в южной части Тункинского национального парка на северном макросклоне Саяно-Джидинского нагорья по долинам рек Харбяты, Золтой, высокогорьям Нам Цаган Хутэл Дабаан, верховьям рек Б. Зангисан и Шиткан-Гол в 2018 г. и в низовьях рек Большой и Малый Зангисан, Большая Тайторка, Алгачка в 2022 г. Известные исследователи Байкала В.В. Ломакин и Н.В. Ломакин так охарактеризовали Саяно-Джидинское нагорье — это “часть обширной горной страны, находящейся на юге Сибири и на сопредельной с ней монгольской территории. ... Оно состоит из ряда различно направленных хребтов и высоких гольцовых массивов с находящимися между ними понижениями” (Lamakin V.V., Lamakim V.N., 1930: 22). Ими подробно рассмотрены Уругудеевский и Дзон-Муринский хребты в северной части Саяно-Джидинского нагорья и установлено, что эти хребты с запада граничат с Пограничным хребтом и на востоке с хребтом Хамар-Дабан.

Рельеф Саяно-Джидинского нагорья не однороден, преобладают высоты от 1000 до 2000 м над ур. моря, как сглаженные, покрытые растительностью, так и альпинотипные скалистые с острыми пиками. Максимальная высота составляет 2758 м над ур. моря (Уругудеевский гольец). Реки на территории исследования имеют горный характер и относятся к водосборному бассейну р. Иркут, густота речной сети составляет 0.6–0.8 км на км². Имеются небольшие по площади высокогорные озера. Почвы в нижней северной части Саяно-Джидинского нагорья горные подзолистые и дерновоподзолистые глубоко подмерзающие, выше переходят в горные мерзлотно-таежные и горно-тундровые гольцово-дерновые. Климат района исследования резко континентальный, формируется под влиянием Монгольского центра высокого давления, а также обусловлен удаленностью территории от океанов, большой абсолютной высотой местности над уровнем моря. Холодная, суровая зима продолжается с ноября по апрель, со средними отрицательными температурами января –20.0... –22.0°C и положительными в июле (12–16°C). Продолжительность безморозного периода в среднем от 70 до 90 дней в году. Средняя годовая температура –2.0... –3.4°C, минимальная температура воздуха в январе

в отдельные годы может опускаться до –46... –52°C. Лето умеренно прохладное и довольно дождливое, осень более влажная и холодная, чем весна. Горный рельеф определяет крайнюю неравномерность осадков на территории, среднее многолетнее количество составляет 500–600 мм в год, наибольшее количество осадков выпадает в июле–августе. Высота снежного покрова в горах 500–1500 мм (Preobrazhensky et al., 1959; Zhukov, 1965; Atlas ..., 1967).

В растительном покрове исследованного региона четко выражена вертикальная поясность, выделяются следующие пояса: лесной, подгольцовый и гольцовый. Лесной пояс выражен на обоих макросклонах нагорья, здесь представлены лиственничники, кедррачи, ельники, сосняки, березняки. В нижней части предгорий, особенно вблизи населенных пунктов, распространены разнотравные смешанные леса (ель, лиственница, береза, кедр, тополь) со следами давней вырубki и здесь много остатков гнилой древесины. Моховой покров в лесах неоднородный, что в значительной степени зависит от влажности субстрата, дренажа, степени конкуренции со стороны сосудистых растений и т.д. Но чаще всего доминирующими видами в напочвенном покрове лесов являются *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidium rugosum*, довольно часто также встречаются *Rhodobryum ontariense*, *Entodon cocinnus*, *E. schleicheri* и др. Разнообразие видового состава мхов в лесах в значительной степени обогащается за счет мхов эпифитов (виды рода *Pylaisia*, *Lewinkya elegans*, *L. sordida*, *Platygyrium repens*, *Zygodon sibiricus*), эпиксиллов (*Brothera leana*, *Cynodontium asperifolium*, *Dicranum fragilifolium*, *D. flagellare*, *D. montanum*, *Symblypharis elongata* и др.), а также эпилитов, которые встречаются в лесах на камнях и скальных выходах (виды родов *Grimmia*, *Hedwigia*, *Syntrichia*). В подгольцовом поясе большие площади занимают скалистые обнажения горных пород и курумники, из мхов здесь на камнях встречаются эпилиты из родов *Grimmia*, *Hedwigia*, а также *Andreaea rupestris*, в нишах среди камней — *Racomitrium lanuginosum*, *Hypnum cupressiforme*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadicum*, *D. schljakovii*, виды семейства Polytrichaceae и др., а также обычные виды — *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis* и др. Для подгольцового пояса

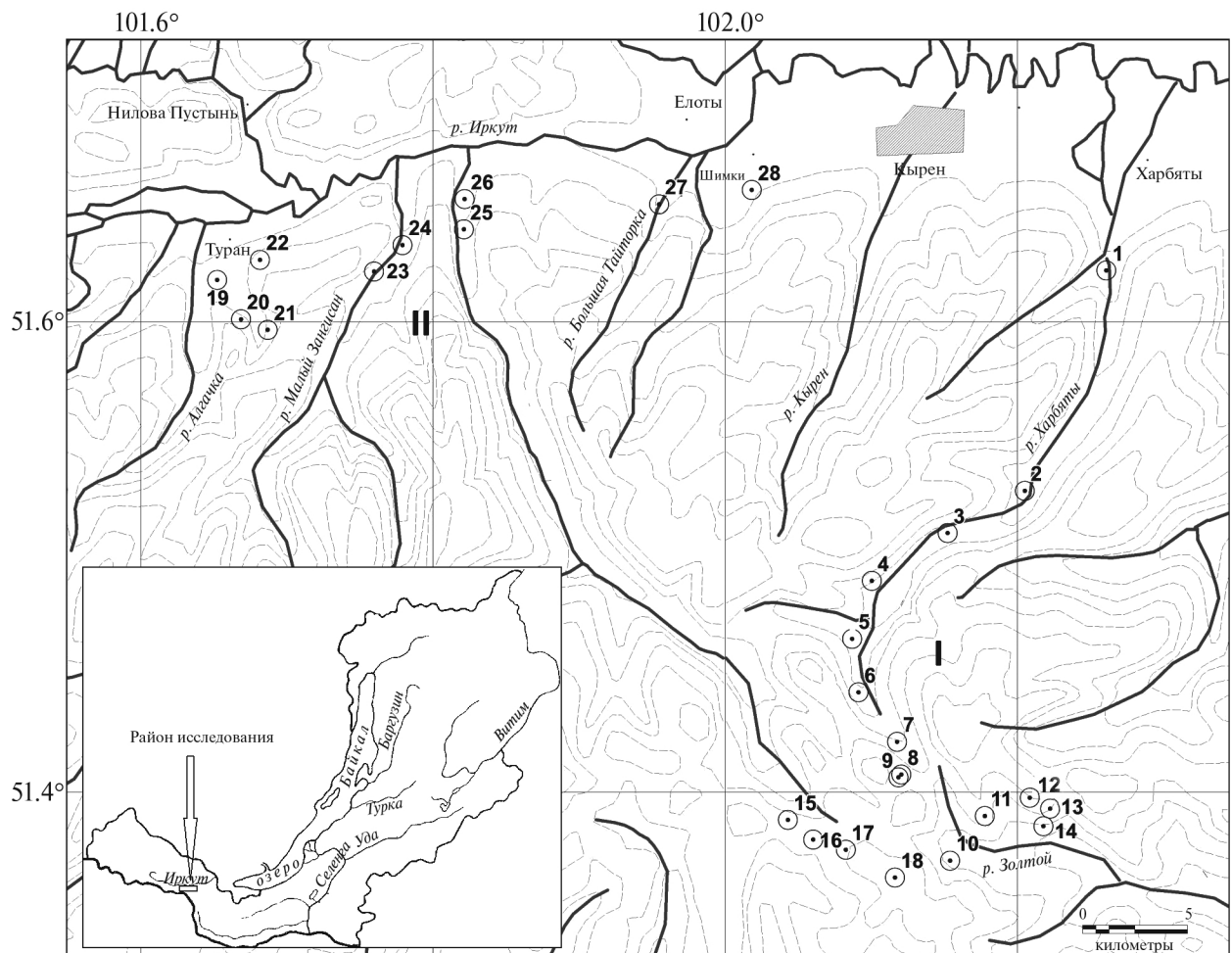


Рис. 1. Пункты сбора мхов на Саяно-Джидинском нагорье.

Примечание. I, II – условные районы, где проводились исследования.

Пункты сбора мхов:

I.: 1. ~ 4 км к Ю от с. Харбят, минеральный источник «Шармак», березняк разнотравный, 51°37.312'N, 102°15.675'E, 851 м над ур. м., T1801. 2. ~ 16 км к ЮЮЗ от с. Харбят, местность «Станция», лиственничник шиповниково-овсянищевый, старица, 51°31.671'–51°31.692'N, 102°12.304'–102°12.327'E, 1078–1089 м над ур. м., T1802, T1830. 3. ~ 19–20 км к ЮЮЗ от с. Харбят, скалистые обнажения на правом берегу реки, кедрово-березовый лес, елово-тополевый лес, смешанный лес бруснично-майниково-зеленомошный, мхи на камнях, 51°30.589'–51°30.613'N, 102°08.848'–102°09.152'E, 1211–1330 м над ур. м., T1803, T1828, T1829. 4. ~ 21 км к Ю от с. Кырен, левобережье р. Харбят, местность Бильчир, лиственничник бруснично-осоково-зеленомошный, 51°29.392'N, 102°06.039'E, 1330 м над ур. м., T1804. 5. ~ 23 км к Ю от с. Кырен, крутой склон по правому борту р. Харбят, скалы в березово-лиственничном зеленомошном лесу, 51°27.919'N, 102°05.242'E, 1445 м над ур. м., T1805. 6. ~ 25 км к Ю от с. Кырен, русло р. Харбят, мхи на камнях, 51°26.548'N, 102°05.492'E, 1594 м над ур. м., T1806. 7. ~ 28 км к Ю от с. Кырен, правый борт р. Харбят, склон ЮЗ эксп. ~ 15°, курумник, 51°25.288'N, 102°07.075'E, 1858 м над ур. м., T1807. 8. ~ 29 км к Ю от с. Кырен, верховья р. Харбят, кустарничково-ивовая тундра, 51°24.451'N, 102°07.255'E, 2130 м над ур. м., T1808. 9. ~ 31–31.5 км к Ю от с. Кырен, верховья р. Харбят, седловина водораздела р. Золтой и р. Харбят, скалистые обнажения горных пород, 51.399639'–51°24.380'N, 102.121361'–102°07.133'E, 2200–2280 м над ур. м., T1826, T1827. 10. Правобережье р. Золтой, окр. балагана Золтой, руч. Гага Жалга, различные местообитания: заболоченный ерник, устье руч. Гага Жалга, заросший обрывистый берег с выходами скальных пород, каменная россыпь среди баданово-лишайникового сообщества, кустарничково-лишайниковая тундра, курумник, 51°22.256'–51°22.704'N, 102°09.262'–102°09.984'E, 1972–2121 м над ур. м., T1809, T1810, T1811, T1812, T1813, T1819. 11. ~ 2–2.7 км к ССВ от балагана Золтой, на седловине водораздела р. Мангиртай Жалга и р. Первый Горхон, дриадово-лишайниково-моховая тундра с ивой и выходами коренных пород, 51°23.398'–51°23.840'N, 102°10.680'–102°10.627'E, 2268 м над ур. м., T1814, T1815. 12. Левобережье р. Золтой, ~ 4 км к СВ от балагана Золтой, высокогорное бессточное озеро, лишайниковая тундра, 51°23.858'N, 102°12.536'E, 2351 м над ур. м.,

T1817, T1817-2. 13. Левобережье р. Золтой, ~ 4.5 км к СВВ от балагана Золтой, кедрово-березово-рододендрово-лишайниковый на склоне ЮВ эксп., 51°23.586'N, 102°13.369'E, 2135 м над ур. м., *T1818. 14.* Левобережье р. Золтой, ~ 3.8 км к СВВ от балагана Золтой, водопад на безымянном притоке р. Золтой, 51°23.139'N, 102°13.086'E, 1943 м над ур. м., *T1816. 15.* ~ 9 км к ЗСЗ от балагана Золтой, перевал Нам Цаган Хутэл Дабаан, верховье р. Большой Зангисан, каменистый, местами обрывистый берег, дриадово-лишайниковая тундра с россыпью валунов и камней, 51°23.292'–51°24.198'N, 102°02.594'–102°02.283'E, 1965–2262 м над ур. м., *T1820, T1821, T1822. 16.* ~ 7.5 км к З от балагана Золтой, р. Б. Зангисан, травянисто-мятликовое сообщество, 51°22.793'N, 102°03.638'E, 2387 м над ур. м., *T1825. 17.* ~ 6 км к З от балагана Золтой, верховья рек Б. Зангисан и Шиткан-Гол, дриадово-лишайниковая тундра, 51°22.530'N, 102°04.970'E, 2543 м над ур. м., *T1823. 18.* ~ 3.5 км к ЗЮЗ от балагана Золтой, верховья левого ответвления р. Золтой, каменистая дриадовая тундра, 51°21.822'N, 102°06.994'E, 2604 м над ур. м., *T1824.*

II.: *19.* ~ 1.5–2 км к Ю и ЮЗ от с. Туран, руч. Алгачка, елово-лиственничный лес с березой мелкотравно-зелено-мошный, елово-кедрово-березовый лес разнотравный, 51°37.075'–51°37.421'N, 101°39.155'–101°39.743'E, 903–967 м над ур. м., *T2201, T2206. 20.* ~ 3–4 км к Ю от с. Туран, склоны горы ~ 10° Ю и ~ 30° ЮЮВ эксп., березняк разнотравный, давняя вырубка, много валежа, березняк с тополем и лиственницей шиповниково-разнотравный, 51°36.068'–51°36.396'N, 101°40.135'–101°40.620'E, 1024–1088 м над ур. м., *T2202, T2203. 21.* ~ 4.5 км к ЮЮВ от с. Туран, остепненный склон ~ 45° ЮВ эксп., приток руч. Алгачка, 51°35.796'–51°35.833'N, 101°41.239'–101°41.324'E, 1200–1223 м над ур. м., *T2204, T2205. 22.* ~ 1.5 км к ЮВ от с. Туран, смешанный лес хвощово-разнотравный, 51°37.587'N, 101°40.922'E, 985 м над ур. м., *T2207. 23.* ~ 7 км к ЮВВ от с. Туран, левый берег р. Малый Зангисан, скалы ЮВ эксп., 51°37.284'N, 101°45.604'E, 978 м над ур. м., *T2213. 24.* ~ 7 км к В от с. Туран, левый берег р. Малый Зангисан, по берегу речки, 51°37.964'N, 101°46.770'E, 930 м над ур. м., *T2214. 25.* ~ 11 км к В от с. Туран, р. Большой Зангисан, склон З эксп. ~ 5°, правый берег с большими валунами, смешанный лес смородиново-разнотравный, 51°38.362'N, 101°49.299'–101°49.379'E, 885–904 м над ур. м., *T2210, T2211. 26.* ~ 10 км к В от с. Туран, р. Большой Зангисан, смешанный лес разнотравный, по берегу реки, 51°39.133'N, 101°49.321'E, 877 м над ур. м., *T2212. 27.* ~ 3.5 км к ЮЗ от с. Шимки, долина р. Большая Тайторка, березняк с тополем хвощово-майниковый, 51°39.002'N, 101°57.300'E, 814 м над ур. м., *T2209. 28.* ~ 1 км к Ю от с. Шимки, смешанный лес багульниково-рододендрово-хвощово-разнотравный, 51°39.367'N, 102°01.118'E, 869 м над ур. м., *T2208.*

Fig. 1. Localities of moss collecting in the Sayan-Dzhida Upland.

Note. I, II – conditional areas of the research conducted.

Localities of collecting:

I.: *1.* ~ 4 км S of Kharbyaty Village, mineral spring “Sharmak”, birch forest, 51°37.312'N, 102°15.675'E, 851 m a.s.l., *T1801. 2.* ~ 16 км S of Kharbyaty Village, larch forest and swampy creek, 51°31.671'–51°31.692'N, 102°12.304'–102°12.327'E, 1078–1089 m a.s.l., *T1802, T1830. 3.* ~ 19–20 км SSW of Kharbyaty Village, rocky outcrops on the right bank, various mixed forests, 51°30.589'–51°30.613'N, 102°08.848'–102°09.152'E, 1211–1330 m a.s.l., *T1803, T1828, T1829. 4.* ~ 21 км S of Kyren Village, Kharbyaty River, left bank, locality Bilchir, larch forest, 51°29.392'N, 102°06.039'E, 1330 m a.s.l., *T1804. 5.* ~ 23 км S of Kyren Village, Kharbyaty River, rocks in mixed forest, 51°27.919'N, 102°05.242'E, 1445 m a.s.l., *T1805. 6.* ~ 25 км S of Kyren Village, Kharbyaty River, on rocks, 51°26.548'N, 102°05.492'E, 1594 m a.s.l., *T1806. 7.* ~ 28 км S of Kyren Village, Kharbyaty River, right bank, S slope ~ 15°, stony field, 51°25.288'N, 102°07.075'E, 1858 m a.s.l., *T1807. 8.* ~ 29 км S of Kyren Village, Kharbyaty River, upper course, shrubby willow tundra, 51°24.451'N, 102°07.255'E, 2130 m a.s.l., *T1808. 9.* ~ 31–31.5 км S of Kyren Village, Kharbyaty River, upper course, saddle of the Zoltoy and the Kharbyaty rivers watershed, rocky outcrops, 51.399639'–51°24.380'N, 102.121361'–102°07.133'E, 2200–2280 m a.s.l., *T1826, T1827. 10.* Zoltoy River, right bank, vicinity of Zoltoy log hut, Gaaga Zhalga stream, various habitats: swampy shrubby community, the mouth of the Gaaga Zhalga stream, overgrown bank with outcrops, rocky bergenia-lichen community, shrub-lichen tundra, stony field, 51°22.256'–51°22.704'N, 102°09.262'–102°09.984'E, 1972–2121 m a.s.l., *T1809, T1810, T1811, T1812, T1813, T1819. 11.* ~ 2–2.7 км NNE of Zoltoy log hut, saddle of the Mangirtai Zhalga and the Pervyy Gorkhon rivers watershed, dryad-lichen-moss tundra with willow and outcrops of bedrock, 51°23.398'–51°23.840'N, 102°10.680'–102°10.627'E, 2268 m a.s.l., *T1814, T1815. 12.* Zoltoy River, left bank, ~ 4 км NE of Zoltoy log hut, high-altitude lake and lichen tundra, 51°23.858'N, 102°12.536'E, 2351 m a.s.l., *T1817, T1817-2. 13.* Zoltoy River, left bank, ~ 4.5 км NEE of Zoltoy log hut, SE slope, cedar forest, 51°23.586'N, 102°13.369'E, 2135 m a.s.l., *T1818. 14.* Zoltoy River, left bank, ~ 3.8 км NEE of Zoltoy log hut, waterfall on tributary of Zoltoy River, 51°23.139'N, 102°13.086'E, 1943 m a.s.l., *T1816. 15.* ~ 9 км WNW of Zoltoy log hut, Nam Tsagan Khutel Dabaan pass, upper reaches of Bolshoy Zangisan River, rocky bank, dryad-lichen tundra with stones, 51°23.292'–51°24.198'N, 102°02.594'–102°02.283'E, 1965–2262 m a.s.l., *T1820, T1821, T1822. 16.* ~ 7.5 км W of Zoltoy log hut, upper reaches of Bolshoy Zangisan River, bluegrass community, 51°22.793'N, 102°03.638'E, 2387 m a.s.l., *T1825. 17.* ~ 6 км W of Zoltoy log hut, upper reaches of the Bolshoy Zangisan and the Shitkan Gol rivers, dryad-lichen tundra, 51°22.530'N, 102°04.970'E, 2543 m a.s.l., *T1823. 18.* ~ 3.5 км WSW of Zoltoy log hut, upper reaches of the Zoltoy River, left bank, rocky dryad tundra, 51°21.822'N, 102°06.994'E, 2604 m a.s.l., *T1824.*

II.: *19.* ~ 1.5–2 км S and SW of Turan Village, Algachka stream, mixed forests, 51°37.075'–51°37.421'N, 101°39.155'–101°39.743'E, 903–967 m a.s.l., *T2201, T2206. 20.* ~ 3–4 км S of Turan Village, ~ 10° S and ~ 30° SSE slopes, mixed forests, 51°36.068'–51°36.396'N, 101°40.135'–101°40.620'E, 1024–1088 m a.s.l., *T2202, T2203. 21.* ~ 4.5 км SSE of Turan Village, steppe slope SE ~ 45° and tributary of Algachka stream, 51°35.796'–51°35.833'N, 101°41.239'–101°41.324'E,

1200–1223 m a.s.l., T2204, T2205. 22. ~ 1.5 km SE of Turan Village, mixed forest, 51°37.587'N, 101°40.922'E, 985 m a.s.l., T2207. 23. ~ 7 km SEE of Turan Village, Malyy Zangisan River, left bank, rocks, 51°37.284'N, 101°45.604'E, 978 m a.s.l., T2213. 24. ~ 7 km E of Turan Village, Malyy Zangisan River, left bank, 51°37.964'N, 101°46.770'E, 930 m a.s.l., T2214. 25. ~ 11 km E of Turan Village, Bolshoy Zangisan River, right bank with large boulders, W slope ~ 5°, mixed forest, 51°38.362'N, 101°49.299'–101°49.379'E, 885–904 m a.s.l., T2210, T2211. 26. ~ 10 km E of Turan Village, Bolshoy Zangisan River, mixed forest, 51°39.133'N, 101°49.321'E, 877 m a.s.l., T2212. 27. ~ 3.5 km SE of Shimki Village, valley of the Bolshaya Taytorka River, mixed forest, 51°39.002'N, 101°57.300'E 814 m a.s.l., T2209. 28. ~ 1 km S of Shimki Village, mixed forest, 51°39.367'N, 102°01.118'E, 869 m a.s.l., T2208.

Нилова Пустынь – Nilova Pustyn'

Елоты – Yeloty

Шимки – Shimki

Кырен – Kyren

Харбяты – Kharbyaty

Туран – Turan

р. Иркут – Irkut River

р. Алгачка – Algachka River

р. Малый Зангисан – Malyy Zangisan River

р. Большой Зангисан – Bolshoy Zangisan River

р. Большая Тайторка – Bolshaya Taytorka River

р. Кырен – Kyren River

р. Харбяты – Kharbyaty River

р. Золтой – Zoltoy

характерны заросли кустарников из *Pinus pumila*, *Juniperus communis*, *J. sibirica*, *Rhododendron adamsii*, которые чередуются с субальпийскими лугами. Моховой покров в этих сообществах фрагментарный и развит довольно слабо. В гольцовом поясе господствуют скалы, каменистые россыпи, разнообразные горные тундры – кустарничково-ивовые, дриадово-лишайниково-моховые, лишайниковые. В целом разнообразие мхов в гольцовом поясе довольно большое, здесь встречены многие виды родов *Grimmia*, *Didymodon*, *Encalypta*, *Schistidium*, довольно обычными здесь являются *Andreaea rupestris*, *Bucklandiella microcarpa*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Flexitrichum gracile*, *Distichium capillaceum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Pogonatum urnigerum* и др.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили образцы, собранные Д.Я. Тубановой в южной части Тункинского национального парка на северном макросклоне Саяно-Джидинского нагорья в 2018 и 2022 гг. Территория, где проводились бриологические исследования, разделена на два условных района, которые обозначены римскими цифрами: I – исследования 2018 г. по долинам рек Харбяты, Золтой, высокогорьям Нам Цаган Хутэл Дабаан, верховьям рек Большой Зангисан и Шиткан-Гол

(точки на карте 1–18), II – исследования 2022 г. в низовьях рек Большой и Малый Зангисан, Большая Тайторка, Алгачка (точки 19–28) (рис. 1). Полевые исследования проводились маршрутным методом. В каждом пункте сбора материала фиксировались географические координаты в системе WGS 84 с помощью GPS, описывались экологические условия местообитания. Всего собрано около 900 образцов мхов. Камеральная обработка мхов проводилась в лаборатории Флористики и геоботаники ИОЭБ СО РАН и лаборатории Лихенологии и бриологии БИН РАН, с использованием традиционного сравнительно-морфологического метода световой микроскопии. Образцы мхов хранятся в Гербариях УУН и, частично, ЛЕ. Этикеточные данные образцов импортированы в базу данных Флоры Мхов России российского бриологического сайта Arctoa (Ivanov et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Аннотированный список, составленный по результатам обработки собранных коллекций мхов, включает 239 видов и 1 разновидность. Из них 73 вида являются новыми для Тункинского национального парка и 5 видов новыми для флоры мхов Республики Бурятия. Номенклатура мхов дается в основном согласно Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006) и таксономическим

обработкам, опубликованным во Флоре мхов России (Ignatov et al., 2017, 2018, 2020b, 2022), с учетом современных таксономических публикаций по отдельным систематическим группам (Fedosov et al., 2021; Kučera et al., 2020; Tubanova, Dugarova, 2022; и др.). Виды в списке расположены в алфавитном порядке. Для некоторых видов, которые изменили название в ходе последних таксономических исследований, приводятся синонимы, но для видов, рассмотренных во Флорах мхов России (2017–2022 гг.), синонимы не приводятся. Для каждого вида указываются районы, где проводились сборы (I, II), затем цифрами обозначены конкретные местонахождения и местообитания, отмечаются при наличии спорофиты или вегетативные органы размножения. Если вид был собран один раз, для него приводится коллекционный номер. В списке приняты следующие обозначения: (*) — виды, новые для территории национального парка; (**) — виды, новые для Республики Бурятия.

СПИСОК ВИДОВ

- Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch. — I: 2, 5, 6, 10, 11; II: 26. Широко распространенный вид на территории парка, обычен в сухих, хорошо освещаемых местообитаниях.
- Aloina rigida* (Hedw. et Grev.) Limpr. — II: 20 (T220305). На мелкозем на крутом склоне горы южной экспозиции.
- Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. — II: 21, 27. На валеже в смешанной дерновинке вместе с *Drepanocladus polygamus*, *Plagiomnium confertidens* и *P. cuspidatum*.
- Anacamptodon latidens* (Besch.) Broth. — II: 22 (T220702). На стволе березы. Со спорофитами.
- Andreaea rupestris* Hedw. — I: 12, 15. На камнях и в нише между камнями. Со спорофитами.
- *Anomobryum bavaricum* (Warnst.) Holyoak et Köckinger — I: 11 (T181411). На почве в дриадово-лишайниково-моховой тундре с ивой, в примеси к *Myurella julacea*. С выводковыми почками.
- A. concinnatum* (Spruce) Lindb. — I: 7, 10. На мелкозем по берегу реки. С выводковыми почками.
- *Anomodon minor* (Hedw.) Fühnr. — II: 23 (T221318). На почве в кустарничково-лишайниковой тундре.
- Aongstroemia longipes* (Sommerf.) Bruch et Schimp. — I: 15 (T182004). На почве по берегу реки, в дерновинке вместе с *Distichium inclinatum*.
- *Aquilonium plicatum* (Lindb.) Hedenäs, Schlesak, D. Quandt — I: 10 (T181213). На камнях в баданово-лишайниковом сообществе.
- Atrichum flavisetum* Mitt. — II: 28 (T220801). На почве, в смешанной дерновинке с *Ceratodon purpureus*. Со спорофитами.
- *A. undulatum* (Hedw.) P. Beauv — II: 25 (T221005). На берегу реки. Со спорофитами.
- Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. — I: 4, 10; II: 19. Довольно распространенный вид, встречается в сырых местообитаниях.
- A. turgidum* (Wahlenb.) Schwägr. — I: 3, 10, 12. На почве по берегу и в воде озера, в примеси к *Plagiopus oederi*, *Dicranum acutifolium*.
- Bartramia deciduaefolia* Broth. et Yasuda — I: 10 (T181916). На камне со слоем мелкозема, в дерновинке с *Pohlia longicolla*.
- B. ithyphylla* Brid. — I: 10 (T181104). На почве по берегу реки.
- **Blindiadelpus diversifolius* (Lindb.) Fedosov et Ignatov (*Seligeria diversifolia* Lindb.) — I: 11 (T181407). На карбонатных выходах. Со спорофитами.
- *Brachytheciastrum trachypodium* (Brid.) Ignatov et Huttunen — I: 10. На почве в высокогорных сообществах, обычно в чистых дерновинках, один раз отмечен в примеси к *Isopterygiopsis catagnoioides*.
- *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Bruch, Schimp et W. Gümbel — I: 2, 4; II: 20. На почве в листовенничниках, образует почти чистые дерновинки с небольшой примесью *Plagiomnium cuspidatum*, *Symbleparis elongata*.
- B. cirrosum* (Schwägr.) Schimp. — I: 9, 10, 11, 15. На почве во влажных нишах скал, обычно в смешанных дерновинках с *Myurella tenerima*, *Mnium thomsonii*, *Distichium capillaceum*.
- *B. erythrorrhizon* Schimp. — II: 19, 28. На почве в лесах.

- B. salebrosum* (F. Weber et D. Mohr) Schimp. — II: 19 (T220608). В основании ствола тополя.
- B. turgidum* (Hartm.) Kindb. — I: 10 (T180116). На почве в березняке разнотравном.
- **Brideliella demetri* (Renauld et Cardot) Fedosov, M. Stech et Ignatov (*Oncophorus demetri* Renauld et Cardot) — I: 15 (T182016). На камне по берегу речки. Со спорофитами.
- Brothera leana* (Sull.) Müll. Hal. — I: 10; II: 19, 20. На гниющих стволах деревьев, обычно с примесью *Symblepharis elongata*.
- Bryoerythrophyllum ferruginascens* (Stirt.) Giacom — I: 14, 15. Во влажной нише скалы, на камнях у водопада в смешанной дерновинке с *Tortella fragilis*.
- B. recurvirostrum* (Hedw.) P.C. Chen — I: 7, 8, 10, 15; II: 20, 25. На камнях с мелкоземом и на скалах, часто в примеси с *Brachythecium cirrosum*, *Chionoloma tenuirostre*, *Pogonatum dentatum* и др. Со спорофитами.
- Bryum argenteum* Hedw. — I: 11, 15; II: 21, 23. На камнях и на почве. Со спорофитами.
- **B. capillare* Hedw. — II: 23 (T221301). На скале ЮВ экспозиции.
- **B. cyclophyllum* (Schwägr.) Bruch et Schimp. — I: 7, 10. На почве, между камнями.
- B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. — I: 10, 13, 14. На почве, на камне и в воде ручья. Образует чистые дерновинки или с примесью *Pseudoleskeella rupestris*, *Tortella fragilis*.
- B. rutilans* Brid. — I: 8 (T180802). На камне.
- Buckia vaucheri* (Lesq.) D. Ríos, M.T. Gallego et J. Guerra — I: 9, 10, 11. На почве.
- **Bucklandiella microcarpa* (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — I: 15 (T182205). На почве.
- Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs — II: 19, 25. На почве по берегу водотока.
- **Campyliadelphus chrysophyllus* (Brid.) R.S. Chopra — I: 15 (T182025). На каменистом берегу речки.
- **Campylium bambergeri* (Schimp.) Hedenäs, Schlesak, D. Quandt — I: 11 (T181508). На выходах коренных пород, в дерновинке с примесью *Myurella julacea*.
- C. protensum* (Brid.) Kindb. — I: 8 (T180814). На камнях.
- C. stellatum* (Hedw.) C.E.O. Jensen — I: 11, 15. На выходах коренных пород, в смешанной дерновинке с *Cyrtomnium hymenophyllum*, *Distichium capillaceum* и др.
- Campylophyllopsis sommerfeltii* (Myrin) Ochyra — I: 11; II: 27. На валеже, встречается как примесь в дерновинках вместе с *Drepanocladus polygamus*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*.
- **Campylopus schimperi* Milde — I: 10 (T181146). На почве по берегу речки.
- C. subulatus* Schimp. ex Milde — I: 10, 13. На почве в кедраче, между камнями на каменистом берегу речки в смешанной дерновине с *Myurella julacea*.
- Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. — I: 6, 7, 8; II: 22, 28. На почве, в смешанной дерновинке с *Bryum cyclophyllum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*. Со спорофитами.
- Chionoloma tenuirostre* (Hook. et Taylor) M. Alonso, M.J. Cano, J.A. Jiménez (*Oxystegus tenuirostris* (Hook. et Taylor) A.J.E. Smith) — I: 3, 10. На стволе березы, на скалах с примесью *Distichium capillaceum*.
- Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — I: 1, 2, 10, 13; II: 19, 25, 26. Часто встречается в напочвенном покрове лесов.
- **Cnestrum schisti* (F. Weber et D. Mohr) I. Hagen — I: 10 (T181152). На почве, в смешанной дерновине с *Isopterygiella alpicola*. Со спорофитами.
- Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce — I: 1, 10, 14, 15. На почве по берегам водотоков.
- Cynodontium asperifolium* (Lindb. et Arnell) Paris — I: 1, 3, 10. На гнилой древесине, основании ствола березы, лиственницы, обычно в дерновинках с примесью *Dicranum fragilifolium*. Со спорофитами.
- C. strumiferum* (Hedw.) Lindb. — I: 2, 3, 7, 10. В основании ствола березы и на камнях. Со спорофитами.
- **C. tenellum* (Schimp.) Limpr. — I: 12 (T181763). На камне. Со спорофитами.
- Cyrtomnium hymenophylloides* (Huebener) T.J. Кор. — I: 11. На почве и на камнях в дриадово-лишайниково-моховой тундре, в смешанной дерновинке с *Mnium thomsonii*, *Pohlia cruda*, *Encalypta pilifera*.

- C. hymenophyllum* (Bruch et Schimp.) Holmen — I: 9, 10, 11. На скалистых обнажениях, обычно в смешанных дерновинках с *Campylium stellatum*, *Distichium capillaceum*.
- Dicranum acutifolium* (Lindb. et Arnell) C.E.O. Jensen — I: 1, 2, 6, 10; II: 20, 22, 26. На почве и в основании стволов березы, на камнях.
- D. baicalense* Tubanova — I: 2; 10; II: 19, 20, 22, 23, 25, 26, 27. На почве, гнилой древесине, в основании ствола березы. Со спорофитами.
- D. bardunovii* Tubanova et Ignatova — I: 3; II: 19, 22. На почве и в основании ствола березы.
- D. bonjeanii* De Not. — II: 20 (T220204). На валуе, в примеси к *Symblepharis elongata*.
- D. dispersum* Engelmark — I: 10; II: 19, 25. На почве, между камнями.
- D. elongatum* Schleich. ex Schwägr. — I: 10. На почве, по берегу речки, среди камней.
- D. flagellare* Hedw. — I: 1, 10; II: 19. На гнилой древесине, с выводковыми флагеллами.
- D. fragilifolium* Lindb. — I: 1, 3, 4, 5; II: 19, 20, 21, 28. В основании стволов березы, листовницы, на гнилой древесине, часто с примесью *Symblepharis elongata*. Со спорофитами.
- D. fuscescens* Sm. — II: 21, 22. На гнилой древесине, в основании стволов деревьев.
- D. groenlandicum* Brid. — I: 10, 11, 12, 16, 17, 18. На почве в высокогорных сообществах.
- D. montanum* Hedw. — I: 3; II: 28. На гнилой древесине, в основании ствола березы с *Platygyrium repens*.
- D. polysetum* Sw. — I: 4; II: 22, 26. На почве в лесах.
- D. schljakovii* Ignatova et Tubanova — I: 5, 7, 10, 12, 16, 17. Между камнями в курумниках, по берегу высокогорного озера, на скале в лесу.
- D. spadiceum* J.E. Zetterst. — I: 3, 7, 10, 11, 12, 13, 15; II: 25. На почве, между камнями, по берегу речки. Со спорофитами.
- D. undulatum* Schrad. ex Brid. — I: 3 (T182902). На гнилой древесине.
- **Didymodon acutus* (Brid.) K.Saito — I: 11 (T181502). На выходах коренных пород.
- **D. asperifolius* (Mitt.) H.A. Crum, Steere et L.E. Anderson — I: 9, 15. На скалистых обнажениях, на валунах. Со спорофитами.
- **D. cordatus* Jur. — I: 11 (181435). На камне. С выводковыми телами.
- D. ferrugineus* (Schimp. ex Besch.) M.O. Hill. — I: 8, 9. На скалистых обнажениях горных пород.
- D. gaochienii* B.C. Tan et Y. Jia — I: 10 (T181152). На выходах горных пород по берегу речки.
- D. hedysariformis* Otnyukova — I: 6, 10. На камнях.
- D. icmadophilus* (Schimp. ex Müll. Hal.) K. Saito — I: 3, 5; II: 23. На скалах на мелкозем.
- **D. johansenii* (R.S. Williams) H.A. Crum — I: 7 (T180703). В курумнике, в дерновинке с *Anomobryum concinnum*.
- D. perobtus* Broth. — I: 9, 11. На скалах. С выводковыми телами.
- **D. subandreaeoides* (Kindb.) R.H. Zander — I: 11. На выходах горных пород, в смешанной дерновине с *Schistidium pulchrum*.
- D. zanderi* Afonina et Ignatova — I: 3, 5, 6, 14, 15. На камнях, скалах, на валунах возле водопада, в смешанной дерновине с *Didymodon icmadophilus*, *Schistidium subulaceum*.
- Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et Schimp. — I: 3, 4, 9, 10, 11, 14, 15. На почве, часто как примесь в смешанных дерновинках с *Brachythecium cirrosum*, *Campylium stellatum*, *Mnium thomsonii*, *M. spinulosum*, *Myurella tenerrima*, *Plagiopus oederi* и др. Со спорофитами.
- D. inclinatum* (Hedw.) Bruch et Schimp. — I: 9; 3: 15; II: 25. На почве, по берегу речки, на мелкозем на скалистых обнажениях горных пород. Со спорофитами.
- **Dilutineuron corrugatum* (Bednarek-Ochyra) Bednarek-Ochyra, Sawicki, Ochyra, Szczecińska et Plašek — I: 16 (T182506). На почве между камнями в примеси к *Dicranum schljakovii*.
- **Drepanium fastigiatum* (Hampe) Lange et C.E.O. Jensen — I: 3, 11. На мелкозем на скале и на почве в тундре. Со спорофитами.
- Drepanocladus polygamus* (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Hedenäs — II: 27 (T220911). На валуе в березняке, в примеси к *Campylophyllopsis sommerfeltii*.

Encalypta alpina Sm. — I: 9, 12. На мелкоземке на скалах, в смешанных дерновинках с *Flexitrichum gracile*, *Bryum* sp., *Distichium* sp. Со спорофитами.

E. ciliata Hedw. — I: 10, 14, 15. Во влажных нишах скал. Со спорофитами.

E. pilifera Funck — I: 8, 9, 11. На камнях с мелкоземом. Обычно растет в смешанных дерновинках с *Cyrtomnium hymenophylloides*, *Mnium thomsonii*, *Pohlia cruda*. Со спорофитами.

**E. procera* Bruch — I: 9, 16. На мелкоземке на скалистых обнажениях, в смешанной дерновине с *Myurella julacea*, *Flexitrichum flexicaule*. С выводковыми нитями.

E. rhaptocarpa Schwägr. — I: 9 (T182720). На мелкоземке в основании выхода горных пород, в смешанной дерновинке с *Distichium capillaceum*. Со спорофитами.

**E. sibirica* (Weinm.) Warnst. — I: 10; II: 21. На мелкоземке на выходах горных пород и у основания камня на остепненном склоне. Со спорофитами.

Entodon concinnus (De Not.) Paris — II: 28 (T2208). На почве в лесу.

E. schleicheri (Bruch, Schimp. et W. Gümbel) Demet. — II: 20, 26. На почве в лесах.

Entosthodon pulchellus (H. Philib.) Brugués — II: 21 (T220402). На почве на остепненном склоне, в смешанной дерновине с *Encalypta sibirica*. Со спорофитами.

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen — II: 25 (T221002). На почве по берегу речки.

Fabronia ciliaris (Brid.) Brid. — II: 21, 23. На отрицательной поверхности камня. Со спорофитами.

***Fissidens exilis* Hedw. — I: 2 (T183006). На камне. Со спорофитами.

Flexitrichum flexicaule (Schwägr.) Ignatov et Fedosov — I: 8, 11, 15. На почве, на мелкоземке на валунах.

F. gracile (Mitt.) Ignatov et Fedosov — I: 3, 9, 11. На камнях с мелкоземом и на выходах горных пород.

Funaria hygrometrica Hedw. — I: 10 (T181008). На почве по берегу речки. Со спорофитами.

**Grimmia donniana* Sm. — I: 8 (T180810). На камне. Со спорофитами.

G. elatior Bruch ex Bals.-Criv. et De Not. — I: 14, 15. На камнях.

G. funalis (Schwägr.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 15 (T182103). На камне.

**G. incurva* Schwägr. — I: 7, 12, 15, II: 18. На камнях.

**G. jacutica* Ignatova, Bednarek-Ochyra, Afonina et J. Muños — I: 7. На камне, в примеси к *Paraleucobryum longifolium*.

G. longirostris Hook. — I: 2, 3, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, II: 18. На камнях, в основании стволов лиственницы, во влажных нишах скал. Со спорофитами.

**G. reflexidens* Müll. Hal. — I: 15 (T182001). На камнях. Со спорофитами.

Gymnostomum aeruginosum Sm. — I: 11 (T181522). На скале в расщелине.

Haplocladium intermedium (Sande Lac.) Fedosov et Ignatova — II: 19, 20, 23. На гнилой древесине, на стволах березы в лесах.

Hedwigia czernyadjevae Ignatova, Ignatov et Fedosov — I: 3, 5. На валунах.

H. emodica Hampe ex Müll. Hal. — II: 25 (T221010). На камне.

**H. kuzenevae* Ignatova et Ignatov — I: 3, 16, 17. На камнях, обычно в примеси к *Rhytidium rugosum*.

Hygrohypnella ochracea (Turner ex Wilson) Ignatov et Ignatova — I: 9, 10, 14. На камнях у водотоков.

H. polare (Lindb.) Ignatov et Ignatova — I: 7; 3: 13. На почве в кедраче и на курумнике.

Hylocomiadelphus triquetrus (Hedw.) Ochyra et Stebel — I: 4; II: 20, 23, 25, 26. На почве и на валунах в лесах.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 2, 4, 5, 7; II: 19, 20, 25, 26, 28. На почве в лесах.

Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra — I: 9 (T182733). На скале.

Hymenostylium recurvirostre (Hedw.) Dixon — I: 10, 11. На скалах и в курумнике в примеси с *Distichium inclinatum*.

Hypnum cupressiforme Hedw. — I: 3, 6, 10, 12. На почве в лесах и по берегу озера, на камнях и среди камней в курумниках.

**Isopterygiella alpicola* (Lindb.) Ignatov et Ignatova — I: 10. На камне на обрывистом берегу речки, в дерновинке с *Plagiothecium cavifolium*. Довольно редкий горный вид, впервые указывается для южной Бурятии.

**I. pulchella* (Hedw.) Ignatov et Ignatova — I: 10, 11, 12, 15. На камнях, в смешанной дерновинке с *Myurella tenerima*, *Timmia comata*, *Bryum* sp.

Isopterygiopsis catagonioides (Broth.) Ignatov et Ignatova — I: 1, 3, 10, 12. На скалах с мелкоземом, в курумнике в примеси к *Brachytheciastrum trachypodium*.

I. muelleriana (Schimp.) Z. Iwats. — I: 3, 5. На скалах, в небольшой примеси к *Plagiopus oederi*.

Jochenia pallescens (Hedw.) Hedenäs, Schlesak, D. Quandt — I: 2; II: 27. На почве в лесах.

**Leptodontium flexifolium* (Dicks.) Hampe — I: 5 (T180516). На скале. С выводковыми телами.

Leptopterigynandrum austro-alpinum Müll. Hal. — I: 10, 11. На мелкозем на выходах горных пород и на почве в тундре.

***L. decolor* (Mitt.) M. Fleisch. — I: 5 (T180505). На скале, в примеси к *Didymodon zanderi*.

**L. tenellum* Broth. — I: 3, 10. На скалах.

**Lescuraea incurvata* (Hedw.) E. Lawton — I: 5 (T180521). На скале.

Lewinskya elegans (Schwägr. ex Hook et Grev.) F. Lara, Garilleti et Goffinet — I: 3; II: 19, 20, 22, 24, 25, 26, 27. На стволах деревьев (рябина, тополь, береза, ель), на ветках ели, на камнях. Со спорофитами.

L. iwatsukii (Ignatov) F. Lara, Garilleti et Goffinet — I: 8, 9, 10. На валунах. Со спорофитами.

L. sordida (Sull. et Lesq.) F. Lara, Garilleti et Goffinet — I: 1, 2, 3, 4; II: 23. На стволах рябины, березы, осины. Со спорофитами.

**Meesia minor* Brid. — I: 11. На почве в тундре. Со спорофитами.

M. uliginosa Hedw. — I: 11 (T181434). На скалах в небольшой примеси в смешанной дерновинке с *Cyrtomnium hymenophylloides*, *Tortella fragilis*.

Mielichhoferia asiatica Tubanova et Ignatova — I: 10 (T181136). На камнях.

Mnium lycopodioides Schwägr. — I: 9 (T182723). На обнажениях горных пород в смешанной дерновинке с *Orthothecium sibiricum*, *Myurella tenerima*.

M. spinosum (Voit) Schwägr. — II: 26 (T221201). На почве по берегу речки.

M. spinulosum Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 4. На валеже со слоем гумуса и на почве, в примеси к *Distichium capillaceum*.

**M. stellare* Hedw. — I: 1 (T180114). На почве у воды.

M. thomsonii Schimp. — I: 7, 9, 11, 14. На почве по берегам водотоков, в смешанной дерновинке с *Myurella tenerima*, *Brachythecium cirrosum*, *Distichium capillaceum*, *Trachycystis ussuriensis* и др.

Molendoa sendtneriana (Bruch et Schimp.) Limpr. — I: 3, 9; II: 23. На скалистых обнажениях, в трещинах.

Myurella julacea (Schwägr.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 7, 9, 10, 11, 15. На обнажениях горных пород, на скалах, в курумниках. Обычно растет в смешанных дерновинках с другими мхами — (например, *Campylium bambergeri*, *Campylopus subulatus* и др.

M. tenerima (Brid.) Lindb. — I: 9, 15. На выходах горных пород, в смешанных дерновинках с *Isopterygiella pulchella*, *Timmia comata*, *Mnium thomsonii*, *Brachythecium cirrosum* и др.

Myuroclada longiramea (Müll. Hal.) Min Li, Y.F. Wang, Ignatov et Huttunen — II: 20 (T220315). На почве в березняке.

M. maximowiczii (G.G. Borshch.) Steere et W.B. Schofield — II: 27 (T220912). На почве в березняке.

Neckera oligocarpa Bruch in Ångström — I: 5, 7; II: 23. На скалах и на камнях в курумнике.

**Niphotrichum ericoides* (Brid.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — I: 10 (T181305). На почве в тундре в смешанной дерновине с *Polytrichum piliferum*.

**N. panschii* (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — I: 2, 10, 14. На камнях возле водотоков, на почве в тундре.

Nyholmiella obtusifolia (Brid.) Holmen et E. Warncke — I: 1, 3; II: 19, 20, 22, 24, 25. На

стволах березы, тополя. С выводковыми телами и со спорофитами.

**Oligotrichum falcatum* Steere — I: 12, 15, 17, 18. На почве и камнях в высокогорьях.

Oncophorus virens (Hedw.) Brid. — I: 4, 10, 14, 15. На почве и на камнях со слоем мелкозема. Со спорофитами.

**Orthothecium sibiricum* Ignatov et Ignatova — I: 9 (T182723). На выходах горных пород в небольшой примеси в смешанной дерновинке с *Mnium lycopodioides*, *Myurella tennerima* и др.

Orthotrichum anomalum Hedw. — I: 11, 12; II: 23, 25. На камнях. Со спорофитами.

Paraleucobryum enerve (Thed.) Loeske — I: 3 (T180308). На камне.

P. longifolium (Hedw.) Loeske — I: 7 (T180707). На камне в примеси к *Grimmia jacutica*.

Pararhexophyllum sollmanianum (J.A. Jimenes, M.J. Cano et Shevock) Jan Kučera (*Bryoerythrophyllum sollmanianum* J.A. Jiménez, M.J. Cano et Shevock) — I: 3 (T182914). На валуне.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. — I: 7, 10, 15. На почве у водотоков.

**Plagiomnium acutum* (Lindb.) T.J. Kop. — I: 20, 26, 27. На почве и гнилой древесине в лесах. Со спорофитами.

P. confertidens (Lindb. et Arnell) T.J. Kop. — I: 5; II: 21. На почве в лесах.

P. cuspidatum (Hedw.) T.J. Kop. — I: 1; II: 19, 20, 23, 28. На почве и в основании стволов деревьев. Со спорофитами.

P. ellipticum (Brid.) T.J. Kop. — I: 3; II: 21. На почве по берегу ручья, в основании ствола березы в примеси к *Hypnum cupressiforme*.

P. rostratum (Schrab.) T.J. Kop. — I: 6 (T180610). На камнях вдоль русла речки.

Plagiopus oederi (Schwägr.) Limpr. — I: 3 (T182807). На мелкоземе на скале в смешанной дерновине с *Distichium capillaceum*, *Flexitrichum gracile*, *Pohlia nutans* и др.

**Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats. — I: 10. На выходах горных пород, покрытых мелкоземом.

P. svalbardense Frisvoll — I: 3 (T182815). На почве в кедрово-березовом лесу.

Platydictia jungermannioides (Brid.) H.A. Crum — I: 4 (T180403). На почве в лиственничнике, в примеси к *Brachythecium campestre*.

Platygyrium repens (Brid.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 1, 3; II: 22, 27, 28. На стволах березы. С выводковыми листочками.

**Platyhypnum alpestre* (Hedw.) Ochyra — I: 14 (T181625). На камне у водопада.

P. duriusculum (De Not.) Ochyra — I: 14. На камнях у водопада.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — I: 1, 2, 4, 7, 10, 11; II: 19, 21, 25, 26. Широко распространенный вид, обычен на почве в лесах и в тундре.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. — I: 10, 12, 15, 17, 18. На почве в тундре, между камнями и на скале со слоем мелкозема.

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. — I: 5, 10. На камне со слоем мелкозема, на скалах и курумнике.

**Pohlia andrewsii* A.J. Shaw — I: 3 (T180301). На камне в смешанном лесу.

P. cruda (Hedw.) Lindb. — I: 3, 9, 10, 11, 12, 14; II: 27. В нишах под камнями и на камнях, на скалах, на почве в тундре и в лесах. Часто встречается в смешанных дерновинках с *Rhabdoweisia crispata*, *Polytrichastrum alpinum*, *Saelania glaucescens* и др.

**P. crudoides* (Sull. et Lesq.) Broth. — I: 10 (T181213). На каменистой россыпи, в примеси к *Aquilonium plicatulum*.

P. drummondii (Müll. Hal.) A.L. Andrews — I: 3, 11, 12. На выходах горных пород, по берегу высокогорного озера. С выводковыми почками.

P. longicolla (Hedw.) Lindb. — I: 5, 10. На камнях со слоем мелкозема в смешанной дерновине с *Polytrichastrum alpinum*. Со спорофитами.

P. nutans (Hedw.) Lindb. — I: 3, 10, 15. На почве в лесах, на камнях со слоем гумуса. Со спорофитами.

**P. saprophila* (Müll. Hal.) Broth. — I: 12 (T181702). На почве по берегу высокогорного озера. Со спорофитами и выводковыми веточками.

P. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews — I: 15; II: 21. На почве по берегу ручья.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm. — I: 3, 10, 12, 15. На почве, между камнями и валунами. Со спорофитами.

Polytrichum commune Hedw. — I: 2, 4, 10. На почве в лесах, в ерниках.

**P. hyperboreum* R. Br. — I: 17 (T182308). В дриадово-лишайниковой тундре.

P. juniperinum Hedw. — II: 19, 20, 25, 28. На почве в лесах, на берегу реки.

**P. longisetum* Sw. ex Brid. var. *anomalum* (Milde) G.L. Sm. — I: 12 (T181745). По берегу высокогорного озера.

P. piliferum Hedw. — I: 10, 17. На почве в тундре в смешанной дерновине с *Niphotrichum ericoides*.

P. strictum Brid. — I: 4, 5, 12, 15. На почве в лесах и в тундре, по берегу высокогорного озера. Со спорофитами.

Pseudohygrohypnum purpurascens (Broth.) Kanda — I: 3, 12. На почве на берегу озера, на выходах горных пород.

Pseudoleskeella rupestris (Berggr.) Hedenäs et L. Söderstr. — I: 14 (T181613). На камнях у водопада.

**Psilopilum cavifolium* (Wilson) I. Hagen — I: 3 (T182807). На выходах горных пород, в примеси к *Plagiopus oederi*.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — I: 2, 4, 5; II: 19, 20, 21, 22, 26, 28. На почве в лесах.

**Pylaisia condensata* (Mitt.) A. Jaeger — I: 3; II: 24. На стволе тополя, на гнилой древесине. Со спорофитами.

P. polyantha (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 1, 2, 3; II: 19, 21, 22, 25, 27. На стволах и в основании стволов березы, на гнилой древесине. Обычно встречается в смешанных дерновинках с такими видами как *Dicranum fragilifolium*, *D. montanum*, *Cynodontium asperifolium*, *C. strumiferum*. Со спорофитами.

**P. steerei* (Ando et Higuchi) Ignatov — I: 25 (T221022). На стволе тополя.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. — I: 7, 10, 12, 15. В курумнике между камнями, на почве на берегу высокогорного озера и в тундре в смешанной дерновине с *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*.

**Rhabdoweisia crispata* (Dicks. ex With.) Lindb. — I: 10. В нишах под камнями. Со спорофитами.

Rhizomnium andrewsianum (Steere) T.J. Kop. — I: 12; II: 25. На почве по берегу реки и высокогорного озера.

Rhodobryum ontariense (Kindb.) Kindb. — I: 1, 15; II: 21, 23, 25. На почве и в основании стволов березы в лесах, по берегу реки.

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — I: 2, 5, 7, 10, 11, 13, 15, 16, 17; II: 19, 20, 21, 22, 25, 26. Широко распространенный вид, частый доминант в напочвенном покрове в лесах.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. — I: 9, 18. На почве в тундре, на выходах коренных пород, в смешанной дерновинке с *Pohlia cruda*.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — I: 7, 11, 14, 15. На почве по берегу реки, возле водопада, в тундре.

Sarmentypnum exannulatum (Schimp.) Hedenäs — I: 12 (T181707). На берегу высокогорного озера.

**S. sarmentosum* (Wahlenb.) Tuom. et T.J. Kop. — I: 3, 12. В воде ручья, впадающего в высокогорное озеро, в старице.

**Schistidium austrosibiricum* Ignatova et H.H. Blom — I: 2, 9. На камнях. Со спорофитами.

**S. boreale* Poelt — I: 9 (T182706). На выходах горных пород.

***S. frigidum* H.H. Blom — I: 5 (T180508). На скале в березово-лиственничном лесу, в небольшой примеси в дерновинке *Hedwigia czernyadjevae*.

S. lancifolium (Kindb.) H.H. Blom — I: 15 (T182023). На камне на берегу реки в примеси к *Didymodon zanderi*.

**S. liliputanum* (Müll. Hal.) Deguchi — I: 10 (T181919). На камне в курумнике. Со спорофитами.

**S. papillosum* Culm. — I: 3, 10, 11, 12. На камнях. Со спорофитами.

S. platyphyllum (Mitt.) H. Perss. — I: 10, 13. На камнях в воде и на берегу реки. Со спорофитами.

S. pulchrum H.H. Blom — I: 10, 11. На камнях. Со спорофитами.

**S. sibiricum* Ignatova et H.H. Blom — I: 14 (T181624). На камне у водопада в смешанной дерновине с *Hygrohypnella ochracea*. Со спорофитами.

S. cf. sinensiapocarpum (Müll. Hal.) Ochuga — II: 23 (T221302). На скале в небольшой примеси к *Didymodon icmadophilus*. Со спорофитами.

- **S. submuticum* Broth. ex H.N. Blom — I: 15 (T182031). На скале. Со спорофитами.
- **S. tenuinerve* Ignatova et H.N. Blom — I: 9 (T182708). На выходах горных пород. Со спорофитами.
- Scorpidium revolvens* (Sw. ex anon.) Rubers — I: 2 (T183003). В воде старицы.
- Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. — I: 10. В заболоченном ернике.
- **S. tundrae* Flatberg — I: 14 (T181610). Между камнями у водопада.
- **Stereodon hamulosus* (Schimp.) Lindb. — I: 3 (T182829). На выходах горных пород.
- Struckia enervis* (Broth.) Ignatov, T.J. Кор. et D.G. Long — I: 3, 5. На скалах. С выводковыми листочками.
- Symblepharis elongata* (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov (*Oncophorus elongatus* (I. Hagen) Hedenäs) — I: 1, 3, 4, 6; II: 19, 20, 26, 27, 28. На стволах и в основании стволов березы, на гнилой древесине, часто в примеси к *Brachythecium campestre*, *Dicranum baicalense*, *D. fragilifolium*. Со спорофитами.
- **S. vaginata* (Hook. ex. Harv.) Wijk. et Margad. — II: 20. На гнилой древесине в березняке. Со спорофитами.
- **Syntrichia norvegica* F. Weber — I: 8 (T180813). На камнях в тундре. Со спорофитами.
- S. ruralis* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — I: 5, 6, 7, 8, 10. На камнях в курумнике, на скалах, на выходах горных пород.
- S. sinensis* (Müll. Hal.) Ochyra — I: 3, 5; II: 23. На камнях в лесах, на скалах в дерновинках с *Fabronia ciliaris*, *Zygodon sibiricus*, *Neckera oligocarpa*. Со спорофитами.
- S. submontana* (Broth.) Ochyra — I: 15 (T182213). На скале. Со спорофитами.
- **Tayloria* cf. *froelichiana* (Hedw.) Mitt. ex. Broth. — I: 11 (T181414). На почве в тундре. Со спорофитами.
- T. hornschurchii* (Grev. et Arnott) Broth. — I: 11 (T181401). На почве в тундре. Со спорофитами.
- Tetraplodon angustatus* (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 18 (T182406). На почве в каменистой дриадовой тундре. Со спорофитами.
- T. urceolatus* (Hedw.) Bruch, Schimp. et W. Gümbel — I: 10 (T181304). На почве в кустарничково-лишайниковой тундре. Со спорофитами.
- Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger — I: 3, 5; II: 19, 25, 28. В лесах на почве и на стволах березы, на скалах.
- Timmia comata* Lindb. et Arnell — I: 15, 16. На почве, на камнях со слоем мелкозема, в смешанной дерновинке с *Isopterygiella pulchella*, *Myurella tenerrima* и др.
- T. cf. megapolitana* Hedw. — II: 25 (T221003). На почве на берегу речки, в примеси к *Calliergonella lindbergii*.
- Timmia anomala* (Bruch et Schimp.) Limpr. — II: 23 (T221312). На скале.
- Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr. — I: 3, 9, 10, 11, 15. На камнях с мелкоземом, на выходах горных пород.
- T. inclinata* (R. Hedw.) Limpr. — I: 11 (T181520). На выходах коренных пород.
- **T. spitsbergensis* (Bizot et Thér) O. Werner, Köckinger et Ros (*Trichostomum arcticum* Kaal.) — I: 9, 15. На валунах, на камнях с мелкоземом на берегу речки, в смешанной дерновине с *Bryum* sp., *Distichium* sp.
- T. tortuosa* (Hedw.) Limpr. — I: 9, 13, 15. На скалах и на почве у основания скалы.
- T. tortuosa* var. *fragilifolia* (Jur.) Lindb. — I: 3 (T182807). На выходах горных пород в примеси к *Plagiopus oederi*.
- **Tortula hoppeana* (Schultz) Ochyra — I: 10 (181004). На почве на берегу речки.
- Tortula mucronifolia* Schwägr. — II: 20 (T220304). На камне в смешанном лесу, в дерновине с *Bryorhynchophyllum recurvirostrum*. Со спорофитами.
- Trachycystis ussuriensis* (Maack et Regel) T.J. Кор. — II: 25, 26. На камне с мелкоземом в лесных сообществах, в примеси к *Mnium thomsonii*. Со спорофитами.
- Ulota curvifolia* (Wahlenb.) Sw. — I: 3, 10, 13. На камнях.
- ***U. hutchinsiae* (Smith) Hammar — I: 1 (T180113). На валеже в березняке в смешанной дерновинке с *Pylaisia* cf. *polyantha*. Со спорофитами.

Zygodon sibiricus Ignatov, Ignatova, Z. Iwats. — I: 3, 5; II: 23, 26. На стволах тополя и березы, на скале. С выводковыми телами.

ОСОБЕННОСТИ ВЫЯВЛЕННОЙ ФЛОРЫ

Одной из особенностей изученной флоры мхов Саяно-Джидинского нагорья является высокая видовая представленность рода *Didymodon* (11 видов), что связано с распространением здесь разнообразных сухих местообитаний и выходов горных пород с богатым содержанием карбонатных соединений. Среди них редкие виды с ломкими листьями — *D. johansenii*, *D. gaochenii*, *D. hedysarifformis*. Выявлено довольно широкое распространение на территории парка двух видов рода *Didymodon*, распространенных преимущественно в южных районах Сибири, это *D. subandreaeoides* и *D. perobtusius*, причем для последнего вида недавно были впервые описаны спорофиты на основании образцов, собранных на территории парка (Afonina et al., 2022). Горным характером местности и разнообразием горных пород обусловлена высокая представленность во флоре рода *Schistidium* (12 видов). Здесь был найден *S. frigidum* — вид с преимущественно арктическим распространением, эта находка на территории парка является первым указанием вида для Республики Бурятия. Интересной является находка *S. austrosibiricum*, который был описан из Бурятии, но для территории Тункинского национального парка пока не указывался. Ареал его охватывает юг Азиатской России и приурочен к выходам известняков (Ignatov et al., 2017). Высокая видовая представленность в исследуемой флоре отмечена и у рода *Dicranum* (15 видов). Это один из крупнейших родов флоры мхов в целом, и виды его играют важную роль в растительном покрове многих сообществ и особенно в бореальной зоне. Недавно был описан новый вид для этого рода из Бурятии *D. baicalense* (Tubanova, Dugarova, 2022), выявлено его распространение в Бурятии, Забайкалье и на Дальнем Востоке (Амурская область и Приморский край) и, как выяснилось, в Тункинском парке он не является редким.

С другой стороны, надо отметить, что на исследованной территории ограничено распространение заболоченных местообитаний. В связи с этим во флоре слабо представлены

сфагновые мхи, зарегистрировано всего два вида — *Sphagnum fuscum* и *S. tundrae*, а также реже обычного встречаются *Aulacomnium palustre*, *Sarmentypnum exannulatum*, *S. sarmentosum*, *Scorpidium revolvens*. И только по берегам ручьев и водотоков были встречены *Bryum pseudotriquetrum*, *Philonotis fontana*, *Cratoneuron filicinum*, *Calliergonella lindbergii*. Такие довольно обычные виды сырых местообитаний, как *Paludella squarrosa*, *Scorpidium scorpioides* и виды рода *Warnstorfia*, на исследованной территории Саяно-Джидинского нагорья не отмечены.

Одной из особенностей изученной флоры является также присутствие в ее составе азиатских (*Schistidium austrosibiricum*, *Struckia enervis*), восточноазиатских (*Anacamptodon latidens*, *Plagiomnium acutum*, *Pseudohygrohypnum purpurascens*, *Trachycystis ussuriensis*) и восточноазиатско-североамериканских видов (*Brothera leana*, *Myuroclada maximowiczii*), что несомненно связано с местоположением Саяно-Джидинского нагорья и его флорогенетическими связями с ближайшими территориями. Эта особенность отмечалась также для бриофлор других районов в Тункинском национальном парке, например, для флоры печеночников и флоры мхов Ниловой Пустыни (Konstantinova et al., 2018; Afonina, 2021).

По результатам проведенного исследования впервые для территории Бурятии приводятся 5 видов: *Blindiadelphus diversifolius*, *Fissidens exilis*, *Leptopterigynandrum decolor*, *Schistidium frigidum*, *Ulotia hutchinsiae*.

Blindiadelphus diversifolius — кальцефильный вид, приурочен к выходам карбонатных пород, в России распространен преимущественно в азиатской части (Алтай, Таймыр, Якутия, Хабаровский край, Сахалин), указываются также находки на Кольском п-ове и в Карелии (Ignatov et al., 2017; Ivanov et al., 2017). Ближайшее местонахождение этого вида известно в Забайкальском крае (Afonina et al., 2017).

Fissidens exilis — в России вид указан для европейской части, в азиатской части известна находка только на Алтае (Ignatov et al., 2006).

Leptopterigynandrum decolor — очень редкий вид, до настоящего времени был известен в России только на Алтае, за ее пределами встречается в Индии и Китае (Ignatov et al., 2020b).

Schistidium frigidum — арктический и субарктический вид, распространен на севере Голарктики, южнее встречается редко (Ignatov et al., 2018).

Ulota hutchinsiae — редкий вид, в России встречается в основном в европейской части (на островах Балтийского моря в Ленинградской обл., в Карелии, на Кавказе), известен также на Алтае (Ignatov et al., 2018). На данный момент находка вида в Бурятии самая восточная в России.

Интересны также находки следующих редких видов.

Dydimodon asperifolius — впервые для Бурятии приводился из Окинского р-на (Afonina, 2009). Находка на Саяно-Джидинском нагорье является новой для флоры мхов Тункинского национального парка и второй для Бурятии. Вид собран со спорофитами, что встречается очень редко.

Meesia minor — ранее указывался А.Л. Абрамовой (Abramova, 1956) для Кольского п-ова как *Meesia uliginosa* var. *minor* (Brid.) F. Weber et D. Mohr. Потом долгое время таксон для флоры России нигде в бриологической литературе не упоминался, но после подтверждения его видовой самостоятельности L. Hedenäs (2020) были опубликованы находки *Meesia minor* для многих регионов России (европейская и сибирская Арктика, Ханты-Мансийский автономный округ, Кавказ, Алтай, Якутия, Магаданская обл., Камчатка, о-в Беринга, Сахалин, Чукотка) (Ellis et al., 2021, 2022). Впервые для Бурятии *Meesia minor* приводится из Тункинского национального парка (гора Улябор) (Kotkova et al., 2023).

Pararhexophyllum sollmanianum — редкий вид, описан из Китая; в России известен из Забайкальского края (Куцера et al., 2020), Приморского края (Ishchenko et al., 2022) и Бурятии (Dugaeva et al., 2022). Для Бурятии впервые приводится для южного макросклона Тункинского хребта, и находка на Саяно-Джигинском нагорье — второе местонахождение этого редкого вида в парке.

Pseudohygrohypnum purpurascens — восточно-азиатский вид, его распространение пока выявлено недостаточно полно. В России известен на Дальнем Востоке на Южном Сихотэ-Алине и на южных Курилах (Ignatov et al., 2022), недавно был найден в Тункинском национальном

парке (Sofronova et al., 2022), и это была первая находка вида в Южной Сибири.

Два редких арктоальпийских вида рода *Taylorella* (*T. hornschurchii* и *T. cf. froelichiana*) были обнаружены на почве в дриадово-лишайниково-моховой тундре, оба вида собраны со спорофитами. Первый вид встречается на северо-востоке России (Якутия, Чукотка и о-в Врангеля) (Ignatov et al., 2018). Образец, определенный нами как *T. cf. froelichiana*, имеет отличия по морфологии от описания вида во Флоре мхов России (Ignatov et al., 2018). У собранных нами образцов ножка спорофита более длинная 1.5–2 мм, во Флоре мхов России указывается до 1 мм, клетки верхней части листа 75–150 мкм против 40–120 мкм, листья 2–3 мм дл. против 1–2 мм, стебель с гиалодермисом, во Флоре мхов России гиалодермис у этого вида не указывается. По предварительному молекулярно-генетическому анализу локусов ядерной рДНК (ITS1-2), хлоропластной ДНК (trnL-F, rps4) нами выявлено, что образец близок к *T. froelichiana*, но имеются некоторые отличия в нуклеотидных последовательностях по этим локусам. Для того, чтобы сделать окончательный достоверный вывод, необходим дополнительный молекулярно-генетический анализ близких видов.

На Саяно-Джидинском нагорье были повторно отмечены для Бурятии такие редкие виды как *Schistidium tenuinerve*, который ранее приводился только из Селенгинского р-на (Sofronova et al., 2021); *S. sibiricum*, впервые указывался для Бурятии с северо-западного берега оз. Байкал (Ignatova et al., 2010); *Tortula hoppeana*, первая находка вида была сделана в Бурятии в Баргузинском заповеднике (Afonina et al., 2018); и *Orthothecium sibiricum*, новый недавно описанный вид, который впервые указывался для Бурятии из Окинского р-на (Ignatov et al., 2020).

Следует также отметить, что из 33 видов мхов, включенных в Красную книгу Республики Бурятия (The Red..., 2013) на территории Тункинского национального парка были известны местонахождения 15 видов, дополнительно на Саяно-Джидинском нагорье были найдены еще два краснокнижных вида — *Lescuraea incurvate* и *Plagiomnium acutum*. В ходе проведенных исследований были выявлены дополнительные

местонахождения на территории парка для трех краснокнижных мхов — это *Didymodon perobtus*, *Rhizomnium andrewsianum* и *Struckia enervis*, которые здесь оказались не редкими.

Таким образом, в результате проведенных исследований на Саяно-Джидинском нагорье сведения о флоре мхов Тункинского национального парка были дополнены и к настоящему времени для этой территории известно 393 вида. И это не окончательная цифра, список видов в будущем должен увеличиться за счет исследований еще не изученных территорий и уточнения видовой принадлежности сомнительных образцов на основе молекулярно-генетических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны администрации Тункинского национального парка и его сотрудникам Е.А. Криваль, Н.А. Арбижинову, Г.Г. Шойдокову за помощь в проведении полевых исследований, Ц.А. Тубанову за оформление картосхемы. Работа авторами выполнена в рамках проекта Российского научного фонда № 22-24-20132, <https://rscf.ru/project/22-24-20132/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramova] Абрамова А.Л. 1956. Монографический обзор семейства Meesiaceae в СССР. — Бот. матер. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР. 11(10): 393–489.
- Afonina O.M. 2009. New moss records from Buryatia. 4. (East Sayan, upper of Oka River). — *Arctoa*. 18: 273–274. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.19>
- [Afonina] Афонина О.М. 2021. Флора мхов Ниловой пустыни (Восточный Саян, Республика Бурятия). — Бот. журн. 106(10): 971–985. <https://doi.org/10.31857/S0006813621100021>
- Afonina O.M., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. 2022. A revision the *Didymodon perobtus* group (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 31: 191–204. <https://doi.org/10.15298/arctoa.31.21>
- [Afonina et al.] Афонина О.М., Чернядьева И.В., Игнатова Е.А., Мамонтов Ю.С. 2017. Мхи Забайкальского края. СПб. 301 с.
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Tubanova D.Ya. 2018. Mosses of the Barguzin State Nature Reserve (Republic of Buryatia). — *Arctoa*. 27: 140–156. https://doi.org/10.15298/arctoa.27.14_1
- [Atlas...] Атлас Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская область). 1967. М.—Иркутск. 176 с.
- [Bardunov] Бардунов Л.В. 1965. Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.—Л. 161 с.
- [Brotherus, Savicz] Бротерус В.Ф., Савич Л.И. 1932. Список мхов, собранных А.А. Еленкиным в 1902 г. в Саянских горах и в Монголии. — Изв. Бот. сада АН СССР. 31: 81–96.
- [Dugarova et al.] Дугарова О.Д., Афонина О.М., Тубанова Д.Я. 2022. К флоре мхов Тункинского хребта (Восточный Саян, Республика Бурятия). — *Новости сист. низш. раст.* 56(2): 441–461. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.441>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Ivchenko T.G., Kholod S.S., Kotkova V.M., Kuzmina E.Yu., Potemkin A.D., Sergeeva Yu.M., Asthana A.K., Gupta D., Sahu V., Srivastava S., Bakalin V.A., Bednarek-Ochyra H., Campisi P., Dia M.G., Choi S.S., Dagnino D., Minuto L., Turcato C., Drapela P., Dugarova O.D., Tubanova D.Ya., Enroth J., Koponen T., Klama H., Erdağ A., Kırmacı M., Fedosov V.E., Hodgetts N.G., Holyoak D.T., Jukonienė I., Konstantinova N.A., Savchenko A.N., Vilnet A.A., Krival E.A., Kürschner H., Lapshina E.D., Larrain J., Ma W.Z., Maksimov A.I., Marino M.L., Müller F., Pande N., Park S.J., Sun B.Y., Pivoras A., Plášek V., Puglisi M., Sciandrello S., Rajian N.J., Suleiman M., Schäfer-Verwimp A., Shevock J.R., Spitale D., Stebel A., Taha M.A., Porley R.D. 2019. New national and regional bryophyte records, 61. — *Journal of Bryology*. 41(4): 364–384. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1673601>
- Ellis L.T., Ah-Peng C., Aslan G., Bakalin V.A., Bergamini, Callaghan D.A., Campisi P., Raimondo F.M., Choi S.S., Csiky J., Csikyné Radnai É.B., Cykowska-Marzencka A., Czernyadjeva I.V., Kalina Yu M., Afonina O.M., Domina G., Drapela P., Fedosov V.E., Fuertes E., Gabriel R., Kubová M., Soares Albercaria I., Gospodinov G., Natcheva R., Graulich A., Hedderson T., Hernández-Rodríguez E., Hugonnot V., Hyun C.W., Kırmacı M., Çatak U., Kubešová S., Kučera J., La Farge C., Larraín J., Martin P., Mufeed B., Manju C.N., Rajesh K.P., Németh Cs., Nagy J., Norhazrina N., Syazwana N., O'Leary S.V., Park S.J., Peña-Retes A.P., Rimac A., Alegro A., Šegota V., Koletić N., Vuković N., Rosadziński S., Rosselló J.A., Sabovljević M.S., Sabovljević A.D., Schäfer-Verwimp A., Sérgio, Shkurko A.V., Shyriaieva D., Virchenko V.M., Smoczyk M., Spitale D., Srivastava P., Omar I., Asthana A.K., Staniaszek-Kik M., Cienkowska A., Ștefănuț M.-M., Ștefănuț S., Tamas G., Bîrsan C.-C., Nicoară G.-R., Ion M. C., Pócs T., Kunev G., Troeva E.I., van Rooy J., Wietrzyk-Pełka P., Węgrzyn M.H., Wolski G.J., Bożyk D. et Cienkowska A. 2021. New national and regional bryophyte records, 65. — *Journal of Bryology*. 43(1): 67–91. <https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1878804>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Alegro A., Šegota V., Boiko M., Zagorodniuk N., Burghardt M., Alatas M., Alsan G., Batan N., Dragičević S., Erata H., Kırmacı M., Özenoğlu H., Evangelista M., Valente E.B., Feletti T.A., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Oliván G.,

- Natcheva R., Gospodinov G., Hodgson A., Kiebacher N., Köckinger H., von Konrat M., Krajšek S.S., Cimerman Ž.L., Kučera J., Mikulášková E., Müller F., Muñoz J., Ochya R., Peralta D.F., Philippe M., Porley R.D., Rawat K.K., Paul R.R., Ros R.M., Werner O., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C., Schkurko A.V., Söderström L., de Souza A.M., Spitalé D., Ștefănuț S., Tabua M., Winter G. 2022. New national and regional bryophyte records, 69. — *Journal of Bryology*. 44(1): 87–102.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2061242>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Ah-Peng C., Álvaro Alba W.R., Aponte Rojas A.M., Arya R., Bhandari M., Burghardt M., Callaghan D.A., Cottet A.C., Draper I., Enroth J., Etylina A.S., Gabriel R., Joshi P., Kučera J., Lara F., Mateo Jiménez A.L., Messuti M.I., Mežaka A., Montoya J.V., Opmanis A., Papp B., Picanço C.F.S., Reeb C., Širka P., Tewari S.D., Tubanova D.Ya., Villamarín C. 2023. New national and regional bryophyte records, 72. — *Journal of Bryology*. 45(1): 79–84.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2023.2193083>
- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larraín J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ya., Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogeny of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). — *Botanical Journal of the Linnean Society*. 195(4): 545–567.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- Hedenäs L. 2020. Disentangling Scandinavian species hidden within *Meesia uliginosa* Hedw. s.l. (Bryophyta, Meesiaceae). — *Lindbergia*. 42: 1–15.
<https://doi.org/10.25227/lindb.01125>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-List of Mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарек-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Том 2. Oedipodiales – Grimmiaceae. М. 560 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Я., Белл Н.Э. 2018. Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales. М. 543 с.
- Ignatov M.S., Kučera J., Hedenäs L., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. 2020. A revisia of the genus *Orthothecium* (Plagiotheciaceae, Bryophyta) in Northern Eurasia. — *Arctoa*. 29(1): 10–48.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.29.02.1>
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Чернядьева И.В., Афонина О.М., Максимов А.И., Кучера Я., Акатова Т.В., Дорошина Г.Я. 2020. Флора мхов России. Том 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). М. 600 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Афонина О.М., Чернядьева И.В., Хеденас Л., Черданцева В.Я. 2022. Флора мхов России. Том 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). М. 472 с.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenas L., Czerdantseva V. Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatova E.A., Blom H.H., Goryunov D.V., Milutina I.A. 2010. On the genus *Schistidium* (Grimmiaceae, Musci) in Russia. — *Arctoa*. 19: 195–233.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.19.19>
- Ishchenko Yu.C., Shkurko A.V., Kuznetsova O.I., Fedorova A.V., Fedosov V.E. 2022. New records of rare and otherwise interesting mosses from the Ussurijsky State Reserve (Primorsky Territory, Russia). — *Arctoa*. 31(1): 155–165.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.17>
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D., Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. — *Arctoa*. 26(1): 1–10.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Konstantinova N.A., Mamontov Yu.S., Savchenko A.N. 2018. On the liverwort flora of Tunkinskiy National Park (Republic of Buryatia, Russia). — *Arctoa*. 27: 131–139. <https://doi.org/10.15298/arctoa.27.13>
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Androsova V.I., Belyakov E.A., Bersanova A.N., Biryukova O.V., Butunina E.A., Chesnokov S.V., Davydov D.A., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Dugarova O.D., Filippova N.V., Frolov I.V., Glazunov V.A., Gorbunova I.A., Himmelbrant D.E., Ignatova E.A., Iliushin V.A., Kirtsideli I.Yu., Konoreva L.A., Kuznetsova O.I., Makryi T.V., Melekhin A.V., Mongush Ch.B., Nikolaenko S.A., Nikolaev N.S., Notov A.A., Popova N.N., Rodina O.A., Romanov R.E., Rudykina E.A., Ryzhkova P.Yu., Ryzhova E.M., Sambyla Ch.N., Sheshtakova A.A., Sonina A.V., Stepanchikova I.S., Stepanova V.A., Storozhenko Yu.V., Tarasova V.N., Tsurykau A.G., Tubanova D.Ya., Tugi E.V., Vilnet A.A.,

- Vishnyakov V.S., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Zhdanov I.S., Zhuykov K.A., Zibzeev E.G., Zvyagina E.A. 2023. New cryptogamic records. 12. — *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 57(2): R1–R58.
- Kučera J., Sollman P., Afonina O.M., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Shevock J.R., Tubanova D.Ya., Ignatov M.S. 2020. Range extensions for *Bryoerythrophyllum sollmanianum* and *Tortula yuennanensis* (Pottiaceae, Musci) with reconsideration of their phylogenetic affinities including *Pararhexophyllum*, gen. nov. — *Nova Hedwigia*, Beiheft. 150: 273–292.
<https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2020/273>
- Kuznetsova O.I. (ed.), Belkina O.A., Dugarova O.D., Fedorova A.V., Fedosov V.E., Filippov I.V., Kazanovsky S.G., Lapshina E.D., Pisarenko O.Yu., Potemkin A.D., Tubanova D.Ya., Vilnet A.A. 2022. Bryophyte molecular barcoding records. 7. — *Arctoa*. 31(2): 223–226.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.23>
- [Lamakin V.V., Lamakin N.V.] Ламакин В.В., Ламакин Н.В. 1930. Саяно-Джидинское нагорье. — *Землеведение*. 32(1–2): 21–54.
- [Преображенский] Преображенский В.С., Фадеева Н.В., Мухина Л.И., Томилов Г.И. 1959. Типы местности и природное районирование Бурятской АССР. М. 218 с.
- [The Red...] Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2013. — Изд. 3-е, перераб. и доп. Улан-Удэ. 688 с.
- Sofronova E.V. (ed.), Afonina O.M., Borovichev E.A., Boychuk M.A., Doroshina G.Ya., Fedosov V.E., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kazanovsky S.G., Kharsinov Z. Kh., Konstantinova N.A., Philippov D.A., Pisarenko O. Yu., Popova N.N., Shafigullina N.R., Tubanova D.Ya., Yakimov A.V., Zakharchenko D.A., Zheleznova G.V. 2017. New bryophyte records. 9. — *Arctoa*. 26(2): 214–227.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.20>
- Sofronova E.V., Abdurakhmanova Z.I., Afonina O.M., Borovichev E.A., Boychuk M.A., Cherednichenko O.V., Czernyadjeva I.V., Doroshina G. Ya., Dulin M.V., Esina I.G., Fedosov V.E., Freydin G.L., Gadzhiaev M.G., Grishutkin O.G., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kessel D.S., Khapugin A.A., Kozhin M.N., Kushnevskaya E.V., Kuzmina E. Yu., Liksakova N.S., Maksimov A.I., Moshkovskii S.A., Popova N.N., Potemkin A.D., Semenova N.A., Shchukina K.V., Sinichkina A.D., Smirnova E.V., Suslova E.G., Tubanova D. Ya., Zheleznova G.V. 2021. New bryophyte records. 17. — *Arctoa*. 30(2): 465–477.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.30.32>
- Sofronova E.V. (ed.), Afonina O.M., Belkina O.A., Boychuk M.A., Chakov V.V., Czernyadjeva I.V., Doroshina G. Ya., Dulin M.V., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Filippov I.V., Glazkova E.A., Grishutkin O.G., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Ivchenko T.G., Kartasheva A.S., Khetagurov Kh. M., Konstantinova N.A., Kozhin M.N., Kuptsova V.A., Kutenkov S.A., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Makarova M.A., Maksimov A.I., Minayeva T. Ju., Nikolayev I.A., Popova N.N., Potemkin A.D., Schuryakov D.S., Sergienko L.A., Shkurko A.V., Suragina S.A., Taran G.S., Teleganova V.V., Tsvizhba R.A., Tubanova D. Ya. 2022. New bryophyte records. 19. — *Arctoa*. 31(2): 227–246.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.24>
- Tubanova D.Ya., Dugarova O.D. 2022. *Dicranum baicalense* (Dicranaceae, Bryophyta), a new species from Russia. — *Arctoa*. 31: 145–154.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.16>
- Tubanova D.Ya., Tumurova O.D., Ignatova E.A. 2016. On *Dicranum elongatum* and *D. groenlandicum* in Russia. — *Arctoa*. 25(2): 285–300.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.25.22>
- [Tubanova et al.] Тубанова Д.Я., Мамонтов Ю.С., Афонина О.М., Потемкин А.Д. 2017а. Новые и редкие виды мхов и печеночников во флоре Республики Бурятия. — *Бот. журн.* 102(10): 1442–1454.
- Tubanova D.Ya., Tumurova O.D., Ignatova E.A. 2017b. The genus *Mielichhoferia* (Mielichhoferiaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 26(2): 166–180.
- [Zhukov] Жуков В.М. 1965. Климат. Предбайкалье и Забайкалье. М. С. 17–19.

TO THE MOSS FLORA OF THE TUNKA NATIONAL PARK (SAYAN-DZHIDA UPLAND, REPUBLIC OF BURYATIA)

D. Ya. Tubanova^{1, #}, O. M. Afonina^{2, ##}, O. D. Dugarova^{1, ###}

^a*Institute of General and Experimental Biology SB RAS
Sakhjanovoy Str., 6, Ulan-Ude, 670047, Russia*

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

[#]*e-mail: tdolgor@mail.ru*

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

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

For the first time, a study of the moss flora of the Sayan-Dzhida Upland was conducted in 2018 and 2022 (Tunka National Park, Republic of Buryatia). A total of 239 moss species and 1 variety have been identified. Among them, there are 5 species new to the moss flora of Buryatia (*Blindia delphus diversifolius*, *Fissidens exilis*, *Leptopterigynandrum decolor*, *Schistidium frigidum*, and *Ulotia hutchinsiae*). New localities for five species listed in the Red Data Book of Buryatia (2013) are given: *Didymodon perobtus*, *Lescurea incurvata*, *Plagiomnium acutum*, *Rhizomnium andrewsianum*, and *Struckia enervis*. There are 73 moss species new for the Park. The features of the studied moss flora are discussed.

Keywords: mosses, rare species, Sayan-Dzhida Upland, Tunka National Park, Buryatia

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their gratitude to the administration of Tunka National Park and its staff E.A. Krival, N.A. Arbizhinov, G.G. Shoydokov for their assistance in conducting the study, and to Ts.A. Tubanov for design of the map.

The work was supported by the Russian Science Foundation (grant 22-24-20132, <https://rscf.ru/project/22-24-20132/>).

REFERENCES

- Abramova A.L. 1956. Monographic review of Meesiaceae in the USSR. — Trudy Botanicheskogo Instituta im. V.L. Komarova. 11(10): 393–489 (In Russ.).
- Afonina O.M. 2009. New moss records from Buryatia. 4. (East Sayan, upper of Oka River). — Arctoa. 18: 273–274. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.19>
- Afonina O.M. 2021. Moss flora of Nilova Pustyn' (Eastern Sayan, Republic of Buryatia). — Bot. Zhurn. 106(10): 971–985 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621100021>
- Afonina O.M., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. 2022. A revision of the *Didymodon perobtus* group (Pottiaceae, Bryophyta) in Russia. — Arctoa. 31: 191–204. <https://doi.org/10.15298/arctoa.31.21>
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Ignatova E.A., Mamontov Yu.S. 2017. Mosses of Zabaikalsky Territory. St. Petersburg. 301 p. (In Russ.).
- Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Tubanova D.Ya. 2018. Mosses of the Barguzin State Nature Reserve (Republic of Buryatia). — Arctoa. 27: 140–156. <https://doi.org/10.15298/arctoa.27.14.1>
- Atlas Zabaikal'ya (Buryatskaya ASSR i Chitinskaya oblast'). 1967. [Atlas of Transbaikalia (Buryat ASSR and Chita Region)]. Moscow – Irkutsk. 176 p.
- Bardunov L.V. 1965. Listostebelnye Mkhii Vostochnogo Sayana [The Mosses of the Eastern Sayan Mountains]. Moscow, Leningrad. 160 p. (In Russ.).
- Brotherus V.F., Savicz L.I. 1932. Spisok mkhov, sobrannykh A.A. Elenkinym v 1902 godu v Sayanskikh gorakh i v Mongolii [Check-list of bryophytes collected by A.A. Elenkin in 1902 in Sayan Mountains and Mongolia]. — Izvestiya Botanicheskogo Sada AN SSSR. 30(1–2): 81–96 (In Russ.).
- Dugarova O.D., Afonina O.M., Tubanova D.Ya. 2022. Contribution to the moss flora of the Tunka Range (Eastern Sayan, Republic of Buryatia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 56(2): 441–461 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.441>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Ivchenko T.G., Kholod S.S., Kotkova V.M., Kuzmina E.Yu., Potemkin A.D., Sergeeva Yu. M., Asthana A.K., Gupta D., Sahu V., Srivastava S., Bakalin V.A., Bednarek-Ochyra H., Campisi P., Dia M.G., Choi S.S., Dagnino D., Minuto L., Turcato C., Drapela P., Dugarova O.D., Tubanova D.Ya., Enroth J., Koponen T., Klama H., Erdağ A., Kırmacı M., Fedosov V.E., Hodgetts N.G., Holyoak D.T., Jukonienė I., Konstantinova N.A., Savchenko A.N., Vilnet A.A., Krival E.A., Kürschner H., Lapshina E.D., Larrain J., Ma W.Z., Maksimov A.I., Marino M.L., Müller F., Pande N., Park S.J., Sun B.Y., Pivoras A., Plášek V., Puglisi M., Sciandrello S., Rajian N.J., Suleiman M., Schäfer-Verwimp A., Shevock J.R., Spitale D., Stebel A.,

- Taha M.A., Porley R.D. 2019. New national and regional bryophyte records, 61. — *Journal of Bryology*. 41(4): 364–384.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1673601>
- Ellis L.T., Ah-Peng C., Aslan G., Bakalin V.A., Bergamini, Callaghan D.A., Campisi P., Raimondo F.M., Choi S.S., Csiky J., Csikyné Radnai É.B., Cykowska-Marzencka A., Czernyadjeva I.V., Kalinina Yu M., Afonina O.M., Domina G., Drapela P., Fedosov V.E., Fuertes E., Gabriel R., Kubová M., Soares Albergaria I., Gospodinov G., Natcheva R., Graulich A., Hedderson T., Hernández-Rodríguez E., Hugonnot V., Hyun C.W., Kirmacı M., Çatak U., Kubešová S., Kučera J., La Farge C., Larraín J., Martin P., Mufeed B., Manju C.N., Rajesh K.P., Németh Cs., Nagy J., Norhazrina N., Syazwana N., O'Leary S.V., Park S.J., Peña-Retes A.P., Rimac A., Alegro A., Šegota V., Koletić N., Vuković N., Rosadziński S., Rosselló J.A., Sabovljević M.S., Sabovljević A.D., Schäfer-Verwimp A., Sérgio, Shkurko A.V., Shyriaieva D., Virchenko V.M., Smoczyk M., Spitale D., Srivastava P., Omar I., Asthana A.K., Staniaszek-Kik M., Cienkowska A., Ștefănuț M.-M., Ștefănuț S., Tamas G., Bîrsan C.-C., Nicoară G.-R., Ion M.C., Pócs T., Kunev G., Troeva E.I., van Rooy J., Wietrzyk-Pełka P., Węgrzyn M.H., Wolski G.J., Bożyk D. et Cienkowska A. 2021. New national and regional bryophyte records, 65. — *Journal of Bryology*. 43(1): 67–91.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1878804>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Alegro A., Šegota V., Boiko M., Zagorodniuk N., Burghardt M., Alatas M., Alsan G., Batan N., Dragičević S., Erata H., Kirmaci M., Özenoğlu H., Evangelista M., Valente E.B., Feletti T.A., Ezer T., Fedosov V.E., Fuertes E., Oliván G., Natcheva R., Gospodinov G., Hodgson A., Kiebach N., Köckinger H., von Konrat M., Krajšek S.S., Cimerman Ž.L., Kučera J., Mikulášková E., Müller F., Muñoz J., Ochyra R., Peralta D.F., Philippe M., Porley R.D., Rawat K.K., Paul R.R., Ros R.M., Werner O., Schäfer-Verwimp A., Sérgio C., Shkurko A.V., Söderström L., de Souza A.M., Spitale D., Ștefănuț S., Tabua M., Winter G. 2022. New national and regional bryophyte records, 69. — *Journal of Bryology*. 44(1): 87–102.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2022.2061242>
- Ellis L.T., Afonina O.M., Ah-Peng C., Álvaro Alba W.R., Aponte Rojas A.M., Arya R., Bhandari M., Burghardt M., Callaghan D.A., Cottet A.C., Draper I., Enroth J., Etylina A.S., Gabriel R., Joshi P., Kučera J., Lara F., Mateo Jiménez A.L., Messuti M.I., Mežaka A., Montoya J.V., Opmanis A., Papp B., Picanço C.F.S., Reeb C., Širka P., Tewari S.D., Tubanova D.Ya., Villamarín C. 2023. New national and regional bryophyte records, 72. — *Journal of Bryology*. 45(1): 79–84.
<https://doi.org/10.1080/03736687.2023.2193083>
- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larraín J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ya., Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogeny of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). — *Botanical Journal of the Linnean Society*. 195(4): 545–567.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- Hedenäs L. 2020. Disentangling Scandinavian species hidden within *Meesia uliginosa* Hedw. s.l. (Bryophyta, Meesiaceae). — *Lindbergia*. 42: 1–15.
<https://doi.org/10.25227/lindb.01125>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-List of Mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Munoz J., Bedharek-Ochyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Czernyadjeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Moss flora of Russia. Vol. 2: Oedipodiales – Grimmiaceae. Moscow. 560 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N.T. 2018. Moss flora of Russia. Vol. 4: Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Kučera J., Hedenäs L., Kuznetsova O.I., Ignatova E.A. 2020. A revisa of the genus *Orthothecium* (Plagiotheciaceae, Bryophyta) in Northern Eurasia. — *Arctoa*. 29(1): 10–48.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.29.02.1>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kučera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Moss flora of Russia. Vol. 5: Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. 600 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Czernyadjeva I.V., Hedenas L., Czerdantseva V Ya. 2022. Moss flora of Russia. Vol. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ. and Engl.).
- Ignatova E.A., Blom H.H., Goryunov D.V., Milutina I.A. 2010. On the genus *Schistidium* (Grimmiaceae, Musci) in Russia. — *Arctoa*. 19: 195–233.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.19.19>
- Ishchenko Yu.C., Shkurko A.V., Kuznetsova O.I., Fedorova A.V., Fedosov V.E. 2022. New records of rare and otherwise interesting mosses from the Ussurijsky State Reserve (Primorsky Territory, Russia). — *Arctoa*. 31(1): 155–165. <https://doi.org/10.15298/arctoa.31.17>
- Ivanov O.V., Kolesnikova M.A., Afonina O.M., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Czernyadjeva I.V., Dudov S.V., Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ivanova E.I., Kozhin M.N., Lapshina E.D.,

- Notov A.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Savchenko A.N., Teleganova V.V., Ukrainskaya G.Yu., Ignatov M.S. 2017. The database of the Moss flora of Russia. — *Arctoa*. 26(1): 1–10.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.01>
- Konstantinova N.A., Mamontov Yu.S., Savchenko A.N. 2018. On the liverwort flora of Tunkinskiy National Park (Republic of Buryatia, Russia). — *Arctoa*. 27: 131–139. <https://doi.org/10.15298/arctoa.27.13>
- Kotkova V.M., Afonina O.M., Androsova V.I., Belyakov E.A., Bersanova A.N., Biryukova O.V., Butunina E.A., Chesnokov S.V., Davydov D.A., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Dugarova O.D., Filippova N.V., Frolov I.V., Glazunov V.A., Gorbunova I.A., Himmelbrant D.E., Ignatova E.A., Iliushin V.A., Kirtsideli I.Yu., Konoreva L.A., Kuznetsova O.I., Makryi T.V., Melekhin A.V., Mongush Ch.B., Nikolaenko S.A., Nikolaev N.S., Notov A.A., Popova N.N., Rodina O.A., Romanov R.E., Rudykina E.A., Ryzhkova P.Yu., Ryzhova E.M., Sambyla Ch.N., Sheshtakova A.A., Sonina A.V., Stepanchikova I.S., Stepanova V.A., Storozhenko Yu.V., Tarasova V.N., Tsurykau A.G., Tubanova D.Ya., Tugi E.V., Vilnet A.A., Vishnyakov V.S., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Zhdanov I.S., Zhuykov K.A., Zibzeev E.G., Zvyagina E.A. 2023. New cryptogamic records. 12. — *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 57(2): R1–R58.
- Kučera J., Sollman P., Afonina O.M., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Shevock J.R., Tubanova D.Ya., Ignatov M.S. 2020. Range extensions for *Bryoerythrophyllum sollmanianum* and *Tortula yuennanensis* (Pottiaceae, Musci) with reconsideration of their phylogenetic affinities including *Pararhexophyllum*, gen. nov. — *Nova Hedwigia*, Beiheft 150: 273–292.
<https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2020/273>
- Kuznetsova O.I. (ed.), Belkina O.A., Dugarova O.D., Fedorova A.V., Fedosov V.E., Filippov I.V., Kazanovsky S.G., Lapshina E.D., Pisarenko O.Yu., Potemkin A.D., Tubanova D.Ya., Vilnet A.A. 2022. Bryophyte molecular barcoding records. 7. — *Arctoa*. 31(2): 223–226.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.23>
- Lamakin V.V., Lamakin N.V. 1930. Sayano-Dzhidinskoe nagor'ye [Sayano-Dzhida Highlands]. — *Zemledelie*. 32(1–2): 21–54 (In Russ.).
- Preobrazhenskiy V.S., Fadeyeva N.V., Mukhina L.I., Tomilov G.I. 1959. Tipy mestnosti i prirodnoye rayonirovaniye Buryatskoy ASSR [Types of terrain and natural zoning of the Buryat ASSR]. Moscow. 218 p. (In Russ.).
- Sofronova E.V. (ed.), O.M. Afonina, E.A. Borovichev, M.A. Boychuk, G.Ya. Doroshina, V.E. Fedosov, M.S. Ignatov, E.A. Ignatova, S.G. Kazanovsky, Z.Kh. Kharsinov, N.A. Konstantinova, D.A. Philippov, O.Yu. Pisarenko, N.N. Popova, N.R. Shafigullina, D.Ya. Tubanova, A.V. Yakimov, D.A. Zakharchenko, G.V. Zheleznova. 2017. New bryophyte records. 9. — *Arctoa*. 26(2): 214–227.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.20>
- Sofronova E.V., Abdurakhmanova Z.I., Afonina O.M., Borovichev E.A., Boychuk M.A., Cherednichenko O.V., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dulin M.V., Esina I.G., Fedosov V.E., Freydin G.L., Gadzhiaev M.G., Grishutkin O.G., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kessel D.S., Khapugin A.A., Kozhin M.N., Kushnevskaya E.V., Kuzmina E.Yu., Liksakova N.S., Maksimov A.I., Moshkovskii S.A., Popova N.N., Potemkin A.D., Semenova N.A., Shchukina K.V., Sinichkina A.D., Smirnova E.V., Suslova E.G., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V. 2021. New bryophyte records. 17. — *Arctoa*. 30(2): 465–477.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.30.32>
- Sofronova E.V. (ed.), Afonina O.M., Belkina O.A., Boychuk M.A., Chakov V.V., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dulin M.V., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Filippov I.V., Glazkova E.A., Grishutkin O.G., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Ivchenko T.G., Kartasheva A.S., Khetagurov Kh.M., Konstantinova N.A., Kozhin M.N., Kuptsova V.A., Kutenkov S.A., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Makarova M.A., Maksimov A.I., Minayeva T.Ju., Nikolayev I.A., Popova N.N., Potemkin A.D., Schuryakov D.S., Sergienko L.A., Shkurko A.V., Suragina S.A., Taran G.S., Teleganova V.V., Tsvizhba R.A., Tubanova D.Ya. 2022. New bryophyte records. 19. — *Arctoa*. 31(2): 227–246.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.24>
- The Red Data Book of Republic of Buryatia: Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi. 3rd Ed., Rev. and Enl. 2013. Ulan-Ude. 688 p. (In Russ.).
- Tubanova D.Ya., Tumurova O.D., Ignatova E.A. 2016. On *Dicranum elongatum* and *D. groenlandicum* in Russia. — *Arctoa*. 25(2): 285–300.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.25.22>
- [Tubanova et al.] Тубанова Д.Я., Мамонтов Ю.С., Афонина О.М., Потемкин А.Д. 2017a. New and rare species in the moss and liverwort flora of the Republic of Buryatia. — *Bot. Zhurn.* 102(10): 1442–1454 (In Russ.).
- Tubanova D.Ya., Tumurova O.D., Ignatova E.A. 2017b. The genus *Mielichhoferia* (Mielichhoferiaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 26(2): 166–180.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.26.16>
- Tubanova D.Ya., Dugarova O. 2022. *Dicranum baicalense* (Dicranaceae, Bryophyta), a new species from Russia. — *Arctoa*. 31: 145–154.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.31.16>
- Zhukov V.M. 1965. *Klimat. Predbaykal'ye i Zabaykal'ye* [Climate. Prebaikal and Transbaikalia]. Moscow. P. 17–19 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ДРЕВОСТОЯ НА МЕСТЕ СГОРЕВШЕГО ЕЛЬНИКА В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2024 г. М. Ю. Пукинская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия
E-mail: pukinskaya@gmail.com

Поступила в редакцию 20.09.2023 г.
Получена после доработки 11.12.2023 г.
Принята к публикации 21.12.2023 г.

Исследование проводили в Центральном-Лесном заповеднике (южная тайга, Тверская область) на гари, образовавшейся в 1999 году. Целью работы было выяснить характеристики формирующегося на гари древостоя и возможности их применения для реконструкции истории нарушений в старых ельниках. Для этого были заложены 14 пробных площадей (по 100 м²). Через 22 года после пожара на месте выгоревших ельников чернично-кисличного и кислично-неморальнотравного (из *Picea abies* (L.) Н. Karst.) формируется смешанный мелколиственный лес с преобладанием березы и значительным участием ели. В подросте соотношение ели предварительного и последующего возобновления 1:3. В напочвенном покрове отмечено малое количество неморальных видов трав, а в древостое и подлеске — отсутствие широколиственных пород. В почвенных прикопках много углей было обнаружено на 4 пробных площадях; на 3 — угли отсутствовали и на 7 пробных площадях найдены угли мелкие и в небольшом количестве. Сделан вывод о том, что для выявления первого послепожарного поколения ели в старых древостоях можно использовать только совокупность признаков.

Отличительные признаки первого послепожарного поколения древостоя:

- большая примесь березы и осины в древостое;
- большая пестрота сложения осиновой части древостоя (присутствие на небольшой площади разных форм осины, отличающихся по полу, цвету весенней листвы и срокам распускания листьев);
- в случае присутствия широколиственных пород, они намного моложе ели;
- наличие резкого спада, а затем подъема приростов у значительной части наиболее старых елей;
- у основного поколения ели начальные радиальные приросты составляют в среднем 2.1 мм/год и отсутствуют синхронные резкие подъемы приростов в начале жизни.

Наличие углей не менее чем на 30% пробных площадей (по 100 м²) также свидетельствует в пользу того, что данный древостой вырос на свежей гари. Возраст осины наиболее точно соответствует году пожара.

Ключевые слова: пожарные нарушения древостоя, пирогенные сукцессии, *Picea abies* (L.) Н. Karst., рост ели на гари, Центрально-Лесной заповедник

DOI: 10.31857/S0006813624020023, EDN: RLJOND

С потеплением климата, усилением засух и усыхания хвойных лесов возрастает и число лесных пожаров (Hart et al., 2019; Baltzer et al., 2021; Lesven et al., 2022). Поэтому, изучение послепожарной динамики древостоев и перспектив лесовосстановления на гарях особенно актуально.

В то же время для оценки устойчивости древостоев необходимо представлять себе

историю формирования современных лесов. Это важно также и в целях лесопользования, для прогнозирования роста запаса древесины (Sennov, 2001). При реконструкции истории лесов по дендрохронограммам важными показателями являются начальные приросты деревьев и их изменение, отражающие лесорастительные условия в первые десятилетия жизни. Методика выявления прошедших нарушений

древостоя была разработана для североамериканских лесов К. Лоримером с коллегами (Lorimer, 1980; Guldin, Lorimer, 1985; Lorimer, Frelich, 1989; Frelich, Lorimer, 1991), также она успешно применялась в европейских еловых лесах (Svoboda et al., 2011). Основатели метода выявления “освобождений” (release) подчеркивали необходимость региональных исследований, уточнения признаков нарушений, применительно к местным древесным породам и условиям произрастания.

В Центрально-Лесном заповеднике (ЦЛЗ) нами были получены данные по развитию подроста ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) в разреженных спелых ельниках, в “окнах”, на участках сплошных ветровалов, в молодняках на зарастающих полянах (Pukinskaya, 2006, 2009, 2020). Данные по развитию подроста ели на гари в южнотаежной подзоне фрагментарные.

Заращению гарей, восстановлению елового древостоя и дальнейшим изменениям его структуры посвящено довольно много работ, но в основном по средней и северной тайге (Melekhov, 1933; Korchagin, 1954; Dekatov, Kenedysh, 1981; Katyutin et al., 2014; Aleinikov et al., 2015, 2018; Stavrova, Gorshkov, 2017; Buryak, Zarusbin, 2018). Данные по южнотаежным гарям немногочисленны (Kalinin, 2010).

Целью данной работы было: описать состояние растительности через 22 года после пожара; выяснить характеристики формирующегося на гари древостоя и возможности их применения для реконструкции истории нарушений в старых ельниках. В задачи исследования входило: мониторинг изменений растительности на гари 1999 г.; изучение роста елового подроста на гари; выяснение численности и соотношения предварительного и последующего возобновления древесных пород; анализ распределения и количества углей на пробных площадях (в зависимости от интенсивности выгорания и состояния допожарного древостоя).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник расположен на водоразделе верховьев рек Волга и Западная Двина, он находится на территории Нелидовского и Андреапольского районов Тверской

области, в подзоне южной тайги (Zony..., 1999; Safronova, Yurkovskaya, 2015).

В ЦЛЗ еловые леса охраняются с 1931 г. С этого времени крупный пожар был здесь только в 1999 г., когда выгорело 144 га елового леса, предварительно сильно поврежденного ураганом (Zhitlukhina et al., 2002). Причина пожара естественная — грозовая молния в период аномально сухого лета. Лесной пожар был смешанного типа и неоднородным по интенсивности. На гари присутствовали участки и верхового, и низового типов выгорания, а также отдельные куртины сохранившегося допожарного подроста и отдельно стоящие уцелевшие осины I яруса. На этой гари в 2007–2011 гг. нами неоднократно проводились маршрутные обследования, а в 2022 г. — изучение растительности на пробных площадях.

Для изучения состояния растительности через 22 года после выгорания было заложено 14 пробных площадей (по 100 м²), равномерно размещенных в северо-западной части гари. Пробные площади охватили 6 га (из 144 га общей площади сгоревшего леса).

На пробных площадях проводилось описание травяно-кустарничкового яруса и подлеска, пересчет подроста древесных пород. У ели мы относили к всходам экземпляры высотой менее 30 см, а к подросту — от 30 см и выше. При пересчете численности лиственных в формирующемся древостое указано количество стволов ≥ 4 см в диаметре, поскольку по высоте эти деревья составляют верхний полог древостоя (от 5 м и выше). При указании возраста лиственных учитывалось все разнообразие подроста. У не крупного елового подроста (высотой до 3–5 м) скорость роста главной оси в высоту определялась по кольцевым рубцам от почечных чешуй, скорость роста по радиусу — с помощью штангенциркуля (измеряли диаметр главной оси на уровне пня (у.п., на высоте 30 см) и уровне груди (у.г., на высоте 130 см). Всего обмерено 55 особей не крупного подроста ели. У модельных особей подроста осины и березы делали спилы на уровне корневой шейки. У елей более 4 м высотой брали керны на высоте у.п. и у.г., у деревьев лиственных пород — только на у.п. Всего в работе использовано 77 кернов ели, 9 кернов осины, 7 — березы, 6 — ольхи серой, 2 — ольхи черной, 1 керн липы. На каждой пробной

площади по нескольким почвенным прикопкам (под корнями и в фоновых участках) определялось наличие, количество и размер углей.

Названия сосудистых растений приведены по базе данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>). При анализе изменений в травяном покрове мы сравнивали полностью выгоревшие участки с частично сохранившимися и негоревшими (что определялось по наличию подроста древесных пород, выросшего до 1999 г.). Выгорание, как и по всей площади, было неравномерным.

Измерение радиальных приростов елей по кернам проводилось при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм). Изучая ход роста ели на гари, мы анализировали в первую очередь признаки, количественную характеристику которых можно получить у взрослых деревьев (в целях дендроиндикации) — это возраст и приросты по радиусу, измеренные на у.п. и у.г., а также скорость роста главной оси подроста в высоту от у.п. до у.г. На возрастные группы (табл. 3) мы делили предварительное возобновление, исходя из известных в данном случае дат крупных нарушений. К старшей группе были отнесены ели, у которых первые (центральные) 10 колец (на у.г. и на у.п.) сформировались до нарушений. К младшей группе предварительного подроста были отнесены ели, начало развития которых (формирование 6–10 центральных колец на у.п.) происходило сразу после урагана 1987 г., а с у.г. они росли после урагана и пожара.

При статистической обработке проводилась проверка на нормальность распределения выборок с помощью W-теста Шапиро-Уилка. При выявлении нормального распределения у сравниваемых выборок использовали t-критерий Стьюдента, при выявлении отклонения от нормального распределения — критерий Колмогорова-Смирнова, с достоверностью различий на 5% уровне значимости. Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 и при помощи пакета статистических программ Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Травяной покров

Работа на гари 1999 г. была начата сотрудниками ЦЛЗ на следующий год после пожара

(Zhitlukhina et al., 2002). Авторы приводят описание 4 пробных площадей, 2 из которых были первоначально заложены в 1975 г. Сравнительная растительность одной пробной площади ельника кисличного по описаниям 1975 и 2000 гг., авторы отмечают доминирование на гари *Equisetum sylvaticum* L. и *Chamerion angustifolium* (L.) Holub и появление 14 ранее отсутствовавших видов. Одновременно зарегистрировано исчезновение 10 и снижение обилия еще 9 лесных видов. Однако, сравнение этих описаний не позволяет установить, что является следствием пирогенного воздействия, а что — изменения растительности после произошедших в 1987 г. сплошных вывалов древостоя.

Как показало наше обследование, через 10 лет после пожара (в 2009 г.) в травяном покрове содоминировали *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth (проективное покрытие (пп) 50%), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (пп 50%), *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. (пп 25%) и *Chamerion angustifolium* (пп 20%). Остальные виды были представлены с незначительным обилием. Через 22 года после пожара, в этой же части гари в травяно-кустарничковом ярусе преобладали 5 видов: *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria* L., *Anemoides nemorosa* (L.) Holub, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Oxalis acetosella* L. (табл. 1). В числе доминантов травяного яруса остался только лабазник, хотя его покрытие сократилось примерно в 10 раз. Бодяк огородный и иван-чай также сильно сократили проективное покрытие. Примечательно, что на гари за последние 12 лет произошло замещение болотного вейника на лесной. Это отражает усиление участия древесных видов в растительном покрове и уменьшение влажности.

Сравнение пробных площадей (по материалам 2022 г.) полностью выгоревших участков с частично сохранившимися и негоревшими (табл. 1) показывает следующее. Из отмеченных на всех пробных площадях 72 видов травяно-кустарничкового яруса на частично сохранившихся участках присутствовали 68 видов (на общей площади 800 м²), а на полностью выгоревших — 59 видов (600 м²); при этом общих — 55 видов. На пробных площадях на месте полностью выгоревших участков отсутствует 13 видов, в их числе: *Adoxa moschatellina* L., *Calamagrostis canescens*, *Polygonatum multiflorum* (L.) All.,

Таблица 1. Травяно-кустарничковый ярус и подлесок на пробных площадях

Table 1. Herb-dwarf shrub layer and the undergrowth on the sample plots

№ пробной площади / № of sample plot	негоревшие участки unburned areas		не полностью выгоревшие участки not completely burnt out areas						Р	полностью выгоревшие участки completely burnt out areas						ПП ср., %	Р	
	11	13	1	3	5	7	8	14		2	4	6	9	10	12			
ОПП, % / general projective coverage, %	75	70	40	45	30	65	30	35			70	30	35	20	20	30		
ПП трав, % / Projective cover of grass-shrub layer, %	25	15	25	45	20	55	25	20			60	20	15	15	15	15		
ПП мхов, % / Projective cover of mosses, %	75	65	40	10	15	40	10	20			30	20	35	10	20	25		
<i>Aconitum lycoctonum</i> L.		0.5	0.5	0.5		5				0.8	0.5	0.5					0.1	0.2
<i>Adoxa moschatellina</i> L.				0.5	0.5	20		1		2.8	0.5						0.0	0.0
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		1	0.5	10	3	20	10	5		6.2	0.9	3	3	0.5		3	1.6	0.7
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub		0.5	1	10	5	25		0.5		5.3	0.8	0.5	2	4			1.1	0.5
<i>Angelica sylvestris</i> L.		0.5	1	1	1	10	0.5	1		1.9	0.9	5	3	2	0.5	0.5	2.3	1.0
<i>Asarum europaeum</i> L.		0.5	0.5	3		7	10	3		3.0	0.8	3	2				0.8	0.3
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth		1	2			4	3			1.3	0.5	2		2		0.5	0.8	0.5
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth					5	0.5	5			1.3	0.4		3	5	8	10	6.0	0.8
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.) Roth							10			1.3	0.1						0.0	0.0
<i>Caltha radicans</i> T. Forst.										0.0	0.0	10				1	1.8	0.3
<i>Cardamine amara</i> L.		0.5	0.5							0.1	0.3	10					1.7	0.2
<i>Carex cinerea</i> Pollich			0.5			0.5				0.1	0.3						0.0	0.0
<i>Carex digitata</i> L.	0.5		0.5	0.5			1	0.5		0.4	0.6	0.5					0.1	0.2
<i>Carex praecox</i> Schreb.										0.0	0.0			0.5			0.1	0.2
<i>Carex vesicaria</i> L.						0.5				0.1	0.1	3					0.5	0.2
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.							0.5			0.1	0.1			0.5	0.5	0.5	0.3	0.5
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.				1		20				2.6	0.3	1	1				0.3	0.3
<i>Cinna latifolia</i> (Trevir.) Griseb.						0.5				0.1	0.1	1					0.2	0.2
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.		0.5	1	2	0.5	3	2	2		1.4	0.9	3	1	0.5		0.5	0.8	0.7
<i>Comarum palustre</i> L.										0.0	0.0		0.5	0.5			0.2	0.3
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench		1	3			0.5		5		1.2	0.5	7		0.5			1.3	0.3

<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									</
-----------------------------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----

Подлесок / Shrub layer

ПП подлеска / Projective cover of undergrowth, %	5	5	4	8	15	10	8	15	9		5	25	20	20	20	10	17		
<i>Daphne mezereum</i> L.				0.5		1			0.2	0.3							0.0	0.0	
<i>Frangula alnus</i> Mill.						1			0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Lonicera xylosteum</i> L.		1	1	4		3	1	0.5	1.3	0.8	0.5	1	1	1	3		0.9	0.7	
<i>Padus avium</i> Mill.	1			0.5			0.5	10	1.5	0.5				1			0.2	0.2	
<i>Ribes nigrum</i> L.		1	1	0.5	1	2	1	2	1.1	0.9	1	5		1			1.2	0.5	
<i>Rosa majalis</i> Herrm.						0.5			0.1	0.1							0.0	0.0	
<i>Salix</i> sp.		1	1		10	3	3	2	2.5	0.8	3	15	20	10	10	10	11.3	1.0	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	2	2	1	2	5	1	3	5	2.6	1.0	0.5	5	2	10	10		4.6	0.8	
<i>Viburnum opulus</i> L.			0.5	0.5		0.5	0.5	0.5	0.3	0.6		0.5	1				0.3	0.3	

Примечание. ППср. — среднее проективное покрытие вида, %; Р — встречаемость.

Note. ППср. — average projective coverage of species, %; Р — occurrence.

Lycopodium annotinum L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br. и др. В то же время на выгоревших участках имеются виды, отсутствующие на остальных: *Carex praecox* Schreb., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Comarum palustre* L., *Caltha radicans* T. Forst.

На выгоревших участках больше **встречаемость** 6 видов¹ (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm, *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Caltha radicans* T. Forst., *Orthilia secunda* (L.) House). Встречаемость 10 видов на выгоревших площадках значительно ниже (*Asarum europaeum* L., *Carex digitata* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Adoxa moschatellina* L., *Aconitum lycoctonum* L., *Filipendula ulmaria*, *Hepatica nobilis* Mill., *Paris quadrifolia* L., *Ranunculus cassubicus* L.).

На выгоревших участках с большим обилием (**по среднему проективному покрытию**) представлены 7 видов (*Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Fragaria vesca* L., *Rubus idaeus*, *Cardamine amara* L., *Carex vesicaria* L., *Gymnocarpium dryopteris*). Среднее проективное покрытие 20 видов здесь ниже (*Aegopodium podagraria*, *Anemonoides nemorosa*, *Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Asarum europaeum*, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Pulmonaria obscura*, *Geum rivale* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Hepatica nobilis*, *Carex digitata*, *Equisetum sylvaticum*, *Paris quadrifolia*, *Aconitum lycoctonum*, *Calamagrostis canescens*, *Cirsium oleraceum*, *Festuca altissima* All.).

Таким образом, на полностью выгоревших участках (по сравнению с остальными) через 22 года после пожара меньше неморальных трав и больше присутствие пионерных нитрофильных видов — малины и иван-чая, светолюбивых лесных видов — вейника и земляники, а также некоторых видов-гигромезофитов.

На пробных площадях на месте полностью выгоревшей растительности отмечено 6 видов подлеска, а на частично сохранившихся и негоревших — 9 видов. Среднее проективное покрытие подлеска на сгоревших местах вдвое больше, чем в остальных (17 и 9% соответственно).

¹ Изменение мы считали значимым для встречаемости — 0.3 и более, а для среднего проективного покрытия — в 1.5 и более раз.

Однако основная разница — за счет проективного покрытия ив.

2. Древостой

По данным лесоустройства 1939 г. (наиболее детального) наши пробные площади расположены на месте двух выделов ельника чернично-кисличного и кислично-неморальнотравного со средним возрастом ели 100 и 130 лет соответственно. Примесь березы и осины составляла 1–3 единицы в формуле древостоя (их возраст не указан).

По нашим данным, в 1880-х гг. эти древостои претерпели, по-видимому, крупное нарушение, о чем свидетельствует резкое синхронное увеличение радиальных приростов у обеих сохранившихся елей I яруса. На то, что это был сплошной ветровал (а не пожар), указывает наличие на краю леса, примыкающего к гари, крупного (1 га) клона осины (130-летнего возраста на 2011 г.) и отсутствие на этом участке осин других форм².

Со времени организации заповедника (1931 г.) и до конца 1980-х гг. крупных нарушений древостоя на этой территории не зафиксировано. В 1987 г. ураганный ветер вызвал прореживание древостоя и сплошные вывалы. То есть ко времени выгорания на исследуемой площади перемежались участки сплошного ветрвала 12-летней давности, заросшие еловыми и лиственными молодняками, и сохранившиеся участки изреженного перестойного ельника.

Породный состав молодняков на гари

В 2007 г. (при нашем первом обследовании) на гари чередовались участки, заросшие лабазником и древесным подростом (рис. 1а). О неравномерности выгорания свидетельствовали местами сохранившиеся крупные осины и ели I яруса, расположенные одиночно или куртинами. Возраст пробуренных елей 102, 135, 173 года на у.г. (на 2022 г.). Высота подростка лиственных пород не превышала 2–2.5 м, а предварительного (допожарного) подростка ели — 4–5 м. Присутствие на гари допожарного подростка

² Как показали наши исследования (Pukinskaya, 2012), послепожарные осинники такого размера всегда неоднородны и включают осины разного пола, цвета весенней листвы и срока распускания листьев.



Рис. 1. а – Вид гари через 8 лет после пожара (2007 г.); б – Вид гари через 11 лет после пожара (2010 г.); в – Участок гари с частично сохранившейся растительностью (2022 г.); д – Участок гари с полностью выгоревшей растительностью (2022 г.).

Fig. 1. а – View of the burnt area 8 years after the fire (2007); б – View of the burnt area 11 years after the fire (2010); в – A part of the burnt area with partially preserved vegetation (2022); д – A part of the burnt area with completely burnt vegetation (2022).

ели отмечают также Л.В. Буряк и Д.С. Зарубин на гарях в Центральносибирском заповеднике (Buryak, Zarubin, 2018).

В 2009 г. на гари присутствовали, в порядке убывания численности: ивы, береза пушистая, ольха серая, осина, ель, ольха черная, отдельные всходы сосны и единично, у края леса – липа, клен и рябина. Численность послепожарного подроста ели составляла около 100–300 экз./га, а высота его до 60 см. К 2011 г. высота верхнего яруса лиственных пород достигла 5–6 м, почти сравнявшись с высотой предварительного подроста ели.

К 2022 г. пережившие пожар осины и почти все ели I яруса выпали. В молодняках на гари соотношение пород несколько изменилось. По численности преобладают ель и береза (табл. 2), возобновление которых началось сразу после пожара

и продолжается до сих пор. В отличие от березы и ели, возобновление осины прекратилось, а численность ее за последние 10 лет сократилась вдвое (приблизительно с 1000 до 500 экз./га), в основном за счет поедания лосями. По этой же причине погибло и единичное возобновление сосны. Участие ивы в составе молодняков также значительно уменьшилось. Позиции обоих видов ольхи сохранились. Из широколиственных пород на всех пробных площадях найдены 1 вегетативная липа и 1 всход клена. Между тем на примыкающих к гари участках липа и клен представлены в подлеске и примесью в древостое.

В целом, на гари предварительного подроста ели осталось значительно больше, чем допожарного подроста лиственных пород (по

Таблица 2. Породный состав и численность возобновления древесных пород
Table 2. Species composition and number of renewal of tree species

Участки разной степени выгорания Areas of varying degrees of burnout			Сохранившиеся куртины предварительного возобновления / Preserved clumps of preliminary renewal		Участки с частично сохранившимся допожарным подростом / Plots with partially preserved pre-fire undergrowth								Участки, полностью выгоревшие в 1999 / Sites completely burned out in 1999						Среднее / Average
№ПП / number of trial area			11	13	1	5	7	8	14	3	2	4	6	9	10	12			
Ель предварительное возобновление / Preliminary renewal of spruce	кол-во, шт./га number, trees/ha	1600	1300	3300	800	800	100	1100	500	0	0	0	0	0	0	0	679		
	высота, м / height, m	12–15	12–13	1.8–13	11–13	5–14	11	7–16	7–12	0	0	0	0	0	0	0			
	возраст, лет / age, years	на ул. / at s.h.	н/д	30–49	32–45	27–60	30–71	28	46	28–43	0	0	0	0	0	0			
	на у.г. / at b.h.	51–68	26–51	28–35	26–46	46–68	н/д	19–40	20–37	0	0	0	0	0	0	0			
Ель последующее возобновление / Subsequent renewal of spruce	кол-во, экз./га number, trees/ha	50	4000	2800	2800	3500	2600	2500	600	800	1600	2600	2800	1500	2100	2157			
	всходы / seedlings	50	700	700	1700	900	1100	200	600	0	600	600	300	400	400	589			
	высота, м / height, m	н/д	н/д	0.3–4	0.3–3.0	0.3–1.5	0.3–4.5	0.3–6	0.3–3.0	0.8–1.5	0.3–5.5	0.3–4.0	0.3–2.5	0.3–2.5	0.3–4				
	Возраст, лет / Age, years	н/д	н/д	н/д	1–12	н/д	1–15	н/д	1–18	9–13	1–12	1–14	1–12	1–14	1–15				
Общее количество подрастающих лиственных пород, экз./га Total number of deciduous undergrowth, trees/ha	на у.г. / at b.h.	н/д	н/д	0	0–6	н/д	0–10	н/д	3–8	0–3	0–7	0–8	0–10	0–8	0–10				
	на у.г. / at b.h.	1600	5300	6100	3600	4300	2700	3600	1100	800	1600	2600	2800	1500	2100	2836			
Общее количество подрастающих лиственных пород, экз./га Total number of deciduous undergrowth, trees/ha	на у.г. / at b.h.	400	600	2700	3500	1200	3200	2300	3800	6100	3300	4600	5000	3800	3300	3129			
	на у.г. / at b.h.	2000	5900	8800	7100	5500	5900	5900	4900	6900	4900	7200	7800	5300	5400	5965			
Betula pubescens Ehrh.	количество, шт./га number, trees/ha	200	0	800	2800	500	1700	1000	2100	2100	2500	400	3900	3200	1400	1614			
	Высота полога, м / Canopy height, m	15	0	7–12	6–10	6–12	7–10	7–15	5–12	5–10	5–11	8–11	7–14	8–12	7–12				
	Возраст модельных деревьев, лет на у.г. / Age of model trees, years at s.h.	н/д	0	н/д	н/д	н/д	н/д	32	3, 3, 14, 21, 32	20	21	н/д	1, 3, 20	н/д	1, 3				
	Возраст модельных деревьев, лет на у.г. / Age of model trees, years at s.h.	н/д	0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	32	3, 3, 14, 21, 32	20	21	н/д	1, 3, 20	н/д	1, 3			

<i>Populus tremula</i> L.	количество, экз./га number, trees/ha	200	0	1300	400	200	100	100	400	300	3000	100	200	1500	579
	Высота полога, м / Canopy height, m	18	0	5–12	10–12	12	6	18	5–15	9	10–12	11	9–13	7–15	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	36, 42	0	26	21	н/д	н/д	23, 24	11, 22	20	н/д	н/д	н/д	17, 18, 20, 22	
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	количество, экз./га number, trees/ha	0	600	0	100	500	400	800	1200	0	200	1000	0	300	371
	Высота полога, м / can- opy height, m	0	12–17	0	10	5–11	8–10	8–13	2–10	0	9	8–12	0	7–9	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	0	33, 70	0	н/д	н/д	н/д	17, 20	4	0	н/д	21	0	н/д	
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	количество, экз./га number, trees/ha	0	0	300	0	0	0	0	0	3200	0	0	0	0	250
	Высота полога, м / Canopy height, m	0	0	6–10	0	0	0	0	0	7–10	0	0	0	0	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	0	0	19	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	
<i>Salix</i> sp.	количество, экз./га number, trees/ha	0	0	300	200	0	1000	400	0	500	300	200	400	100	307
	Высота полога, м / canopy height, m	0	0	9–12	7	0	5–9	7	0	5–9	8	7	6–8	9	
	количество, экз./га number, trees/ha	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	7
<i>Tilia corda</i> - ta Mill.	Высота полога, м / Canopy height, m	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	
	Возраст модельных де- реьев, лет на ул. / Age of model trees, years at s.h.	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	
	– нет / no, + мало / few, ++ много / many	–	–	++	+	+	+	–	+	+	++	+	+	++	

Примечание. н/д – нет данных.

Note: н/д – no data available. b.h. – breath height; s.h. – stump height.

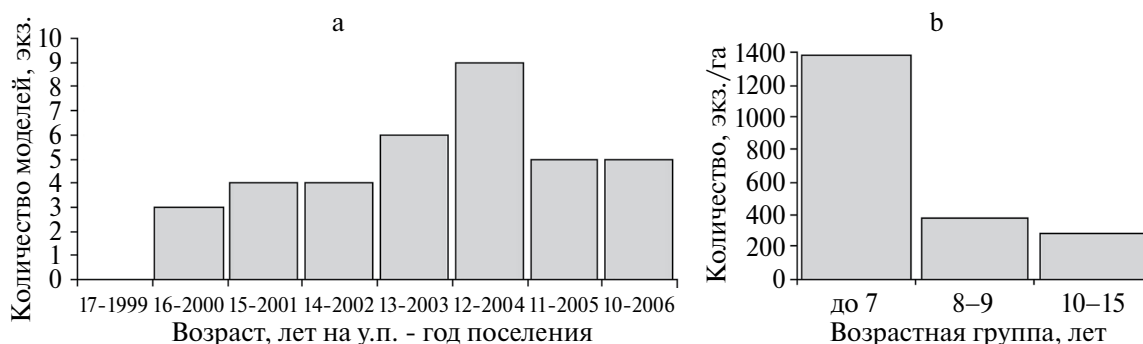


Рис. 2. Распределение елей последующего возобновления по возрасту; а – старшие модельные особи; б – весь послепожарный подрост.

Fig. 2. Distribution of post-fire spruce undergrowth by age; а – older models; б – all the post-fire spruce undergrowth.

нашим подсчетам, приблизительно в 7 раз). В данном случае это может быть следствием как большей уязвимости лиственных молодых к огню, так и изначально их меньшего количества. Лиственные породы допожарного возобновления (возрастом максимум 32 года у березы и 42 года у осины на 2022 г.) сохранились только примесью в куртинах допожарной ели. Высота верхнего полога лиственных пород (последующего возобновления) через 22 года после пожара составляет 10–12 м. Высота елей предварительного возобновления – 12–14 м, и у большинства из них в 2022 г. был урожай шишек. Высота наиболее крупных елей последующего возобновления – 4–6 м. Подроста ели на пробных площадях в среднем столько же, сколько и лиственных пород (2836 и 3121 экз./га соответственно). Среди елового возобновления по численности преобладает последующее. Количество послепожарного подроста втрое больше, чем предварительного, и размещен он равномернее. На равномерность размещения послепожарного подроста ели на гарях в среднетаежных ельниках обращает также внимание В.А. Ананьев с соавторами (Anan'yev et al., 2019). Однако последующее возобновление ели (особенно ниже 1.5 м высотой), растущее под пологом лиственных деревьев, имеет более низкую жизненность (благонадежного подроста менее 20%), а также сильно страдает от навала снега. Так, в 2022 г. на пробных площадях до 30 и даже 50% послепожарного подроста ели было согнуто снегом (рис. 1d), и часть его погибнет.

Таким образом, через 22 года после пожара наибольшие шансы войти в состав спелого древостоя имеет допожарный подрост ели,

а из последующего – возникший в первые 15 лет после пожара. Это согласуется с данными И.С. Мелехова (Melekhov, 1933) по северным ельникам, а также В.Н. Федорчука и В.Д. Дмитрова (Fedorchuk, Dmitrov, 1971) по среднетаежным ельникам Вепсского леса о том, что основа еловой части послепожарного и послерубочного древостоя закладывается в первые 15 лет после гибели древостоя.

Возраст подроста на гарях

Возраст модельных елей допожарного подроста на пробных площадях составляет от 27 до 71 года на у.п. и от 19 до 68 лет на у.г. (на 2022 год). Возраст последующего возобновления ели до 18 лет на у.п. и до 10 лет на у.г. Возрастной интервал между предварительным и последующим подростом ели составил всего 9 лет (как на у.п., так и на у.г.). Такой временной разрыв неотличим от интервалов между естественными волнами возобновления, не связанных с нарушениями. То есть старшая группа елового древостоя будет представлена практически непрерывным возрастным рядом.

Ели последующего возобновления, судя по возрасту старших экземпляров, начали заселять гарь сразу после пожара, но в первые годы заселение шло медленно. Наибольшее количество елей старшей группы появилось на 5–6-ой год после пожара (рис. 2a). В дальнейшем численность возобновления нарастала, достигнув в среднем 2 тыс. экз./га (рис. 2b). Эта волна возобновления 4–7-летних на у.п. елей соответствует исключительно урожайному 2007 г. и массовому появлению всходов во всех типах леса в 2008 г. (Pukinskaya, 2011). Однако пока

Таблица 3. Возраст и приросты модельных елей на гари (через 22 года после пожара)

Table 3. Age and growth of model spruces in the burnt area (22 years after the fire)

<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	Возраст, лет / age, years		Прирост в высоту, см/год / Height increase, cm/year	Радиальный прирост в первые 10 лет, мм/год / Radial growth in the first 10 years, mm/year	
	на у.п. / at stump height	на у.г. / at breast height		на у.п. / at stump height	на у.г. / at breast height
Взрослые ели (28–33 м высотой) / Adult spruce trees (28–33 m tall)	-	173	-	-	1.3
	-	135	-	-	2.5
	109	102	-	1.1	1.4
Подрост ели на гари (вся выборка) / Spruce undergrowth on burnt area (all)	-	-	17 n=55	1.4 (0.2–2.9) n=61 m=0.07	2.1 (0.5–5.0) n=47 m=0.16
Ели предварительного возобновления, все возраста (11–17 м высотой) / Pre-renewal spruces, all ages (11–17 m tall)	-	-	18 n=20	1.2 (0.2–2.9) n=16 m=0.19	2.0 (0.5–5.0) n=31 m=0.23
Ели предварительного возобновления (по группам возраста) / Pre-renewal spruces (by age groups)	42–66 (50) n=7	38–68 (51) n=16	12 (4–33) n=9	0.7 (0.2–1.4) n=7 m=0.15	1.1 (0.5–1.7) n=15 m=0.10
	28–36 (32) n=10	19–35 (27) n=16	-	1.6 (0.5–2.9) n=9 m=0.25	2.8 (1.0–5.0) n=16 m=0.32
Ели последующего возобновления (0.5–5.5 м высотой) / Subsequent renewal of spruce (0.5–5.5 m tall)					
по всем пробным площадям / all sample plots	6–18 (11) n=45	1–10(5) n=35	16 (8–29) n=35	1.4 (0.6–2.6) n=45 m=0.07	2.5 (1.6–3.7) n=16 m=0.16
	11–15 (12) n=17	6–10 (7) n=12	17 (10–29) n=22	1.7 (0.9–2.6) n=17 m=0.11	2.5 (1.6–3.7) n=12 m=0.18
на полностью выгоревших участках / completely burned sites	7–10 (9) n=10	-	-	1.2 (0.6–2.3) n=10 m=0.18	-
на частично выгоревших участках / sites with partially preserved pre-fire forest	11–18 (13) n=10	6–10 (7) n=4	14 (8–20) n=13	1.4 (0.7–2.0) n=10 m=0.13	2.5 (1.8–3.5) n=4 m=0.39
	6–10 (8) n=8	-	-	1.2 (0.9–1.9) n=8 m=0.23	-
Сравнительные данные / Comparative data					
Поляны, зарастающие елью и березой одновременно / Meadows with spruce and birch	-	-	16 (n=23)	0.9 (n=22 m=0.13)	2.6 (n=31 m=0.16)

Сплошные вывалы 1987 г. и 1996 г. (все возрасты) / Storm windfalls 1987 and 1996 (all ages)	23–66 (41)	5–44 (22)	-	1.2 (n=41 m=0.13)	2.7 (n=68m=0.14)
---	------------	-----------	---	----------------------	---------------------

Примечание. На у.п. (на уровне пня) — на высоте 30 см от земли; на у.г. (на уровне груди) — на высоте 130 см от земли. Во 2 и 3 столбцах после диапазона возраста в скобках приведен средний возраст; в 4–6 столбцах после среднего прироста приводятся в скобках минимальное и максимальное значения; n — количество елей, m — ошибка средней арифметической.

Note. At stump height — at a height of 30 cm from the ground; at breast height — at a height of 130 cm from the ground. In columns 2 and 3, the average age is given in parentheses after the age range; in columns 4–6, the minimum and maximum values are given in parentheses after the average increase, n — the number of spruce undergrowth models, m — the error of the arithmetic mean.

не понятно, какой процент этого подроста в будущем войдет в древостой.

На полностью выгоревших участках, где имеется только последующее возобновление, возраст ели на у.п. не превышает 15 лет (то есть оно достигло у.п. через 7 лет после пожара) и 10 лет на у.г. (табл. 3). Возраст березы на этих же пробных площадях составил от 1 до 21 года, осины — 17–22 года, серой ольхи — 21 год на у.п. Как нами установлено в 2010 г. (Pukinskaya, 2012), 99% последующего возобновления осины появляется (достигает у.п.) в течение первых 6 лет после пожара, при этом 78% — в течение первых 3 лет (n = 77). Можно считать, что возраст осины + 1–2 года — это давность пожара и возраст леса.³

На обследованной нами гари соотношение семенной и порослевой осины сходное, что обуславливает пестроту сложения осиновой части древостоя. То есть на гари наблюдается большое формовое разнообразие осины (формы выделяются по сочетанию признаков: пол; срок распускания листьев; цвет весенней листвы) даже на небольших по площади участках. Однако соотношение порослевой и семенной осины (и как следствие, пестрота сложения куртин) может зависеть от силы пожара и почвенно-грунтовых условий. По результатам исследований послепожарного возобновления на месте сгоревшего осино-ельника в Канаде формируется порослевой осинник (Jean et al., 2020). Авторы объясняют это глубоким (0.8 м) влажным почвенным слоем и средней силы пожаром. На неглубоких почвах и при сильных пожарах преобладает семенная осина и ель.

Ход роста предварительного возобновления

Сохранившийся на гари подрост допожарного возобновления позволяет проследить изменения его радиальных приростов за период, охватывающий два крупных нарушения — массовый ветровал 1987 г. и пожар 1999 г. (рис. 3). Как видно на графике, после урагана 1987 г. произошло общее увеличение приростов, в среднем в 2.5 раза (с 0.9 до 2.4 мм/год

³ В условиях Центрально-Лесного заповедника по осине возраст леса определяется до 130 лет, поскольку осины здесь редко живут дольше. Кроме того, после 120 лет многие из них гнилые и не у всех можно определить возраст.

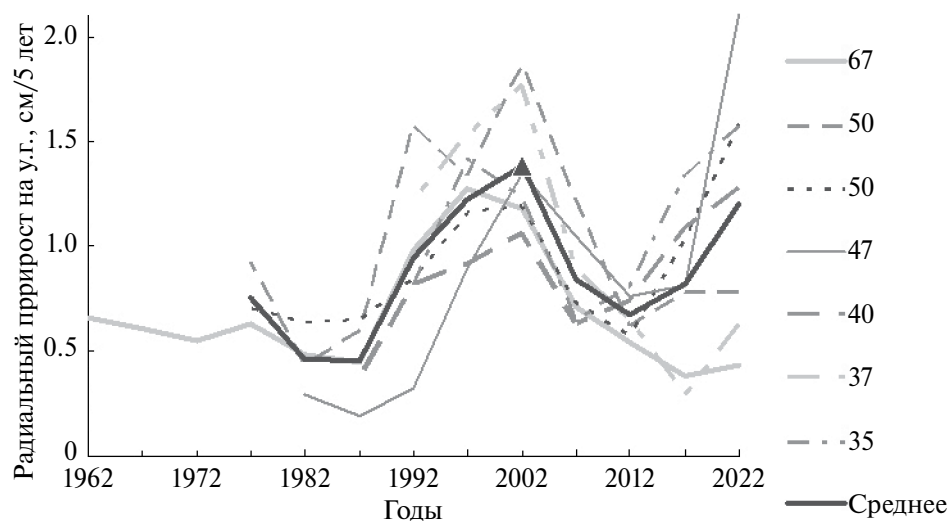


Рис. 3. Ход роста елей на гари (в легенде – возраст модельных елей).

Fig. 3. Course of spruce trees growth in the burnt area (in the legend – the age of model spruce trees).

на у.г., прореагировало 85% елей), продолжавшееся вплоть до пожара 1999 г. После пожара 25% елей предварительного возобновления продолжили увеличивать радиальный прирост, достигнув 2.1–3.7 мм/год на у.г. В то же время у 45% елей предварительного возобновления произошло значительное и быстрое падение приростов. За 5 лет их приросты на у.г. уменьшились на 0.6–1.8 мм/год у разных деревьев, в среднем в 1.6 раза. Депрессия приростов продолжалась у разных елей от 5 до 15 лет, у большинства – не более 10 лет. Затем началось быстрое увеличение приростов. Волна изменения приростов – спад и подъем до прежнего уровня заняли в среднем 20 лет. В результате послепожарного подъема приростов 57% елей достигли допожарного уровня или значительно превысили его. С разной продолжительностью периода депрессии приростов, по-видимому, связано и менее дружное их увеличение в результате пожарного осветления (по сравнению с послеветровальным увеличением). Таким образом, ход роста предварительного возобновления ели на обследованной гари значительно отличается от реакции елей на ураганный вывал. За вывалом незамедлительно следуют “освобождения” (release), то есть резкое увеличение приростов у большинства елей, а на гари около половины елей столь же резко снижают приросты после пожара, а подъем начинается через 10 лет и более.

О снижении приростов (до 50%) у сохранившихся после пожара сосен в северных лесах писал Корчагин (Korchagin, 1954). По наблюдениям лесоводов, прирост у сосны понижается в первые 10 лет после пожара, особенно во второе пятилетие, а затем происходит его увеличение. У ели по нашим наблюдениям прирост уменьшается сразу после пожара, но достигает минимальных значений действительно во второе пятилетие. Снижение прироста ели после ветровала или выборочной рубки кратковременное, занимает 2–3 года (Dekatorov, Kendysh, 1981; Pukinskaya, 2009).

О причинах спада приростов после пожара 1999 г. в ЦЛЗ судить трудно. Видимые пожарные повреждения ели встречаются редко. Возможно, что длительная депрессия прироста у половины сохранившихся елей объясняется как пожарными повреждениями (например, подгоранием корней), так и временным заболачиванием выгоревших участков, которое мы застали в 2007–2009 гг. Послепожарное заболачивание в ЦЛЗ отмечали также Н.Ю. Гончарук с соавторами (Goncharuk et al., 1999).

Приросты елей в начальный период

Предварительное возобновление ели на гари 1999 г. неоднородно по возрасту и сильно отличается по начальным приростам (табл. 3).

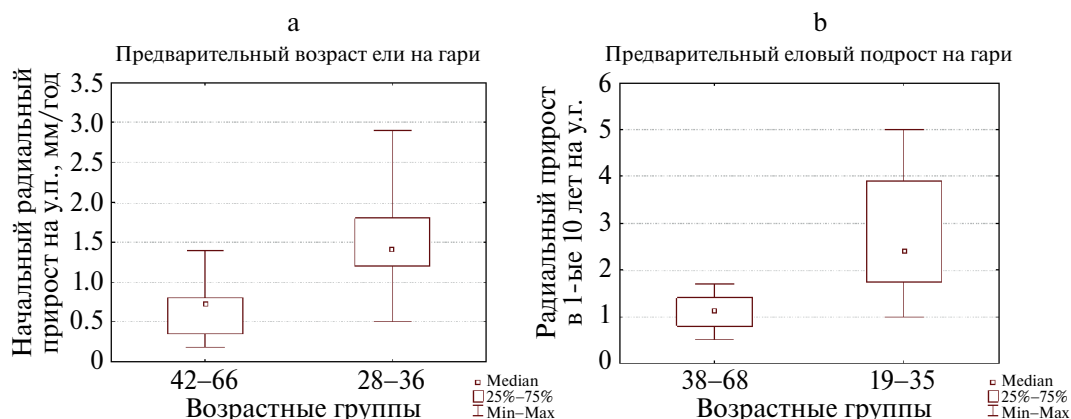


Рис. 4. Сравнение начальных радиальных приростов на у.п. (а) и на у.г. (б) елей старшей и младшей возрастных групп предварительного подроста на гари.

Fig. 4. Comparison of the initial radial growth at stump height (a) and at breast height (b) of the spruces of the older and younger age groups of pre-fire spruce undergrowth in the burnt area.

Ели старшей возрастной группы (42–66 лет на у.п. и 38–68 лет на у.г.⁴) выросли до урагана 1987 г. Их начальные приросты в первые 10 лет составили в среднем 0.7 мм/год на у.п. и 1.1 мм/год на у.г. Они имели небольшие приросты и в высоту (от у.п. до у.г.) – в среднем 12 см/год.

Ели младшей возрастной группы (28–36 лет на у.п. и 19–35 лет на у.г.) первые 10 лет от уровня росли после урагана со средним приростом 1.6 мм/год на у.п., а с уровня груди – после урагана и пожара, со средним приростом 2.8 мм/год.

При подтвержденной гипотезе о нормальности выборочного распределения (W-тест Шапиро-Уилка, на у.п.: $W = 0.93201$, $p = 0.56812$; на у.г.: $W = 0.94635$, $p = 0.65008$) отличия начальных приростов елей старшей ($n = 7$ на у.п., $n = 15$ на у.г.) и младшей ($n = 9$ на у.п. и $n = 16$ на у.г.) возрастных групп достоверны (t -критерий Стьюдента, $t = 2.89$ и 4.91 соответственно; рис. 4). Таким образом, начальные приросты старшей и младшей возрастных групп предварительного елового подроста на гари достоверно отличаются на у.п. и на у.г.

Последующее возобновление ели в первые 10 лет имело средний радиальный прирост 1.4 мм/год на у.п. и 2.5 мм/год на у.г. При этом наибольшие начальные радиальные приросты на у.п. (1.7 мм/год) имел еловый подрост,

поселившийся на полностью выгоревших участках в первые 7 лет после пожара (считая, что до у.п. ели росли 5–7 лет). Более позднее возобновление имело приросты на у.п. несколько ниже (1.2 мм/год). Приросты на уровне груди на площадках, полностью выгоревших и частично сохранившихся, не отличаются.

3. Количество и распределение углей на пробных площадях

На 2 пробных площадях в куртинах допожарного подроста ели углей обнаружено не было. Из 6 смешанных пробных площадей (с частично сохранившимся допожарным подростом) на одной – углей не оказалось, еще на одной – углей было много, на остальных 4 – угли были найдены в небольшом количестве. На 6 пробных площадях с полностью выгоревшей растительностью на 3 – обнаружено много углей, на 3 – углей было мало и только в наиболее сухих местах или на валеже. На одном из полностью выгоревших участков мелкие угли и подтеки были найдены в трех почвенных горизонтах (A_1 , A_2 и B), то есть здесь пожар был повторный. Нужно сказать, что на большинстве пробных площадей, на которых нами отмечено малое количество углей, они представляли собой только тонкую угольную корочку на гнилом валеже или в подстилке, которая со временем станет слабо заметна.

Как показали прикопки на гари, чаще всего угли обнаруживаются под и между корнями осины, реже – под елью и березой.

⁴ Здесь и в табл. 3 несоответствие возраста предварительного подроста на у.п. и у.г. вызвано тем, что для увеличения выборки использованы также ели, от которых взято по одному керну.

Таким образом, через 22 года после пожара большое количество углей, в том числе крупных и средних, было отмечено только на 30% пробных площадей (на 4 из 14). Это объясняется неравномерностью выгорания, а в большей мере — допожарной растительностью, — после массового ветровала большие площади были заняты полуразложившимся валежом и молодняком древесных пород. То есть нужно иметь в виду, что через 100 и более лет после пожара угли будут встречаться не чаще, чем на каждой третьей пробной площади (10 на 10 м) и не в каждой прикопке.

ОБСУЖДЕНИЕ

По наблюдениям Мелехова, на гари ельника зеленомошного основа будущего древостоя формируется за 17 лет (Melekhov, 1933). По данным Федорчука и Дмитрова, на еловых вырубках в средней тайге лиственная часть древостоя закладывается в первые 5 лет, а ели — в первые 15 лет после уничтожения растительности (Fedorchuk, Dmitrov, 1971). Аналогичные сроки приводят для ельников на гарях в Канаде (Jean et al., 2020). На изучаемой нами гари основа древостоя в основном сформировалась в эти же сроки. Через 22 года после пожара суммарная численность подроста на пробных площадях составила 2–8,8, в среднем — 6 тыс. экз./га. При этом на всех полностью выгоревших участках преобладает подрост лиственных пород, в среднем более чем вдвое (1,9 тыс. экз./га ели и 4,4 тыс. экз./га лиственных). На большинстве неполностью сгоревших участков преобладает подрост ели (на 5 из 8 пробных площадей), а в среднем количество подроста ели и лиственных примерно равное (3,5 и 3,2 тыс. экз./га соответственно). По оценкам М.Е. Ткаченко (Tkachenko, 1952) и С.А. Дыренкова с соавторами (Dyrenkov et al., 1969), достаточное количество елового подроста для возобновления ельника — 3 тыс. экз./га. Такая численность через 22 года после пожара имеется уже на 5 из 14 пробных площадей (36%). Возобновление ели продолжается, но замедлилось, судя по соотношению количества всходов и подроста. Таким образом, в настоящее время на 1/3 площади гари формируется ельник с кратковременной сменой пород, 1/5 часть составляют участки, где ель и лиственные представлены

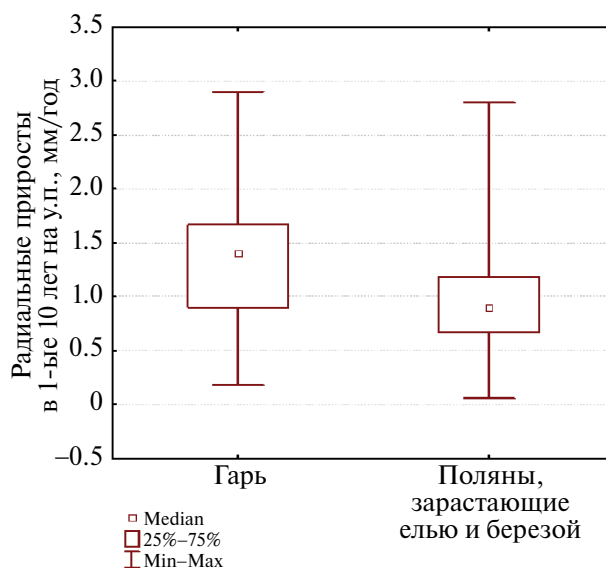


Рис. 5. Начальные приросты ели на у.п. на гари и на полянах, зарастающих смешанным лесом.

Fig. 5. The initial radial growth at stump height in the burnt area and in meadows with spruce and birch.

поровну, и на половине площади — формируется лиственный древостой со значительным участием ели.

По результатам исследований на гарях хвойных лесов Канады, в последние десятилетия в связи с потеплением климата и увеличением частоты пожаров снижается успешность возобновления гарей хвойными породами и смена на лиственные становится более частой и продолжительной (Johnstone, Chapin, 2006; Stevens-Rumann et al., 2017). Хотя возраст обсуждаемых в этих работах сгоревших лесов Канады значительно меньше (до 80 лет), чем на гари в ЦЛЗ, а площади значительно больше, тенденция ухудшения возобновления ели заметна и у нас. На гари в ЦЛЗ через 22 года численность елового подроста составляла в среднем 2,8 тыс. экз./га, что вдвое меньше среднего количества (6,5 тыс. экз./га), приведенного В.Г. Карповым с соавторами (Karpov et al., 1983) для ельников кисличных ЦЛЗ.

Наибольшие сложности установления происхождения елового древостоя по кернам возникают в тех случаях, когда ель растет в смеси с лиственными породами. То есть трудно распознать старые древостои заросших полян, гарей и сплошных вывалов.

Сравнивая начальные радиальные приросты на у.п. и на у.г. елей предварительного и

Таблица 4. Результат статистической обработки: проверка выборок на нормальность распределения и на статистическую достоверность отличий средних начальных приростов на у.п. и на у.г. елового подроста на гари, на полянах, зарастающих смешанным лесом и на сплошных вывалах

Table 4. The result of statistical processing: checking the samples for the normality of the distribution and for the statistical reliability of the differences in the average initial radial growth at stump height and at breast height of spruce undergrowth in the burnt area, in meadows with spruce and birch and on storm windfalls

Лесорастительные условия / Forest growing conditions	Проверка на нормальность рас- пределения / Shapiro-Wilk test		Сравнение средних (тест значим при $p < 0.05$) \			
	W	p	Достижимый уровень значимо- сти / Achievable level of significance	Среднее / average	Стандартное от- клонение / Standard deviation	n
Радиальные приросты в первые 10 лет на у.п. / Radial growth in the first decade at stump height (mm/year)						
Гарь / Burnt out areas	0.97865	0.36313	p < 0.025	1.3555	0.5839	61
Поляны / meadows	0.89854	0.0278		0.9459	0.5899	22
Радиальные приросты в первые 10 лет на у.п. / Radial growth in the first decade at stump height (mm/year)						
Гарь / Burnt out areas	0.97865	0.36313	p < 0.025	1.3555	0.5839	61
Вывал / Storm windfall	0.79519	0.00000		1.1817	0.8520	41
Радиальные приросты в первые 10 лет на у.г. / Radial growth in the first decade at breast height (mm/year)						
Гарь / Burnt out areas	0.93918	0.01659	p < 0.01	2.1383	1.1020	47
Вывал / storm windfall	0.97364	0.15874		2.6919	1.1321	68

Примечание. W – значение статистики теста Шапиро-Уилка; p – достигаемый уровень значимости; n – количество значений.
Note. W – the value of the Shapiro–Wilk test statistics; p – the achieved significance level; n – the number of values.

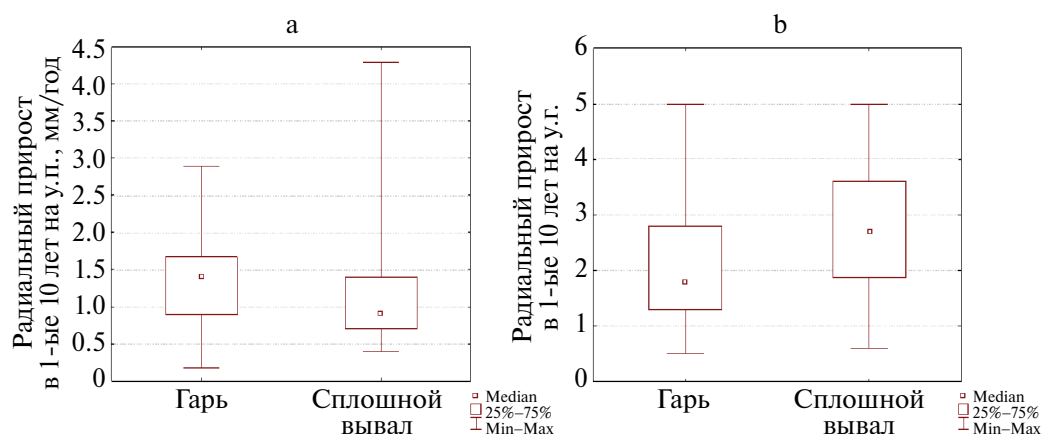


Рис. 6. Сравнение начальных радиальных приростов на у.п. (а) и на у.г. (б) елового подроста на гари и на сплошных вывалах (без разделения на предварительный и последующий).

Fig. 6. Comparison of the initial radial growth at stump height (a) and at breast height (b) of spruce undergrowth in the burnt area and on storm windfalls (without separation into preliminary and subsequent renewal).

последующего возобновления на гари с елями, выросшими в других сходных лесорастительных условиях, в отсутствие полога леса (табл. 3), можно сказать следующее. На гари и на полянах, зарастающих елово-лиственным лесом, приросты сходны. В обоих случаях ель засеивается на открытом месте, а затем развивается под пологом мелколиственных пород. Тем не менее начальные приросты на у.п. (1.4 мм/год на гари, 0.9 мм/год на полянах) достоверно отличаются (рис. 5, табл. 3).

На гари и на сплошных вывалах можно ожидать достоверные различия средних начальных приростов, так как на гари значительно преобладает последующее возобновление ели, а на вывалах — предварительное. Однако в данном месте все ельники были пройдены ураганом 1987 г., что привело к массовым вывалам и увеличило сходство показателей начальных приростов. Так, разница средних начальных приростов на у.п. на гари (1.4 мм/год) и на сплошных вывалах (1.2 мм/год) очень невелика. На у.г. отличия больше, — средние приросты на гари — 2.1 мм/год, на вывалах — 2.7 мм/год.

Поскольку W-тест Шапиро-Уилка показал, что распределение одной из сравниваемых выборок на у.п. и на у.г. отклоняется от нормального (табл. 4, рис. 6), то был использован критерий Колмогорова-Смирнова. Этот тест показал достоверность отличий в обоих случаях. Таким образом, средние начальные приросты на гари и на сплошных вывалах достоверно отличаются (на у.п. и на у.г.).

Кривые хода роста также позволяют судить о происхождении древостоя. Предварительное возобновление реагирует на открытие полога синхронным скачком прироста. При этом после сплошного вывала средние приросты (за 5–10 лет) увеличиваются сразу, а после гари — приросты сперва резко снижаются и только спустя 5–10 лет увеличиваются. Подрост ели последующего возобновления на гари характеризуется довольно большими средними начальными приростами на у.п. (1.4–1.7 мм/год), а на у.г. — приростами, характерными для подроста ели под березняком (2.5 мм/год).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Через 22 года после пожара на месте выгоревших ельников формируется смешанный мелколиственный лес с преобладанием березы и значительным участием ели. Ель представлена преимущественно послепожарным возобновлением. В подросте соотношение ели предварительного и последующего возобновления близко к 1 : 3. В напочвенном покрове можно отметить малое количество неморальных видов трав, а в древостое и подлеске — почти полное отсутствие широколиственных пород. В почвенных прикопках много углей было обнаружено на 30% пробных площадей; на 20% пробных площадей угли отсутствовали и на 50% пробных площадей найдены угли мелкие и в небольшом количестве.

Оценивая возможности выявления первого послепожарного поколения ели в старых древостоях, нужно сказать, что ни одна из характеристик послепожарного елового древостоя не является универсальной для его узнавания. Только анализируя совокупность признаков можно выявить историю древостоя. Отличительные признаки первого послепожарного поколения древостоя: большая примесь березы и осины в древостое; большая пестрота сложения осинового части древостоя (присутствие на небольшой площади разных форм осины, отличающихся по полу, цвету весенней листвы и срокам распускания листьев); в случае присутствия широколиственных пород, они намного моложе ели; наличие резкого спада, а затем подъема приростов у значительной части наиболее старых елей; у основного поколения ели начальные радиальные приросты составляют в среднем 2.1 мм/год и отсутствуют синхронные резкие подъемы приростов в начале жизни. Наличие углей не менее чем на 30% пробных площадей (по 100 м²) также свидетельствует в пользу того, что данный древостой вырос на свежей гари.

Дальнейшие исследования лесовозобновления после пожаров и сплошных ветровалов позволят дополнить и детализировать параметры роста ели в целях распознавания разных по происхождению спелых древостоев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам Центрально-Лесного заповедника и его директору Николаю Александровичу Потемкину за содействие в проведении исследования.

Работа выполнена по плановой теме “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” № 121032500047–1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleinikov et al.] Алейников А.А., Тюрин А.В., Симакин Л.В., Ефименко А.С., Лазников А.А. 2015. История пожаров в темныхвойных лесах Печоро-Илычского заповедника со второй половины XIX в. по настоящее время. — Сибирский лесной журнал. 6: 31–42.
- Aleinikov A.A., Tyurin A.V., Grabarnik P.Ya., Efimenko A.S. 2018. Features of the Stand and Deadwood in Postfire Aspen and Birch Forests in Northern Urals. — *Contemporary Problems of Ecology*. 11:789–801. <https://doi.org/10.1134/S1995425518070132>
- [Anan'yev et al.] Ананьев В.А., Мошников С.А., Пеккоев А.Н., Харитонов В.А. 2019. Естественное возобновление на участках коренных ельников черничных после пожара. — В сб.: Повышение эффективности лесного комплекса: материалы Пятой Всероссийской национальной научно-практической конференции с международным участием. Петрозаводск. С. 8–10.
- Baltzer J.L., Day N.J., Walker X.S. 2021. Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 118(45): 1–9.
- [Buryak, Zarubin] Буряк Л.В., Зарубин Д.С. 2018. Возобновление после пожаров в хвойных насаждениях заповедника Центральносибирский. — В сб.: Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы третьей международной научно-технической конференции. СПб. Вып. 2. С. 349–352.
- [Dekatov, Kendysh] Декатов Н.Н., Кендыш А.Н. 1981. Депрессии в росте ели по диаметру после выборочной рубки. — *Лесоведение*. 1: 20–25.
- [Dyrenkov et al.] Дыренков С.А., Адашевская О.Р., Федорчук В.Н. 1969. Ельники Вепсовской возвышенности (структура и возобновление). — В сб.: Сб. научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. М. Вып. 12. С. 103–122.
- [Fedorchuk, Dmitrov] Федорчук В.Н., Дмитров В.Д. 1971. Нормативно-балансовый метод учета хода естественного возобновления леса при определении целесообразных объемов лесовосстановительных мероприятий. — В сб.: Состояние возобновления и пути формирования молодняков на концентрированных вырубках северо-запада Европейской части СССР. С. 101–103.
- Frelich L.E., Lorimer C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. — *Ecological Monographs*. 64(2): 145–164.
- [Goncharuk et al.] Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Карпачевский Л.О., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С., Трофимов С.Я., Тюлин С.Я. 1999. Формы антропогенной динамики южнотатаежных лесных сообществ. — В сб.: Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. С. 400–416.
- Guldin J.M., Lorimer C.G. 1985. Crown differentiation in even-aged northern hardwood forests of the Great Lakes region, U.S.A. — *Forest Ecology and Management*. 10: 65–86.
- Hart S.J., Henkelman J., McLoughlin Ph.D., Nielsen S.E., Truchon-Savard A., Johnstone J.F. 2019. Examining forest resilience to changing fire frequency in a

- fire-prone region of boreal forest. — *Global Change Biology*. 25(3): 869–884.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14550>
- Jean S.A., Pinno B.D., Nielsen S.E. 2020. Early Regeneration Dynamics of Pure Black Spruce and Aspen Forests after Wildfire in Boreal Alberta, Canada. — *Forests*. 11(333): 1–13.
<https://doi.org/10.3390/f11030333>
- Johnstone J.F., Chapin F.S. 2006. Fire Interval Effects on successional trajectory in boreal Forests of northwest Canada. — *Ecosystems*. 9: 268–277.
<https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>
- [Kalinin] Калинин К.К. 2010. Естественное лесовозобновление и формирование молодняков в еловых и березовых насаждениях на крупных гарях среднего Заволжья. — *Вестник МАРГТУ*. 1: 5–15.
- [Karpov et al.] Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трекин П.П. 1983. Возрастная структура популяций и динамика численности ели. — *Факторы регуляции экосистем еловых лесов*. Л. С. 35–62.
- [Katyutin et al.] Катютин П.Н., Горшков В.В., Ставрова Н.И. 2014. Радиальный прирост ели сибирской на разных этапах послепожарных сукцессий. — *Лесной вестник*. 5: 72–79.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1954. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском севере. — *Труды БИН РАН*. 3(9): 75–149.
- Lesven J., Druguet-Dayras M., Millet L., Ali A., Bergeron Y., Arsenault A., Gillet F., Rius D. 2022. Global changes, fire and spruce-forest dynamics in Québec-Labrador during the Holocene. — *EGU General Assembly*.
<https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-5199>
- Lorimer C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern appalachian virgin forest. — *Ecology*. 61(5): 1169–1184.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. — *Canadian Journal of Forest Research*. 19: 651–663.
- [Melekhov] Мелехов И.С. 1933. О возобновлении ели на гарях. — *Лесное хозяйство*. 10: 30–33.
- Plants of the World Online
<http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2006. К восстановлению еловых древостоев на участках ветровальных “окон”. — *Бот. журн.* 91(6): 879–891.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2009. Формирование еловых древостоев на сплошных вывалах Центрально-Лесного заповедника и проблема естественного восстановления ельников. — *Бот. журн.* 94(11): 1657–1672.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2011. Выживаемость ели в первые годы жизни в Центрально-Лесном заповеднике. — В сб.: *Материалы Всероссийской конференции “Развитие геоботаники: история и современность”*. Санкт-Петербург. С. 98–99.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2012. Участие осины в еловых древостоях на разных стадиях их динамики. — *Бот. журн.* 97(5): 636–649.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2020. Рост *Picea abies* (L.) Н. Karst. на начальных стадиях формирования неморальных ельников в условиях Центрально-Лесного заповедника. — *Бот. журн.* 105(10): 45–57.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620100075>
- [Safronova, Yurkovskaya] Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте. — *Бот. журн.* 100(11): 1121–1141.
- [Sennov] Сеннов С.Н. 2001. Рост хвойных древостоев в зависимости от их происхождения. — *Лесоведение*. 4: 74–76.
- [Stavrova, Gorshkov] Ставрова Н.И., Горшков В.В. 2017. Динамика структуры ценопопуляций ели сибирской в процессе послепожарных сукцессий северотажных лесов. — В сб.: *Материалы Пятой конференции “Математическое моделирование в экологии” ЭкоМатМод-2017*. Пушино. С. 204–206.
- Stevens-Rumann C.S., Kemp K.B., Higuera Ph.E., Harvey B.J., Rother M.T., Donato D.C., Morgan P., Veblen Th.T. 2017. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. — *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/ele.12889>
- Svoboda M., Janda P., Nagel T.A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. 2011. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic. — *Journal of Vegetation Science*. 23: 86–97.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- [Tkachenko] Ткаченко М.Е. 1952. Общее лесоводство. М.-Л. 599 с.
- [Zhitlukhina et al.] Житлухина Т.И., Добриденев А.И., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. 2002. Пожары и их изучение в Центрально-Лесном биосферном заповеднике. — В сб.: *Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках*. М. С. 137–149.
- [Zony...] Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. 1999. М. 1 : 8000000. Карта; пояснительный текст и легенда к карте. М. 64 с.

RESTORATION OF STAND ON THE SITE OF BURNT SPRUCE FOREST IN THE CENTRAL FOREST RESERVE

M. Yu. Pukinskaya

Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia
E-mail: pukinskaya@gmail.com

With the warming of the climate, the intensification of droughts and the drying up of coniferous forests, the number of forest fires is also increasing. Therefore, the study of the post-fire dynamics of stands and prospects for reforestation on burnt areas is especially relevant. The research was carried out in the Central Forest State Natural Biosphere Reserve (southern taiga) on the burnt area formed in 1999 as a result of a thunderstorm. The purpose of the work was: to describe the state of vegetation 22 years after burnout; to find out the characteristics of the stand formed on the burnt area and the possibility of their use for reconstructing the history of disturbances in old spruce forests. The objectives of the study included: monitoring vegetation changes in the 1999 burnt area; studying the growth of spruce undergrowth in the burnt area; finding out the number and ratio of preliminary and subsequent renewal of tree species; analyzing the distribution and amount of coals in the sample plots (depending on the intensity of burnout and the state of the pre-fire stand). To study the state of vegetation after the burnout of the blueberry-wood sorrel and wood sorrel – nemoral-herb spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) forests, 14 sample plots (100 m² each) were laid in the northwestern part of the burnt area. The sample plots covered 1.5 hectares. 22 years after the fire, a mixed small-leaved forest with a predominance of birch and a significant participation of spruce has been forming on the site of burnt spruce forests. Spruce is represented mainly by post-fire renewal. In the undergrowth, the ratio of pre- and post-renewal spruce is about 1 : 3. In the ground cover, a small number of nemoral herb species is recorded, and in the stand and undergrowth – almost complete absence of broad-leaved species. A lot of coals were found in soil digs in 4 sample plots (30%); there were no coals in 3 (20%) sample plots, and small coals in small amount were found in 7 (50%) sample plots. Assessing the possibilities of identifying the first post-fire generation of spruce in old stands, it must be said that none of the characteristics of a post-fire spruce stand is universal for its recognition. Only a set of features allows to identify the history of the stand. Distinctive features of the first post-old generation: the presence of coals in 30% of samples or more; a large admixture of birch and aspen; a large diversity of the aspen part of the stand; if there are broad-leaved species, they will be much younger than the spruce; the presence of a sharp decline, and then a rise in growths in a significant part of the oldest spruce trees; the main generation of spruce has initial radial growths on an average of 2.1 mm/year, and the absence of synchronous sharp rises of the growths at the beginning of life. The age of aspen most accurately corresponds to the year of the fire.

Keywords: fire disturbances of forest stand, pyrogenic successions, *Picea abies*, spruce growth on burnt area, Central Forest Reserve

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses her gratitude to the staff of the Central Forest Reserve and its director Nikolai Alexandrovich Potemkin for their assistance in conducting the study.

The work was carried out within the framework of the planned theme of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, principles of organization” No. 121032500047-1.

REFERENCES

- Aleynikov A.A., Tyurin A.V., Simakin L.V., Efimenko A.S., Laznikov A.A. 2015. Istoriya pozharov v temnokhvoinykh lesakh Pechoro-Ilychskogo zapovednika so vtoroi poloviny XIX v. po nastoyashcheye vremya [The history of fires in the dark coniferous forests of the Pechora-Ilych Reserve from the second half of the XIX century to the present]. – Sibirskiy lesnoy zhurnal. 6: 31–42 (In Russ.).
- Aleynikov A.A., Tyurin A.V., Grabarnik P.Ya., Efimenko A.S. 2018. Features of the Stand and Deadwood in

- Postfire Aspen and Birch Forests in Northern Urals. — *Contemporary Problems of Ecology*. 11: 789–801.
<https://doi.org/10.1134/S1995425518070132>
- Ananyev V.A., Moshnikov S.A., Pekkoiev A.N., Khari-
tonov V.A. 2019. Yestestvennoye vozobnovleniye na
uchastkakh korennykh yel'nikov chernichnykh posle
pozgara [Natural renewal in the areas of indigenous
blueberry spruce forests after a fire. Improving the
efficiency of the forest complex]. — In: Povysheniye
effektivnosti lesnogo kompleksa: materialy Pyatoy
Vserossiyskoy natsional'noy nauchno-prakticheskoy
konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem. Petroza-
vodsk. P. 8–10 (In Russ.).
- Baltzer J.L., Day N.J., Walker X.S. 2021. Increasing fire
and the decline of fire adapted black spruce in the
boreal forest. — *Proceedings of the National Academy
of Sciences*. 118(45): 1–9.
- Buryak L.V., Zarubin D.S. 2018. Vozobnovleniye
posle pozharov v khvoynykh nasazhdeniyakh zapo-
vednika Tsentral'nosibirskiy [Resumption after fires
in coniferous plantations of the Central Siberian
Nature Reserve]. — In: Lesa Rossii: politika, promy-
shlennost', nauka, obrazovaniye. Materialy tret'yey
mezhdunarodnoy nauchno-tekhnicheskoy konferentsii.
St. Petersburg. Vol. 2. P. 349–352 (In Russ.).
- Dekaton N.N., Kendysh A.N. 1981. Depressii v roste yeli
po diametru posle vyborochnoi rubki [Depressions
in the growth of spruce by diameter after selective
felling]. — *Lesovedeniye*. 1: 20–25 (In Russ.).
- Dyrenkov S.A., Adashevskaya O.R., Fedorchuk V.N.
1969. Yel'niki Vepsovskoy vozvyshennosti (struktura
i vozobnovleniye) [Spruce forests of the Veps upland
(structure and renewal)]. — In: Sbornik nauchno-
issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaystvu. 12:
103–122 (In Russ.).
- Fedorchuk V.N., Dmitrov V.D. 1971. Normativno-balan-
sovyi metod ucheta khoda yestestvennogo vozobnov-
leniya lesa pri opredelenii tselesoobraznykh ob'yemov
lesovosstanovitel'nykh meropriyatiy [Normative-ba-
lance method of accounting for the course of natural
renewal of the forest in determining the appropriate
volumes of reforestation measures]. — In: Sostoyaniye
vozobnovleniya i puti formirovaniya molodnyakov
na kontsentrirovannykh vyrubkakh severo-zapada
Yevropeiskoy chasti SSSR. P. 101–103 (In Russ.).
- Frelich L.E., Lorimer C.G. 1991. Natural disturbance
regimes in hemlock-hardwood forests of the upper
Great Lakes region. — *Ecological Monographs*. 64(2):
145–164.
- Goncharuk N.Yu., Zheltukhina V.I., Karpachevsky L.O.,
Korobov E.D., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S.,
Trofimov S.Ya., Tyulin S.Ya. 1999. Formy antropo-
gennoy dinamiki yuzhnotayezhnykh lesnykh soobsh-
chestv [Forms of anthropogenic dynamics of southern
taiga forest communities]. — In: Suktsessionnyye
protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhra-
neniya biologicheskogo raznoobraziya. St. Petersburg.
P. 400–416 (In Russ.).
- Guldin J.M., Lorimer C.G. 1985. Crown differentiation
in even-aged northern hardwood forests of the Great
Lakes region, U.S.A. — *Forest Ecology and Manage-
ment*. 10: 65–86.
- Hart S.J., Henkelman J., McLoughlin Ph.D., Niel-
sen S.E., Truchon-Savard A., Johnstone J.F. 2019.
Examining forest resilience to changing fire frequency
in a fire-prone region of boreal forest. *Global Change
Biology*. 25(3): 869–884.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14550>
- Jean S.A., Pinno B.D., Nielsen S.E. 2020. Early Rege-
neration Dynamics of Pure Black Spruce and Aspen
Forests after Wildfire in Boreal Alberta, Canada. —
Forests. 11(333): 1–13.
<https://doi.org/10.3390/f11030333>
- Johnstone J.F., Chapin F.S. 2006. Fire Interval Effects on
successional trajectory in boreal Forests of northwest
Canada. — *Ecosystems*. 9: 268–277.
<https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>
- Kalinin K.K. 2010. Estestvennoye lesovozobnovleniye i
formirovaniye molodnyakov v yelovykh i berezovykh
nasazhdeniyakh na krupnykh garyakh srednego Za-
volzh'ya [Natural reforestation and formation of young
trees in spruce and birch plantations on large burning
areas of the Middle Volga region]. — *Vestnik MarGTU*.
1: 5–15 (In Russ.).
- Karpov V.G., Pugachevsky A.V., Treskin P.P. 1983. Voz-
rastnaya struktura populyatsii i dinamika chislennosti
yeli [Age structure of populations and dynamics of
spruce abundance]. — In: Faktory regulyatsii ekosistem
yelovykh lesov. Leningrad. P. 35–62 (In Russ.).
- Katyutin P.N., Gorshkov V.V., Stavrova N.I. 2014. Radi-
al'nyy prirost yeli sibirskoy na raznykh etapakh posle-
pozhar'nykh suksessiy [Radial growth of Siberian
spruce at different stages of post-fire successions]. —
Lesnoy vestnik. 5: 72–79 (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1954. Vliyaniye pozharov na lesnuyu
rastitel'nost' i vosstanovleniye yeli posle pozgara
na yevropeyskom severe [The impact of fires on
forest vegetation and its restoration after a fire in the
European north]. — *Trudy BIN RAN*. 3(9): 75–149
(In Russ.).
- Lesven J., Druguet-Dayras M., Millet L., Ali A., Berge-
ron Y., Arsénault A., Gillet F., Rius D. 2022. Global
changes, fire and spruce-forest dynamics in Québec-
Labrador during the Holocene. EGU General
Assembly.
<https://doi.org/10.5194/egusphere-egu22-5199>
- Lorimer C.G. 1980. Age structure and disturbance history
of a southern appalachian virgin forest. — *Ecology*.
61(5): 1169–1184.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for
estimating canopy disturbance frequency and intensity
in dense temperate forests. — *Canadian Journal of
Forest Research*. 19: 651–663.

- Melekhov I.S. 1933. O vozobnovlenii yeli na garyakh [About the renewal of spruce on burning]. — *Lesnoye khozyaystvo*. 10: 30–33 (In Russ.).
- Plants of the World Online
<http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Pukinskaya M.Yu. 2006. Towards the restoration of spruce stands in the areas of wind-blown "windows". — *Bot. Zhurn.* 91(6): 879–891 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2009. Formation of spruce stands on solid fallouts of the Central Forest Reserve and the problem of natural restoration of spruce forests. — *Bot. Zhurn.* 94(11): 1657–1672 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2011. Survival of spruce in the first years of life in the Central Forest Reserve. — Materials of the All-Russian conference "Development of geobotany: history and modernity". St. Petersburg. P. 98–99 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2012. Participation of aspen in spruce stands at different stages of their dynamics. — *Bot. Zhurn.* 97(5): 636–649 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Y. 2020. Growth of *Picea abies* (L.) H. Karst. at the initial stages of the formation of im-moral spruce forests in the conditions of the Central Forest Reserve. — *Bot. Zhurn.* 105(10): 45–57 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620100075>
- Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. 2015. Zonal patterns of vegetation cover of the plains of European Russia and their display on the map. — *Bot. Zhurn.* 100(11): 1121–1141 (In Russ.).
- Sennov S.N. 2001. Growth of coniferous stands depending on their origin. — *Lesovedeniye*. 4: 74–76 (In Russ.).
- Stavrova N.I., Gorshkov V.V. 2017. Dynamics of the structure of Siberian spruce coenopopulations in the process of post-fire successions of north-storey forests. — In: *Materialy Pyatoy konferentsii "Matematicheskoye modelirovaniye v ekologii" EkoMatMod-2017*. Pushchino. P. 204–206 (In Russ.).
- Stevens-Rumann C.S., Kemp K.B., Higuera Ph.E., Harvey B.J., Rother M.T., Donato D.C., Morgan P., Veblen Th.T. 2017. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. — *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/ele.12889>
- Svoboda M., Janda P. Nagel T.A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. 2011. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic. — *Journal of Vegetation Science*. 23: 86–97.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>
- Tkachenko M.E. 1952. *Obshcheye lesovodstvo* [General forestry]. Moscow–Leningrad. 599 p. (In Russ.).
- Zhitlukhina T.I., Dobridenev A.I., Kuraeva E.N., Minaeva T.Yu., Shaposhnikov E.S. 2002. Pozhary i ikh izucheniye v Tsentral'no-Lesnom biosfernom zapovednike [Fires and their study in the Central Forest Biosphere Reserve]. — In: *Monitoring soobshchestva na garyakh i upravleniye pozharami v zapovednikakh*. Moscow. P. 137–149 (In Russ.).
- Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territoriy. 1999. Karta; poyasnitel'nyiy tekst i legenda k karte [Zones and types of vegetation zones in Russia and adjacent territories. 1 : 8000000. Map; explanatory text and legend to the map. Moscow. 64 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SCUTELLARIA TUVENSIS*
(LAMIACEAE)

© 2024 г. А. А. Гусева^{1,*}, В. А. Черемушкина¹, А. Ю. Асташенков¹, Е. Б. Таловская¹

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

*e-mail: guseva.sc@list.ru

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.
Получена после доработки 20.12.2023 г.
Принята к публикации 21.12.2023 г.

Изучена динамика плотности, численности, онтогенетической структуры и пространственной организации ценопопуляций *Scutellaria tuvensis* под влиянием климатических факторов в разных условиях обитания. Снижение аридности климата в котловинах Республики Тыва в последние 10 лет положительно сказывается на состоянии ценопопуляций *S. tuvensis*, произрастающего в сухих и опустыненных степях. Ценопопуляции *S. tuvensis* нормальные, устойчивые, находятся в равновесии с экотопом. На динамику численности, экологической плотности, пространственного распределения особей в ценопопуляциях и типа онтогенетического спектра влияют климатические факторы, при этом значения демографических показателей в ценопопуляциях определяются особенностями развития особей в разных местообитаниях. В условиях смягчающегося климата (ранняя теплая весна и незасушливое лето) создаются оптимальные условия для прорастания семян и дальнейшего развития молодых растений. В последнее время во всех местообитаниях установлено увеличение числа молодых особей, формируется левосторонний тип онтогенетического спектра, происходит омоложение ценопопуляций.

Ключевые слова: мониторинг, динамика популяций, демографические показатели, изменение климата, *Scutellaria tuvensis*, Республика Тыва

DOI: 10.31857/S0006813624020036, EDN: RLGPKZ

Прогнозирование реакции растений на возможные климатические изменения является одной из проблем современной экологии (Chuine et al., 2004; Menzel et al., 2006; Karpukhina et al., 2007; Sherry et al., 2007; Siljamo et al., 2008; Primack et al., 2009; Zhmylyova et al., 2011; Minin et al., 2016). Глобальное потепление климата – проблема планетарного масштаба. Современные данные указывают на пространственную неоднородность трендов изменения температур, при этом региональные показатели значительно отличаются от глобальных (Golubyatnikov, Denisenko, 2007; Climate..., 2013). Пространственная неоднородность изменения климата предопределяет сложную и часто разнонаправленную реакцию растительных сообществ и отдельных видов (Golubyatnikov, 2019). Особенно важно изучать реакцию редких и

эндемичных видов, произрастающих на территориях с интенсивными темпами изменения климата. Республика Тыва находится на юге Сибири и относится к регионам, где изменение климата идет интенсивнее, чем в умеренных широтах Северного полушария в целом (Regional..., 2001; Andreichik, 2005; Andreichik, Mongush, 2009). За период с 1959 по 2015 г. отмечается рост среднегодовой температуры воздуха на 2.7–4.2°C (Kurbatskaya, 2011; Andreichik, 2012; Chernousenko, 2022), среднегодовая глобальная приземная температура при этом увеличилась на 0.6°C (Climate..., 2001). Самым информативным методом изучения влияния процессов изменения климата на растительные организмы являются мониторинговые исследования. Выявление особенностей развития особей и динамики популяций растений позволяет

оценить механизмы адаптации видов, связанные с последствиями изменений климата, а также прогнозировать состояние популяций в дальнейшем.

Объектом исследования является *Scutellaria tuvensis* Juz. (Lamiaceae) — эндемичный вид, ареал которого приурочен к Улугхемской и Убсунурской котловинам в Республике Тыва (Kamelin, Gubanov, 1989; Zuev, 1997). Он произрастает в сухих и опустыненных степях, распространенных в котловинах и окружающих их низкогорьях. Вид, как правило, растет на каменисто-щебнистой почве, обычен на галечниках, крупнокаменистых осыпях. В сообществах выступает как ассектатор, однако может доминировать и образовывать аспект. Ранее мы изучили морфогенез особей *S. tuvensis* в разных условиях обитания (Guseva, Cheryomushkina, 2017) и генетический полиморфизм особей (Guseva et al., 2022). Целью настоящего исследования является изучение динамики плотности, численности, онтогенетической структуры и пространственной организации ценопопуляций *S. tuvensis* под влиянием климатических факторов в разных условиях обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Республика Тыва расположена в центре Евразийского материка на территории со сложным рельефом. Климат резко континентальный. Распределение осадков по региону неравномерное, территория находится в условиях умеренного и недостаточного увлажнения (Polikarov et al., 1986). В зимний период Тыва находится в зоне обширного и устойчивого Восточно-Сибирского антициклона, в котором происходит формирование холодного воздуха с преобладающей безветренной и безоблачной погодой. В разных межгорных котловинах Тувы за период с 1959 по 2015 г. отмечен рост среднегодовой температуры воздуха на 2.7–4.2°C (Kurbatskaya, 2011; Andreichik, 2012; Chernousenko, 2022), при этом основной рост приходится на зимний период. Количество осадков меняется по-разному. В Убсунурской котловине наблюдается тренд на уменьшение суммы годовых осадков, за последние 20 лет по скользящим средним снижение осадков составило 35 мм, снизившись с 205 до 170 мм. (Andreichik, 2012; Arakchaa, Kurbatskaya, 2015; Chernousenko, 2022).

В Улугхемской котловине изменения разнонаправленные, в предгорьях отмечено уменьшение суммарного количества осадков на 15 мм, в котловине наблюдался незначительный, но достоверный рост годовых осадков на 10 мм (Chernousenko, 2022). Во всех котловинах отмечен рост аридизации, особенно в Убсунурской котловине (Chernousenko, 2022).

За последнее десятилетие с 2010 по 2020 годы среднегодовая температура продолжает увеличиваться (2.3–2.8°C), а количество выпавших осадков местами увеличилось почти в 2 раза, особенно это отмечается в Улугхемской котловине (Kanzuyaa et al., 2021; Mordkovich et al., 2022). В результате в котловинах Тувы в последние 10 лет аридизация уменьшается, наблюдается гумидизация климата (Mordkovich et al., 2022).

S. tuvensis — моноцентрический полукустарничек с анизотропным побегом. Онтогенез особей изучен нами ранее (Guseva, Cheryomushkina, 2017). Онтогенез особей простой, полный. До генеративного состояния особи развиваются как кустарнички без отмирания части надземных побегов. Этому способствуют быстрые темпы развития растений в прегенеративном периоде и анизотропный рост побегов. В молодом генеративном состоянии после смены нарастания системы побегов начинает формироваться структура полукустарничка. У особей наблюдается поливариантность онтогенеза и темпов развития в разных местообитаниях.

Исследовано 3 ценопопуляции (ЦП) *S. tuvensis* в разных эколого-ценотических условиях Тувы. Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Rabotnov, 1950; Tsenopopolyatsii..., 1976; 1988). Закладывались трансекты шириной 1 м, длиной 10 м. На каждом 1 м² проводился учет особей каждого онтогенетического состояния, определялось проективное покрытие (ПП, %) особей *S. tuvensis*. Ценопопуляции 1 и 2 изучены в 2012 и 2021 гг., ЦП 3 в 2009, 2012 и 2021 гг. Каждый год в ЦП определялось онтогенетическое состояние 300–420 особей.

Геоботанические описания выполнены во всех сообществах, при этом отмечали: видовой состав, общее проективное покрытие травостоя (ОПП, %), проективное покрытие видов (ПП, %), особенности субстрата, топографическое

положение. Координаты установлены с помощью GPS Garmin eTrex Vista. Видовые названия растений уточнены согласно The International Plant Names Index (<https://www.ipni.org/>).

Ценопопуляция 1 – Кызыльский р-н, Улуг-хемская котловина, в 19 км от с. Ээрбек, полуза-крепленная крупнощербнистая осыпь на юго-западном склоне вдоль долины р. Улуг-Хем, крутизна склона 30°. Координаты: N 51°34'34.8", E 094°03'31.5", h = 607 м над ур. м. Опустыненная полынная степь (*Caragana pygmaea* (L.) DC., *C. bungei* Ledeb., *Atraphaxis laetevirens* (Ledeb.) Jaub. et Spach, *Ephedra monosperma* J.G. Gmel. ex C.A. Mey., *Artemisia frigida* Willd., *Vicia costata* Ledeb., *Allium tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen и др.).

Ценопопуляция 2 – Тес-Хемский р-н, Убсунурская котловина, в 35 км от пос. Эрзин, горные гряды по правобережью р. Тес-Хем, конус выноса. Координаты: N 50°28'33.7", E 094°55'26.7", h = 1134 м над ур. м. Полынно-ковыльная степь (*Stipa orientalis* Trin., *Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Cymbaria daurica* L., *Vicia costata*, *Crepidiastrum tenuifolium* (Willd.) Sennikov, *Allium austrosibiricum* N. Friesen и др.).

Ценопопуляция 3 – Тес-Хемский р-н, Убсунурская котловина, галечник в долине р. Хоолу. Координаты: N 50°70'50.6", E 093°36'26.4", h = 878 м над ур. м. В несформированном сообществе присутствует 13 видов (*Caragana bungei*, *Asterothamnus poliiifolius* Novopokr., *Crepidiastrum akagii* (Kitag.) J.W. Zhang et N. Kilian, *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne., *Scutellaria tuvensis*, *Panzerina lanata* (L.) Soják и др.).

Онтогенетический спектр определяется как соотношение растений разных онтогенетических состояний, выраженное в процентах от общего числа особей (Tsenopopulyatsii..., 1976, 1988; Uranov, 1975). Для анализа онтогенетической структуры в качестве интегральных характеристик взяты следующие демографические показатели: индекс возрастности Δ (Uranov, 1975), индекс эффективности ω (Zhivotovskii, 2001), индекс восстановления $I_{\text{в}}$, индекс замещения $I_{\text{з}}$ и индекс старения $I_{\text{ст}}$ (Glotov, 1998). Тип ценопопуляций определяли по классификации “дельта–омега” Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 2001). Численность (N) ценопопуляции рассчитывалась как отношение числа всех особей вида к площади занимаемого

ценопопуляцией пространства. Экологическая плотность ($P_{\text{эк}}$) установлена, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). Для сравнительной характеристики динамики ценопопуляций рассчитывали специфическую скорость развития ценопопуляций (r_{Δ}) (Zhukova, 1995). Для определения типа пространственного размещения особей в популяции использовался коэффициент дисперсии (S) (Greig-Smith, 1967): отношение дисперсии к среднему ($S = \delta^2/M$). Если $S > 1$ – распределение групповое; $S = 1$ – случайное; $S < 1$ – равномерное. Все количественные данные проверены на нормальность с помощью критерия Шапиро-Уилка (W) (уровень значимости $p < 0.05$) и применения графических методов оценки нормальности распределения. Предварительный анализ выборок показал, что часть изученных параметров характеризуется ненормальным распределением. В связи с этим данные сравнивались вычислением непараметрического U-критерия Манна-Уитни. Статистический анализ проведен с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности, плотности и пространственного распределения особей

Ценопопуляция 1 исследована на полуза-крепленной крупнощербнистой осыпи, численность в разные годы отличается незначительно, при этом изменилось пространственное распределение и экологическая плотность особей. В 2012 г. особи *Scutellaria tuvensis* располагались по склону равномерно ($S < 1$), отмечались лишь их небольшие скопления вокруг крупных камней (табл. 1). В 2021 г. наблюдали большие скопления особей вдоль склона, распределение групповое ($S > 1$). Большие скопления способствуют закреплению субстрата и его меньшей подвижности, создаются условия для развития молодых растений. Экологическая плотность в ценопопуляции 1 за 10 лет выросла в 1.4 раза, при этом достоверных отличий в показателях экологической плотности в разные годы нет ($U = 202.5$; $p = 0.86$). Изменение пространственного распределения особей *S. tuvensis* с равномерного на групповое и увеличение экологической плотности особей внутри

Таблица 1. Демографические показатели ценопопуляций *Scutellaria tuvensis*

Table 1. Demographic indicators of *Scutellaria tuvensis* coenopopulations (CP)

№ ЦП № CP	ОПП, %/ TPC, %	N	S	P _{эк}	I _в	I _{ст}	I _з	ω	Δ	r _Δ	Тип ЦП Type of CP
1(2012)	25	20.5	0.28	21.2	0.8	0.01	0.8	0.65	0.31	−0.04	зреющая/ ripening
1(2021)	40	21.3	1.1	30	1.7	0.01	1.7	0.45	0.19		молодая/ young
2(2012)	10	7.9	1.3	16	0.02	0.09	0.02	0.81	0.57	−0.05	стареющая/ aging
2(2021)	20	17.1	1.8	31	1.6	0	1.6	0.45	0.02		молодая/ young
3(2009)	10	5.9	0.8	6.2	0.2	0	0.2	0.86	0.41	0.01 −0.007	зрелая/ mature
3(2012)	15	2.8	0.7	3.2	0.1	0.01	0.12	0.83	0.45		зрелая/ mature
3(2021)	5	3.5	0.9	4.5	0.5	0.16	0.4	0.64	0.39		переходная/ transitional

Примечание. ОПП – общее проективное покрытие, %; N – численность особей на м²; S – коэффициент дисперсии; P_{эк} – экологическая плотность особей на м²; I_в – индекс восстановления; I_{ст} – индекс старения; I_з – индекс замещения; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; r_Δ – специфическая скорость развития ценопопуляции.

Note. TPC – total projective cover, %; N – number of plants per m²; S – dispersion coefficient; P_{эк} – ecological density, plants/m²; I_в – recovery index; I_{ст} – aging index; I_з – substitution index; ω – efficiency index; Δ – age index; r_Δ – specific rate of coenopopulation development.

групп способствуют сохранению численности популяции и являются способом приспособления вида к местообитанию с подвижным субстратом.

Ценопопуляция 2 изучена на конусе выноса, пространственное распределение особей не изменилось, они расположены группами на пологих участках водотока ($S > 1$). За 9 лет сильно изменились показатели численности и экологической плотности. Численность выросла в 2.2 раза с 7.9 экз./м² до 17.1, экологическая плотность в 1.9 раз с 16 до 31 особи/м² (табл. 1). При этом достоверных отличий в этих показателях не отмечено ($U = 96.5$; $p = 0.59$). Отдельные скопления особей мы рассматриваем как популяционные локусы. В разных популяционных локусах экологическая плотность различается. В 2012 и в 2021 гг. встречаются локусы с очень высокой полнотой (25–43 особей/м²), в которых преобладают растения прегенеративного периода, и популяционные локусы с низкой плотностью (2.6–4.8 особи/м²), где преобладают особи генеративного периода. Различия отдельных популяционных локусов

обеспечивают гетерогенность ценопопуляции и повышают ее адаптивные возможности.

В ценопопуляции 3, расположенной на равнине в долине реки, численность и экологическая плотность значительно ниже, чем на склонах в ценопопуляциях 1 и 2. Особи *S. tuvensis* на галечнике распределены равномерно ($S < 1$) во все годы исследования (табл. 1). Критерий Манна-Уитни показал, что в 2012 г. экологическая плотность достоверно отличается от показателей в 2009 ($U = 264$; $p = 0.00$) и 2021 г. ($U = 451.5$; $p = 0.03$), при этом различий между 2009 и 2021 г. не установлено ($U = 505.5$; $p = 0.17$). Волнообразные изменения экологической плотности связаны с особенностями местообитания. В долине реки часто происходят паводки, в результате которых большая часть особей смывается водными потоками. Один из сильнейших паводков зарегистрирован в 2010 г., который привел к резкому снижению экологической плотности особей в ценопопуляции. На это указывают также волнообразные изменения численности особей в ценопопуляции

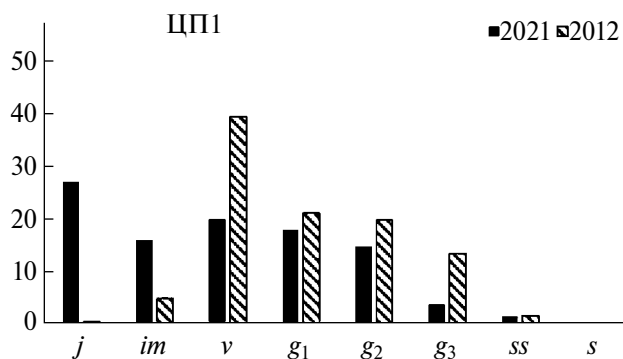


Рис. 1. Онтогенетическая структура ценопопуляции 1 (ЦП 1) в разные годы

Онтогенетические состояния: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g*₁ — молодое генеративное, *g*₂ — зрелое генеративное, *g*₃ — старое генеративное, *ss* — субсенильное, *s* — сенильное.

Fig. 1. Ontogenetic structure of coenopopulation 1 (CPI) in different years

Ontogenetic stage: *j* — juvenile, *im* — immature, *v* — virginal, *g*₁ — young generative, *g*₂ — mature generative, *g*₃ — old generative, *ss* — subsenile, *s* — senile.

(2009 г. — 5.9 особи/м², 2012 г. — 2.8 особи/м², 2021 г. — 4 особи/м²).

Динамика онтогенетической структуры

Онтогенетическая структура ценопопуляций отличается разнообразием. В разных местообитаниях формируется три типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. В динамике тип спектра меняется в ценопопуляциях 2 и 3, в ценопопуляции 1 меняется соотношение возрастных групп без изменения типа спектра.

В ценопопуляции 1 тип онтогенетического спектра за 9 лет не изменился, он левосторонний. Доля молодых особей (*j*, *im*, *v* и *g*₁) одинаково высокая, в 2012 г. она составляет 65.6%, а в 2021 г. — 80%, при этом сильно различается соотношение онтогенетических групп (рис. 1). Так, в 2012 г. спектр левосторонний с максимумом на виргинильных особях (39.6%). Число особей в ювенильном (0.2%) и имматурном (4.7%) состояниях низкое. Доля молодых генеративных растений сокращается в половину (21.1%), по сравнению с виргинильными. Далее идет плавное снижение числа особей в правой части спектра. В 2021 г. формируется левосторонний спектр с пиком на ювенильных растениях (27.1%). Также в ценопопуляции большая доля имматурных (15.8%) и виргинильных (19.9%) особей, число растений в генеративном состоянии и постгенеративном

периоде постепенно снижается. В этот год в популяции обнаружено большое число проростков (2.5 особей/м²).

Достоверно в ценопопуляции 1 отличается число особей ювенильного, виргинильного и старого генеративного состояний (табл. 2). Как указывалось ранее, за период исследования в 1.4 раза выросла экологическая плотность, увеличение в 2021 г. обеспечивается ювенильными особями, в среднем их становится на 8.05 экз./м² больше, чем в 2012 г. Такое большое их число перекрывает даже уменьшение числа виргинильных и старых генеративных растений.

Изменения в левой части спектра связаны с особенностями самоподдержания популяций *S. tuvensis*, темпами развития особей в условиях крутых осыпных склонов, а также с погодными условиями. *S. tuvensis* — вид, размножающийся только семенным путем. Обычно прегенеративный период особи проходят за 2 года, на 3 год они зацветают. На крутых осыпных склонах в виргинильное состояние растения переходят в ускоренном темпе, уже через полтора месяца после прорастания семян, длительность виргинильного состояния при этом составляет 2–3 года (Guseva, Cheryomushkina, 2017). В связи с этим число особей в левой части спектра определяется особенностями погодных условий в год исследования. В 2012 г. отмечалась аномально холодная зима, теплая весна и жаркое начало лета (Kuular, 2015). Первым теплым месяцем был апрель (Т +5.2; RRR 23мм). Июнь и июль — рекордно жаркие и сухие месяцы за последние 35 лет. К моменту сбора материала, в середине июня, появившиеся и выжившие в этом году особи уже перешли в виргинильное состояние, поэтому в спектре минимальное число растений ювенильного и имматурного состояний и пик на виргинильных особях.

В 2021 г., по сравнению с 2012 г., апрель был теплым, но сухим (Т +5.6; RRR 7 мм), в мае-июле средняя температура ниже, а количество выпавших осадков больше. Погодные условия 2021 г. способствовали хорошему и растянутому во времени процессу прорастания семян, на это указывает присутствие в ценопопуляции (1 июля) проростков (2.5 экз./м²), накопление ювенильных, имматурных и виргинильных особей, что подтверждается индексом

Таблица 2. Экологическая плотность онтогенетических групп в ЦП 1

Table 2. Ecological density of ontogenetic groups in CP 1

Онтогенетическое состояние/ Ontogenetic state	P _{эк} 2012	P _{эк} 2021	U	p
<i>j</i>	0.05	8.1	54	0.00
<i>im</i>	1	4.7	147	0.10
<i>v</i>	8.35	6	133	0.05
<i>g₁</i>	4.5	5.4	195	0.71
<i>g₂</i>	4.2	4.4	189	0.59
<i>g₃</i>	2.8	1	105.5	0.01
<i>ss</i>	0.3	0.3	200	0.81
<i>s</i>	0	0	0	0
P _{эк}	21.2	31	202.5	0.86

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note: Significant differences are printed in bold.

восстановления, который увеличивается с 0.8 до 1.7. Снижение доли растений зрелого и старого генеративных состояний в 2021 г. связано с перерывами в инспермации в предыдущие годы. Индекс замещения в 2012 г. меньше 1 ($I_3 = 0.8$), что указывает на недостаток молодых растений, которые в будущем заменят взрослые растения. В 2021 г. индекс замещения равен 1.7, в будущем возможно увеличение числа особей генеративного периода и формирование центрального спектра.

По классификации “дельта-омега” ценопопуляция в 2012 г. была зреющей ($\Delta = 0.31$, $\omega = 0.65$). В 2021 г. за счет большого числа особей, находящихся в прегенеративном периоде, — молодой ($\Delta = 0.19$, $\omega = 0.45$). Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_Δ) -0.04, в ценопопуляции происходит омоложение.

В ценопопуляции 2 за 9 лет тип онтогенетического спектра изменился с правостороннего на левосторонний (рис. 2). В 2012 г. спектр правосторонний, отсутствуют особи ювенильного и имматурного состояний, низкая доля виргинильных растений (1.8%), подъем числа особей в молодом и зрелом генеративных состояниях с пиком на старом генеративном состоянии и снижение численности растений постгенеративного периода. В 2021 г. спектр левосторонний с большой долей (от 18.2 до 24.6) молодых особей (*j*, *im*, *v* и *g₁*) и снижением числа растений зрелого (14.7%) и старого (0.9%)

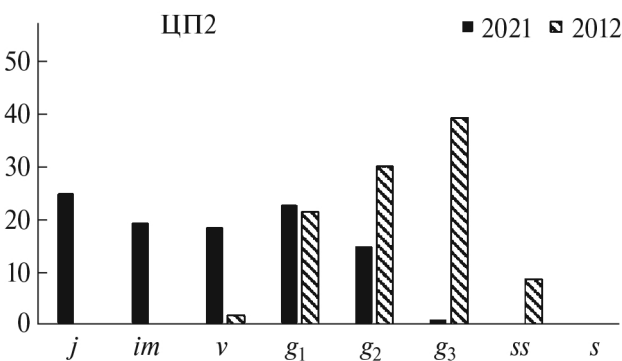


Рис. 2. Онтогенетическая структура ценопопуляции 2 (ЦП 2) в разные годы.
Fig. 2. Ontogenetic structure of coenopopulation 2 (CP2) in different years.

генеративных состояний, отсутствие особей постгенеративного периода.

В ценопопуляции 2 достоверно отличается число особей прегенеративного периода, старого генеративного и субсенильного состояний. Увеличение экологической плотности происходит за счет особей прегенеративного периода, в 2021 г. в среднем их становится на 18.8 экз./м² больше. Такое большое их число компенсирует даже снижение числа растений старого генеративного и субсенильного состояний (в среднем меньше на 7.3 экз./м²) (табл. 3).

При сопоставлении спектров хорошо различимы две волны развития (рис. 2). В 2012 г. наблюдается волна с пиком на старых генеративных особях, в 2021 г. — волна с большим числом

Таблица 3. Экологическая плотность онтогенетических групп в ЦП 2**Table 3.** Ecological density of ontogenetic groups in CP 2

Онтогенетическое состояние/ Ontogenetic state	P _{эк} 2012	P _{эк} 2021	U	p
<i>j</i>	0	7.6	50	0.01
<i>im</i>	0	5.9	40	0.00
<i>v</i>	0.3	5.6	42	0.01
<i>g₁</i>	3.4	7	86.5	0.34
<i>g₂</i>	4.7	4.5	108	0.95
<i>g₃</i>	6.2	0.3	23	0.00
<i>ss</i>	1.4	0	44	0.01
<i>s</i>	0	0	0	0
P _{эк}	16	31	96.5	0.59

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note: Significant differences are printed in **bold**.

особей в левой части спектра. Смена волн в разные годы жизни ценопопуляции связана с естественными циклическими процессами старения и возобновления.

Отличие в левой части спектра в разные годы обусловлено, как и в ценопопуляции 1, температурными аномалиями 2012 г.: ранняя теплая весна и жаркое начало лета. Индекс замещения в 2012 г. меньше 1 ($I_3 = 0.02$), молодых растений, способных заместить взрослых особей в будущем, крайне мало. Отсутствие особей старого генеративного состояния и постгенеративного периода в 2021 г. связано с перерывами в возобновлении в предыдущие годы.

По классификации “дельта-омега” ценопопуляция в 2012 г. стареющая ($\Delta = 0.57$, $\omega = 0.81$), в 2021 г. — молодая ($\Delta = 0.02$, $\omega = 0.45$). Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_Δ) -0.05, что указывает на омоложение ценопопуляции.

Ценопопуляция 3 располагалась на галечнике первой террасы в долине р. Хоолу. В течение 12 лет тип онтогенетического спектра менялся. В 2009 и 2012 гг. формировался центрированный спектр с максимумом на зрелых генеративных особях (2009 — 66.5%; 2012 — 41.7%), при этом число особей зрелого генеративного состояния достоверно различается в разные годы (рис. 3, табл. 4). После сильных паводков в 2010 г. формирование центрированного спектра в 2012 г. связано с быстрыми темпами развития особей.

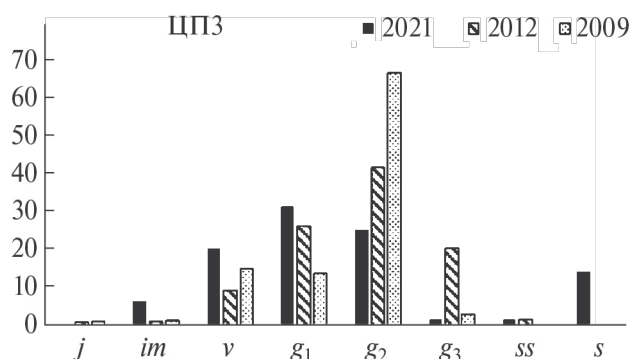


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляции 3 (ЦП 3) в разные годы.

Fig. 3. Ontogenetic structure of coenopopulation 3 (CP3) in different years.

На галечнике онтогенез особей проходит быстрее, чем в других местообитаниях, и длится 7–10 лет. В этом местообитании отмечаются пропуски онтогенетических состояний. Часто встречающиеся явления — пропуски имматурного и виргинильного состояний и переход особей из ювенильного сразу в молодое генеративное состояние (Guseva, Cheryomushkina, 2017). В среднем 18% особей от общего числа молодых генеративных растений составляют особи первого года жизни. Самое длительное состояние — зрелое генеративное, оно длится 3–5 лет, в ценопопуляции происходит накопление зрелых особей. Старое генеративное состояние и постгенеративный период особи проходят за 1 год и быстро выпадают из ценопопуляции. По классификации “дельта-омега”

Таблица 4. Экологическая плотность онтогенетических групп в ЦП 3

Table 4. Ecological density of ontogenetic groups in CP 3

Онтогенетическое состояние / Ontogenetic state	Р _{эк} 2009	Р _{эк} 2012	Р _{эк} 2021	U	p	U	p	U	p
				2021/2012		2021/2009		2012/2009	
<i>j</i>	0.05	0.02	0	608	0.72	592	0.72	617	0.94
<i>im</i>	0.08	0.03	0.3	563.5	0.39	539	0.33	618	0.95
<i>v</i>	0.9	0.3	0.9	465	0.05	536	0.31	525.5	0.26
<i>g</i> ₁	0.8	0.83	1.5	472.5	0.06	469.5	0.08	623.5	1.00
<i>g</i> ₂	4.1	1.3	1.1	553	0.33	191.5	0.00	102	0.00
<i>g</i> ₃	0.2	0.65	0.03	449	0.03	562.5	0.48	547.5	0.38
<i>ss</i>	0	0.04	0.03	628	0.90	604.5	0.83	604.5	0.83
<i>s</i>	0	0	0.7	400	0.01	390	0.01	0	0
Р _{эк}	6.13	3.17	4.5	451.5	0.03	505.5	0.17	264	0.00

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные различия.

Note: Significant differences are printed in bold.

ценопопуляция в 2009 и 2012 гг. была зрелой (табл. 1). Специфическая скорость развития ценопопуляции (r_{Δ}) 0.01, что указывает на старение ценопопуляции.

В 2021 г. выявлен левосторонний спектр с максимумом на молодых генеративных особях (31.2%). Индекс замещения $I_z = 0.4$, что выше, чем в предыдущие годы. По классификации “дельта-омега” ценопопуляция в 2021 г. – переходная к зрелой ($\Delta = 0.39$, $\omega = 0.64$). Специфическая скорость развития ценопопуляции с 2012 по 2021 гг. (r_{Δ}) -0.007, что указывает на омоложение ценопопуляции за последние 9 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Значения индекса аридности в котловинах Тувы в последние десятилетие указывает на гумидизацию климата (Kanzuyaa et al., 2021; Mordkovich et al., 2022). Для видов, произрастающих на территориях с аридным климатом, признаки гумидизации могут по-разному сказываться на состоянии их популяций. Проведенное исследование показало, что снижение аридности климата в целом положительно сказывается на состоянии ценопопуляций *Scutellaria tuvensis*, которые произрастают в сухих и опустыненных степях. Демографические показатели в большей степени определяются особенностями местообитания, при этом резкие колебания численности, экологической

плотности и пространственного распределения особей связаны с физическими явлениями, такими как паводки, происходящие в регионе все чаще в связи с климатическими изменениями.

Ранее нами было показано, что в зависимости от местообитания меняются темпы развития особей *S. tuvensis*, это выражается в различной длительности отдельных онтогенетических групп и онтогенеза в целом, а также в присутствии особей нормального, замедленного и ускоренного развития, нередки и случаи пропуска онтогенетических состояний (Guseva, Cheryomushkina, 2019). Широкий диапазон длительности разных этапов онтогенеза является одним из механизмов адаптаций на измененном уровне, обеспечивающим устойчивость ценопопуляций. Тип онтогенетического спектра определяется темпами развития особей в разных условиях обитания, а динамические изменения связаны с климатическими факторами. В условиях гумидизации, смягчения климата (ранняя теплая весна и незасушливое лето) создаются оптимальные условия для прорастания семян и дальнейшего развития молодых растений. В 2021 г. во всех ценопопуляциях наблюдается увеличение числа особей прегенеративного периода и смещение пика в левую часть онтогенетического спектра, происходит омоложение ценопопуляций. Подобные процессы проходят и у других видов, произрастающих на территории Улугхемской котловины, так у *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn. в песчаной

степи также установлено омоложение ценопопуляций (с 2012 по 2021 гг.). Как отмечают авторы, это происходит за счет интенсивной партикуляции в молодом и зрелом генеративных состояниях и связано с более благоприятным режимом увлажнения (Talovskaya et al., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что общий тренд на повышение температуры и уменьшение осадков в котловинах Тувы остается, в последние десятилетия при продолжающемся повышении температур наблюдается увеличение количества осадков. Изменение климата по-разному влияет на ценопопуляции *Scutellaria tuvensis*. С одной стороны, увеличение количества осадков и общее смягчение климата в весенне-летний период привело к увеличению числа особей пре-генеративного периода и соответственно к омоложению изученных ценопопуляций. С другой стороны, увеличение числа паводков в регионе приводит к значительным изменениям численности и экологической плотности в ценопопуляции, изученной на галечнике в долине реки, несмотря на это, особенности развития вида в этом местообитании позволяют быстро восстанавливать численность и онтогенетический состав ценопопуляции. В целом, именно климатические факторы влияют на динамику численности, экологической плотности, пространственного распределения особей в ценопопуляциях и типа онтогенетического спектра, при этом различия между ценопопуляциями определяются особенностями развития особей в разных местообитаниях. Оценивая состояние ценопопуляций *S. tuvensis* в котловинах Республики Тыва, можно сказать, что ценопопуляции нормальные, устойчивые, находятся в равновесии с экотопом. В дальнейшем необходимо продолжать мониторинг изменения демографических показателей и онтогенетического спектра в этих ценопопуляциях для выявления адаптаций к изменениям климата.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Andreichik] Андрейчик М.Ф. 2005. Загрязнение атмосферы, почв и вод Республики Тыва. Томск. 398 с.
- [Andreichik] Андрейчик М.Ф. 2012. Изменения климата в сухостепной зоне Тувинской горной области. — Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки. 1: 22–29.
- [Andreichik, Mongush] Андрейчик М.Ф., Монгуш М.М. 2009. Особенности распределения индекса континентальности в Тувинской горной области. — Вестник Тывинского гос. ун-та. 2: 50.
- [Arakchaa, Kurbatskaya] Аракчаа Л.К., Курбатская С.С. 2015. Реки и озера Тувы. Экологические проблемы. Кызыл. 157 с.
- [Chernousenko] Черноусенко Г.И. 2022. Засоленные почвы котловин юга Восточной Сибири. М. 480 с.
- Chuine I., Yiou P., Viovy N., Seguin B., Daux V., Le Roy Ladurie E. 2004. Historical phenology: grape ripening as a past climate indicator. — Nature. 432: 289–290. <https://doi.org/10.1038/432289a>. PMID: 15549085
- Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. Cambridge, New York. 881 p.
- Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge. 1535 p.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяции растений. — В сб.: Материалы II Всероссийского популяционного семинара “Жизнь популяций в гетерогенной среде”. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- [Golubyatnikov] Голубятников Л.Л. 2019. Влияние климатических изменений на растительный покров России. — В сб.: Материалы международной научно-практической конференции “Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы”. Воронеж. С. 43–47.
- [Golubyatnikov, Denisenko] Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. 2007. Модельные оценки влияния изменений климата на ареалы зональной растительности равнинных территорий России. — Известия РАН. Серия биологическая. 2: 212–228.
- [Greig-Smith] Грейг-Смит П. 1967. Количественная экология растений. М. 359 с.
- [Guseva, Cheryomushkina] Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 122(2): 68–77.
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2019. Polyvariation of the development *Scutellaria* L. species and the

- structure of their populations in Siberia. — BIO Web Conf. 16: 00010.
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20191600010>
- Guseva A.A., Muraseva D.S., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological and Genetic Diversity of *Scutellaria tuvensis* Juz., an Endemic of Desert Steppes. — Int. J. Plant Biol. 13: 473–484.
<https://doi.org/10.3390/ijpb13040038>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023.
<http://www.ipni.org> (Accessed 12.10.2023).
- [Kamelin, Gubanov] Камелин Р.В., Губанов И.А. 1989. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. в Монголии. — Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 94(5): 109–111.
- [Kanzuyaa et al.] Канзуйаа С.О., Сат А.Э., Хуурак А.В. 2021. Динамика климата в Республике Тыва за 2010–2020 гг. — Молодой ученый. 5(347).
<https://moluch.ru/archive/347/78114/> (дата обращения: 02.02.2023).
- [Karpukhina et al.] Карпукхина Е.А., Жмылев П.Ю., Жмылева А.П. 2007. Зимний покой и весеннее распускание почек лесных растений. — Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 1: 5–10.
- [Kurbatskaya] Курбатская С.С. 2011. Рекомендации по адаптации сельского хозяйства Республики Тывы к изменению климата: проект WWF России, Oxfam-GB. Красноярск. 66 с.
- [Kuular] Куулар Х.Б. 2015. Особенности климата Республики Тыва во второй половине XX и в XXI веке. — Метеорология и гидрология. 1: 51–57.
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F., Črepinšek Z., Curnel Y., Dahl Å., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatzcak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., van Vliet A.J., Wielgolaski F.E., Zach S., Zust A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. — Global change biology. 12(10): 1969–1976.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- [Minin et al.] Минин А.А., Ранькова Э.Я., Рыбина Е.Г., Буйволов Ю.А., Сапельникова И.И., Филатова Т.Д. 2016. Феноиндикация изменений климата за период 1976–2015 гг. в центральной части европейской территории России: береза бородавчатая (повислая) (*Betula verrucosa* Ehrh. (*B. pendula* Roth.)). Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 27(2): 17.
- [Mordkovich et al.] Мордкович В.Г., Дудко Р.Ю., Худяев С.А., Любчанский И.И. 2022. Изменения сообществ жуков жужелиц и чернотелок (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae) в горных котловинах Тувы и Алтая за 60 лет: тренд или флуктуации? — Сибирский экологический журнал. 6: 621–638.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 209 с.
- [Polikarpov et al.] Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 224 с.
- Primack R.B., Higuchi H., Miller-Rushing A.J. 2009. The impact of climate change on cherry trees and other species in Japan. — Biological Conservation. 142(9): 1943–1949.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. 3(6): 179–196.
- [Regional...] Региональные изменения климата и угроза для экосистем: Алтай-Саянский регион. Вып. 1. 2001. М. 125 с.
- Sherry R.A., Zhou X., Gu S., Arnone J.A., Schimel D.S., Verburg P.S., Wallace L.L., Luo Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. — Proceedings of the National Academy of Sciences. 104(1): 198–202.
- Siljamo P., Sofiev M., Ranta H., Linkosalo T., Kubin E., Ahas R., Genikhovich E., Jatzcak K., Jato V., Nekovar J., Minin A., Severova E., Shalaboda V. 2008. Representativeness of point-wise phenological *Betula* data collected in different parts of Europe. — Global Ecology and Biogeography. 17(4): 489–502.
- [Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гордеева Н.И. 2023. Состояние ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) в зависимости от экологических условий. — Бот. журн. 108(1): 3–12.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>
- [Tsenoropulyatsii...] Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsenoropulyatsii...] Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биологические науки. 2: 7–34.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhmylyova et al.] Жмылева А.П., Карпукхина Е.А., Жмылев П.Ю. 2011. Фенологическая реакция лесных растений на потепление климата: рано- и поздноцветущие виды. — Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2: 5–15.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
- [Zuev] Зуев В.В. 1997. 3. *Scutellaria* L. — Шлемник. — В кн.: Флора Сибири. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiatae). Т. 11. Новосибирск. С. 161–165.

DYNAMICS OF *SCUTELLARIA TUVENSIS* (LAMIACEAE) COENOPOPULATIONSA. A. Guseva^{a, #}, V. A. Cheryomushkina^a, A. Yu. Astashenkov^a, E. B. Talovskaya^a^aCentral Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia[#]e-mail: guseva.sc@list.ru

The dynamics of density, abundance, ontogenetic structure and spatial organization of *Scutellaria tuvensis* coenopopulations under the influence of climatic factors in different habitat conditions has been studied. The decrease in the climate aridity in the basins of the Republic of Tuva in the last 10 years has a positive effect on the condition of the coenopopulations of *S. tuvensis*, occurring in dry and desertified steppes. The coenopopulations of *S. tuvensis* are normal, stable, and in balance with the ecotope. The dynamics of the number, ecological density, spatial distribution of individuals in the coenopopulations, and the type of ontogenetic spectrum are influenced by climatic factors, while the values of demographic indicators in the coenopopulations are determined by the peculiarities of development of individuals in different habitats. Under a mildening climate (early warm spring and non-dry summer), optimal conditions are created for seed germination and further development of young plants. Recently, an increase in the number of young plants has been found in all habitats, a left-sided type of the ontogenetic spectrum is being formed, and coenopopulations are rejuvenating.

Keywords: monitoring, population dynamics, demographic indicators, climate change, *Scutellaria tuvensis*, Republic of Tuva

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was done within the framework of a state assignment of the Central Siberian Botanical Garden (the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences) No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Andreychik M.F. 2005. Zagryaznenie atmosfery, pochv i vod Respubliki Tyva [Pollution of the atmosphere, soils and waters of the Republic of Tyva]. Tomsk. 398 p. (In Russ.).
- Andreychik M.F. 2012. Climate change in the dry steppe zone of the Tuva mountainous region. — Bulletin of the Baltic Federal University. I. Kant. Series: Natural and medical sciences. 1: 22–29 (In Russ.).
- Andreychik M.F., Mongush M.M. 2009. Peculiarities of the distribution of the continentality index in the Tuva mountainous region. — Bulletin of the Tyva State University. 2: 50 (In Russ.).
- Arakchaa L.K., Kurbatskaya S.S. 2015. Reki i ozera Tuvy. Ekologicheskoe problem [Rivers and lakes of Tuva. Ecological problems]. Kyzyl. 157 p. (In Russ.).
- Chernousenko G.I. 2022. Saline soils of depressions in the south of Eastern Siberia. Moscow. 480 p. (In Russ.).
- Chuine I., Yiou P., Viovy N., Seguin B., Daux V., Le Roy Ladurie E. 2004. Historical phenology: grape ripening as a past climate indicator — Nature. 432: 289–290. <https://doi.org/10.1038/432289a>. PMID: 15549085.
- Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2001. Cambridge, New York. 881 p.
- Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 2013. Cambridge. 1535 p.
- Glotov N.V. 1998. Ob ocenke parametrov vozrastnoj struktury populyacii rastenij [On the assessment of the parameters of the age structure of a plant population]. — In: Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede. Materialy II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar. Joshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Golubyatnikov L.L. 2019. Vliyanie klimaticheskikh izmenenij na rastitel'nyj pokrov Rossii [The impact of climate change on the vegetation cover of Russia]. — In: Global'nye klimaticheskie izmeneniya: regional'nye efekty, modeli, prognozy. Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Voronezh. P. 43–47 (In Russ.).
- Golubyatnikov L.L., Denisenko E.A. 2007. Model estimates of climate change impact on habitats of zonal vegetation for the plain territories of Russia. — Biology Bulletin. 34(2): 170–184 (In Russ.).
- Greig-Smith P. 1967. Kolichestvennaya ekologiya rasteniy [Quantitative plant ecology]. Moscow. 359 p. (in Russ.).
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2017. Morphogenesis and state of cenopopulations of the endemic species *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Bulletin of Moscow

- Society of Naturalists. Biological series. 122(2): 68–77 (In Russ.).
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2019. Polyvariation of the development *Scutellaria* L. species and the structure of their populations in Siberia. — BIO Web Conf. 16:00010. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20191600010>
- Guseva A.A., Muraseva D.S., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological and Genetic Diversity of *Scutellaria tuvensis* Juz., an Endemic of Desert Steppes. — Int. J. Plant Biol. 13: 473–484. <https://doi.org/10.3390/ijpb13040038>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023. <http://www.ipni.org> (Accessed 12.10.2023).
- Kamelin R.V., Gubanov I.A. 1989. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. in Mongolia. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 94(5): 109–111 (In Russ.).
- Kanzyvaa S.O., Sat A.E., Khuurak A.V. 2021. Climate dynamics in the Tyva Republic for 2010–2020. — Molodoy uchenyy. 5(347) (In Russ.). <https://moluch.ru/archive/347/78114/> (accessed: 02.02.2023).
- Karpukhina E.A., Zhmylev P.Yu., Zhmyleva A.P. 2007. Winter dormancy and spring budding of forest plants. — RUDN Journal of Ecology and life safety. 1: 5–10 (In Russ.).
- Kurbatskaya S.S. 2011. Rekomendacii po adaptacii sel'skogo hozyajstva Respubliki Tyvy i izmeneniyu klimata: proekt WWF Rossii, Oxfam-GB [Recommendations for the adaptation of agriculture in the Republic of Tyva and climate change: WWF-Russia project, Oxfam-GB]. Krasnoyarsk. 66 p. (In Russ.).
- Kuular Kh.B. 2015. Peculiarities of the climate of the Tyva Republic in the second half of the 20th and 21st centuries. — Meteorology and Hydrology. 1: 51–57 (In Russ.).
- Menzel A., Sparks T.H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F., Črepinšek Z., Curnel Y., Dahl Å., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatzcak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheffinger H., Striz M., Susnik A., van Vliet A.J., Wielgolaski F.E., Zach S., Züst A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. — Global change biology. 12(10): 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Minin A.A., Rankova E.Ya., Rybina E.G., Buivolov Yu.A., Sapelnikova I.I., Filatova T.D. 2016. Phenoinidication of climate change for the period 1976–2015 in the central part of the European territory of Russia: warty birch (drooping) (*Betula verrucosa* Ehrh. (*B. pendula* Roth.)). — Problems of ecological monitoring and ecosystem modelling. 27(2): 17 (In Russ.).
- Mordkovich V.G., Dudko R.Ju., Khudyaev S.A., Lyubchanskii I.I. 2022. Changes in ground beetle communities (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae) in mountain depressions of the Tuva and Altai over 60 years: trend or fluctuation? — Contemporary Problems of Ecology. 6: 621–638 (In Russ.).
- Odum Yu. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 209 p. (In Russ.).
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. Klimat i gornye lesa Yuzhnoy Sibiri [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk. 224 p. (In Russ.).
- Primack R.B., Higuchi H., Miller-Rushing A.J. 2009. The impact of climate change on cherry trees and other species in Japan. — Biological Conservation. 142(9): 1943–1949.
- Rabotnov T.A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. — Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR. Ser. Geobotanika. 3(6): 179–196 (In Russ.).
- Regional'nye izmeneniya klimata i ugroza dlya ekosistem: Altay-Sayanskiy region [Regional climate change and threat to ecosystems: Altai-Sayan region]. 2001. Moscow. 125 p. (In Russ.).
- Sherry R.A., Zhou X., Gu S., Arnone J.A., Schimel D.S., Verburg P.S., Wallace L.L., Luo Y. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. — Proceedings of the National Academy of Sciences. 104(1): 198–202.
- Siljamo P., Sofiev M., Ranta H., Linkosalo T., Kubin E., Ahas R., Genikhovich E., Jatzcak K., Jato V., Nekovar J., Minin A., Severova E., Shalaboda V. 2008. Representativeness of point-wise phenological *Betula* data collected in different parts of Europe. — Global Ecology and Biogeography. 17(4): 489–502.
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Gordeeva N.I. 2023. State of coenopopulations of *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) depending on environmental conditions. — Bot. Zhurn. 108(1): 3–12 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813623010076>
- Tsenopopulyatsii rasteniy (oчерki populiatsionnoy biologii). [Cenopopulations of Plants (Essays on Population Biology)]. 1988. Moscow. 216 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Cenopopulations of Plants (Basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. The age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Biological Sciences. 2: 7–34 (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. — Ecology. 1: 3–7 (In Russ.).
- Zhmylyova A.P., Karpukhina E.A., Zhmylev P.Yu. 2011. Phenological response of forest plants to climate warming: early and late flowering species. — RUDN Journal of Ecology and Life safety. 2: 5–15 (In Russ.).
- Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russ.).
- Zuev V.V. 1997. Shlemnik L. — *Scutellaria* L. — In: Flora of Siberia. Pyrolaceae–Lamiaceae (Labiateae). Vol. 11. Novosibirsk. P. 161–165 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ДИНАМИКА СПОНТАННОЙ ФЛОРЫ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕТРА ВЕЛИКОГО

© 2024 г. О. Г. Баранова^{1,*}, Г. Ю. Конечная^{1,**}

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

*e-mail: OBaranova@binran.ru

**e-mail: gkonechnaya@binran.ru

Поступила в редакцию 05.12.2023 г.

Получена после доработки 14.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

Около 30 лет назад был исследован видовой состав травянистых растений на территории Ботанического сада Петра Великого, за эти годы состав спонтанной флоры претерпел изменения и необходимо было дать этому оценку. Проблема появления и расселения инвазионных видов растений, большая часть из которых является “беглецами из культур”, в настоящее время стоит достаточно остро на территории России и за ее пределами. Цель данной работы — выявление и анализ изменений видового состава спонтанной флоры травянистых растений Ботанического сада Петра Великого за последние 30 лет. В задачи исследования входила не только инвентаризация видового состава современной флоры, но и оценка изменения численности отдельных чужеродных видов растений, их инвазионного потенциала. В результате проведенной инвентаризации в современной спонтанной флоре ботанического сада выявлено 355 видов сосудистых растений из 54 семейств. Причем аборигенная фракция насчитывает 248 видов растений (70.3%). По сравнению с 1994 г. количество видов во флоре ботанического сада увеличилось на 20%. Произошло увеличение группы видов, сбежавших из культуры на 50%, но их обилие пока не вызывает опасения и только 4 вида признаны на территории ботанического сада потенциально инвазионными.

Ключевые слова: спонтанная флора, ботанические сады, беженцы из культуры, таксономический анализ

DOI: 10.31857/S0006813624020049, **EDN:** RLGPYS

Ботанические сады и дендрологические парки являются важными центрами изучения и охраны растительного мира, в настоящее время они становятся неотъемлемой частью Глобальной системы сохранения биоразнообразия. Ботанические сады на протяжении многих веков собирали и сохраняли широкий спектр живых коллекций растений различного назначения (Gorbunov, Kuzevanov, 2023). Фиторазнообразие ботанических садов включает культурную и спонтанную флоры, при этом вторая зачастую остается за рамками учета, но также является неотъемлемой частью общего биоразнообразия (Shynder et al., 2021). В связи с этим изучение спонтанного растительного покрова ботанических садов актуально.

Далее под термином “спонтанная флора” (spontaneous flora) мы будем подразумевать “совокупность видов растений (аборигенные и натурализовавшиеся чужеродные), которые произрастают на той или иной территории “самопроизвольно” без вмешательства человека” (Baranova et al., 2018).

Спонтанная флора любой территории, будь то флора природных территорий, или урбано-флора, или флора ботанического сада имеет сходный состав, главным компонентом которого является аборигенная фракция спонтанной флоры. Во многих ботанических садах и дендропарках сохранились участки с природной растительностью, которые и составляют предмет охраны регионального фиторазнообразия,

редких и исчезающих видов растений, сохранившихся на их территории.

Огромным разнообразием выделяется на территории ботанических садов и чужеродная фракция флоры, которая подразделяется на две основные подфракции: археофиты и неофиты, в том числе и “беглецы из культуры”. Состав археофитов достаточно однороден во флоре многих регионов таежной зоны европейской части России, тогда как в ботанических садах и дендропарках разнообразие “беглецов из культуры” может заметно различаться. Некоторые интродуцированные виды растений успешно акклиматизируются в новых условиях и выходят за пределы коллекционных участков. Они закрепляются в составе нарушенных участков (газоны и т.п.), полуестественных и естественных растительных сообществ на территории ботанических садов. В результате этого на их территории присутствуют интродуценты, которые пребывают на разных стадиях натурализации и вносят свой вклад в богатство спонтанной флоры каждого ботанического сада. Эта группа растений, называемая “беглецами из культуры”, в последние годы наиболее обсуждаема (Vinogradova et al., 2015, 2020 и др.), так как число видов растений, внедряющихся в аборигенные растительные сообщества в разных регионах России, неуклонно растет, увеличивая состав инвазионной фракции флоры различных территорий.

Видовой состав спонтанных флор на территории ботанических садов и дендропарков России и стран СНГ изучен в настоящее время еще недостаточно. Исследован ряд спонтанных флор ботанических садов на территории России (Baranova et al., 2018; Baranova, Puzyrev, 2018; Lepeshkina, 2018; Vinogradova et al., 2020; Golovanov, Abramova, 2021; Gavrilova, 2022 и др.), Казахстана (Sitpaeva et al., 2018 и др.) и Украины (Kuzemko et al., 2011; Shynder, 2018, 2019; Shynder et al., 2021 и др.).

Одним из старейших ботанических садов России является Ботанический сад Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Он возник на месте заболоченных лесов более 300 лет назад (Illyustrirovannyu..., 1905; Lipsky, 1913; Golovach, 1980; Konechnaya, Ignatieva, 1996; Firsov, Yarmishko, 2020, 2021). В первом каталоге живых растений Аптекарского огорода Иоганном Сигезбеком (Siegesbeck, 1736; цит.

по Firsov, Yarmishko, 2021) указаны такие виды местной флоры, как *Andromeda polifolia* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Empetrum nigrum* L., *Ledum palustre* L., которые свидетельствуют, что местность, занимаемая им в этот период, была с избыточным увлажнением и сохранялись участки местной флоры. Кардинальные изменения на его территории начались 200 лет назад, когда эта территория получила статус Императорского ботанического сада. Масштабная реконструкция парка была проведена в конце 1860-х и в 1870-е гг., когда были произведены работы по осушению и благоустройству ботанического сада (Firsov, Yarmishko, 2021). За последний 100-летний период территория ботанического сада подвергалась различного рода реконструкциям неоднократно, в парке сада особенно в послевоенное время (1940-х–1950-х гг.) были созданы новые газоны и дорожки (Konechnaya, Ignatieva, 1996) и в последующие годы в границах парка не только реставрировались газоны, но и появлялись новые экспозиции и увеличивался видовой состав древесно-кустарниковых растений, изменяющий видовой состав травянистых растений на территории парка-дендрария. Последние масштабные реставрационные работы на газонах парка были проведены в начале XXI в. Интересно отметить, что в 1905 г. в “Иллюстрированном путеводителе по Императорскому ботаническому саду” (Illyustrirovannyu..., 1905) отмечены в качестве видов, широко распространившихся в саду, т.е. являющихся “беженцами из культуры”, 2 вида рода *Corydalis* – *C. nobilis* (L.) Peis. и *C. bracteata* (Steph.) Pers. Последний вид и в настоящее время весной массово представлен на газонах в парке ботанического сада. *Corydalis nobilis* упомянут как одичавший и в работах В.И. Липского (Lipsky, 1913, который к тому же в этой работе пишет о наличии в ботаническом саду, кроме культурных растений, большого числа диких видов, из которых в тот период массово встречались *Ficaria verna* Huds., *Taraxacum officinale* Wigg., *Dactylis glomerata* L., *Alopecurus pratensis* L., *Poa pratensis* L., *Cardamine pratensis* L. Эти виды и сейчас широко представлены в парке.

Целью исследований являлось выявление и анализ изменений видового состава спонтанной флоры Ботанического сада Петра Великого за последние 30 лет. В задачи исследования входила не только инвентаризация видового

состава современной флоры, но и оценка изменения численности отдельных чужеродных видов растений, их инвазионного потенциала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования спонтанной флоры ботанического сада проводились нами в 2020–2023 гг. Ранее подобные исследования были проведены в 1988–1994 гг. Г.Ю. Конечной и М.Е. Игнатъевой (Konechnaya, Ignatieva, 1996). Нами обследованы на территории ботанического сада: парк-дендрарий, коллекционные участки, цветники, питомники, водоемы, нарушенные участки, в том числе участки вермикуляции, и составлен флористический список травянистых растений. Древесные растения парка-дендрария, в том числе и аборигенные, в данной работе нами не учитывались.

Все виды флоры мы разделили на четыре группы: 1) аборигенные растения, исторически сохранившиеся на данной территории, самостоятельно заселившие территорию или внедренные на территорию в результате деятельности человека, а затем самостоятельно расселившиеся на его территории; 2) чужеродные растения, появившиеся с грунтом, рассадой или занесенные иными способами непреднамеренно; 3) “беглецы из культуры” — чужеродные виды, встречающиеся за пределами мест посадки, натурализующиеся и самостоятельно расселяющиеся по территории; 4) чужеродные растения, которые специально были высажены на газоны в парке и впоследствии широко расселившиеся. Первая группа видов рассматривается нами как аборигенная фракция флоры, остальные — чужеродная, причем в нее включены и археофиты. Так как на территории ботсада преобразование растительного покрова шло не одно столетие, то иногда бывает трудно сказать, как тот или иной местный вид попал на его территорию, возможно, некоторые аборигенные виды были подсажены садовниками на газоны, но история подобных работ отсутствует.

Для сравнения видового состава современной и исторической спонтанной флоры ботанического сада таксономические группы и их объем приведены по работе “Сосудистые растения России и сопредельных государств” (Czerepanov, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате инвентаризации в современной спонтанной флоре ботанического сада выявлено 355 видов сосудистых растений, которые входят в состав трех отделов — Equisetophyta, Polypodiophyta и Magnoliophyta и 54 семейств. По сравнению с 1994 г. количество видов во флоре ботанического сада увеличилось на 73 вида, что составляет 20% от общего видового состава флоры. Если провести анализ увеличения количества видов по фракциям, то число видов в аборигенной фракции, которая сейчас составляет 70.3% от общего числа видов спонтанной флоры, возросло с 234 до 248 видов, т.е. увеличилось на 14 видов (рис. 1). Пополнение данной фракции произошло за счет появления на территории ботанического сада таких видов как *Alopecurus aequalis* Sobol., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Moehringia trinervia* (L.) Clairv. и др.

Интересно отметить, что на газоне в парке долгие годы произрастает *Lathraea squamaria* L. — вид Красных книг Санкт-Петербурга и Ленинградской области (Krasnaya..., 2018 a, b), наблюдения показывают, что условия для произрастания в парке благоприятны для вида, он ежегодно цветет и плодоносит. Правда, ранее было известно 2 участка, где произрастал данный вид, но на одном участке по нашим наблюдениям он, вероятно, исчез в 2020 г. История появления этого вида в парке тоже не установлена, хотя, возможно, появление данного вида связано с интродукцией его на одном из участков в ботаническом саду.

Как видно на рисунке, наибольшие изменения произошли за счет увеличения числа видов в чужеродной фракции флоры. Количество спонтанно появившихся чужеродных видов после 1994 г. увеличилось на 14. К чужеродным видам, ранее не указанным, следует отнести *Elodea canadensis* Michx., *Cardamine occulta* Hornem., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Scrophularia chrysantha* Jaub. et Spach, *Veronica persica* Poir. и др. Количество видов этой группы увеличилось с 18 до 45, но увеличение в большинстве случаев произошло в результате пересмотра статусов отдельных видов, по сравнению с работой Г.Ю. Конечной и М.Е. Игнатъевой (Konechnaya, Ignatieva, 1996) и переноса археофитов в чужеродную фракцию. Группа растений “беженцы

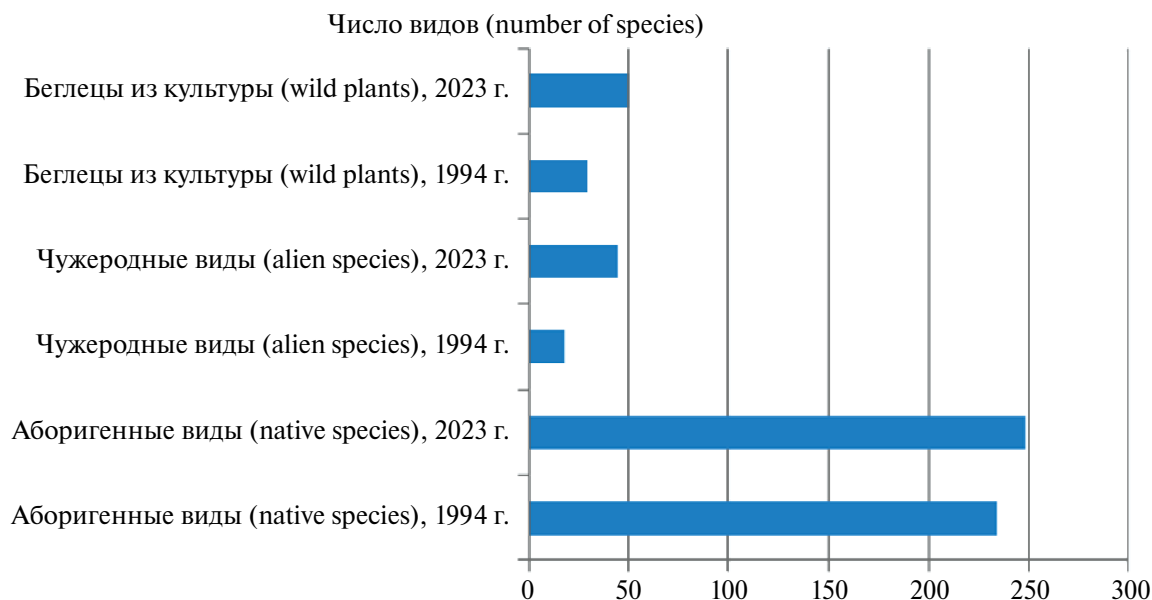


Рис. 1. Динамика численности видов по фракциям в спонтанной флоре Ботанического сада Петра Великого.

Fig. 1. Dynamics of the number of species by fractions in the spontaneous flora of the Botanical Garden of Peter the Great.

из культуры” представлена 53 видами. Наряду с давно присутствующими в ботаническом саду видами, такими как *Bellis perennis* L., *Cicerbita macrophylla* (Willd.) Wallr., появились и новые виды, обнаруженные вне коллекционных участков, это — *Brunnera sibirica* Steven, *Symphytum* × *uplandicum* Nyman, *Viola sororia* Willd., *Linaria purpurea* (L.) Mill., *Agastache rugosa* (Fisch. et C.A. Mey.) Kuntze и др.

При сравнении исследованной спонтанной флоры Ботанического сада Петра Великого с подобными флорами других ботанических садов следует отметить среднее богатство ее видового состава. Так, в спонтанной флоре Южно-Уральского ботанического сада-института выявлено 192 вида (без древесных растений; Golovanov, Abramova, 2021), из них аборигенную фракцию составляют 59.0% видов, в Ботаническом саду Удмуртского университета — 372 (без древесных растений; Baranova, Puzyrev, 2018), в аборигенной фракции — 93.8%, в Ботаническом саду Воронежского университета — 547 (без древесных растений; Lepeshkina, 2018), в аборигенной фракции — 63.1% (вместе с древесными растениями), в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН — 791 (без древесных растений; Vinogradova et al., 2020), в аборигенной фракции — 61.0%. Таким образом,

следует отметить, что вклад аборигенной фракции флоры в общее число видов в спонтанных флорах ботанических садов достаточно высок. Причем процент видов тем выше, чем больше размеры площадей естественных сообществ на их территориях.

Нами выделена еще одна группа видов — чужеродные растения, которые специально были высажены на газоны в парке и впоследствии широко распространились. В нее вошло 9 видов, такие как *Scilla siberica* Haw., *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., *Erytronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Krylov и др. Следует отметить, что подсадка декоративных чужеродных и аборигенных растений не всегда проходит успешно, так в работе Г.Ю. Конечной и М.Е. Игнатьевой (Konrechnaya, Ignatieva, 1996) отмечено, что на газоны в 1990-е гг. были высажены такие аборигенные виды, как *Trollius europaeus* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop. и ряд других, в 2023 г. обнаружить эти виды не удалось.

Наряду с вновь появившимися видами во флоре не было найдено 17 видов, указанных ранее в работе Г.Ю. Конечной и М.Е. Игнатьевой (Konrechnaya, Ignatieva, 1996), причем это представители как аборигенной, так и чужеродной фракций флоры. Это такие виды как *Saponaria officinalis* L., *Dianthus deltoides* L., *Corydalis capnoides* (L.) Peis.,

Таблица 1. Спектры ведущих семейств спонтанной флоры Ботанического сада Петра Великого в целом и ее аборигенной фракции в 1996 г. и 2023 г.**Table 1.** Spectra of the leading families of spontaneous flora of the Peter the Great Botanical Garden and its native fraction in 1996 and 2023

Семейства Families	1994 г.				2023 г.			
	Флора в целом / Flora in general	Ранг / Rating	Аборигенная фракция / Native fraction	Ранг / Rating	Флора в целом / Flora in general	Ранг / rating	Аборигенная фракция / Native fraction	Ранг / Rating
Asteraceae	35	1	24	2	39	1	28	1–2
Poaceae	30	2	26	1	32	2	28	1–2
Brassicaceae	20	3	15	3	28	3	11	7–9
Rosaceae	15	4	13	4	17	5–7	15	3–4
Scrophulariaceae	13	5	8	8–10	19	4	10	10
Fabaceae	11	6–8	11	5–6	13	10	11	7–9
Polygonaceae	11	6–8	11	5–6	17	5–7	15	3–4
Apiaceae	11	6–8	6	11	11	12	6	(11)
Liliaceae	10	9–11	3	(12)	14	9	3	(12)
Lamiaceae	10	9–11	8	8–10	17	5–7	13	6
Caryophyllaceae	10	9–11	9	7	15	8	14	5
Ranunculaceae	9	12	8	8–10	12	11	11	7–9
Процент видов в ведущей десятке семейств / Percentage of species in top ten families	58.8		56.8		59.4		62.7	

Galium verum L., *Archangelica officinalis* Hoffm. и др. Причем достоверно известно, что *Dianthus deltoides* L. и *Galium verum* L. исчезли в начале 2000-х гг. в результате подсыпки грунта на газоны.

Спектры ведущих семейств по числу видов спонтанной флоры в разные годы приведены в таблице 1. Во флоре территории ботанического сада, как видно из данных таблицы, наиболее крупными по числу видов, как аборигенной фракции, так и флоры в целом являются семейства Asteraceae и Poaceae. Расположение в спектрах и роль отдельных семейств достаточно различны в разное время исследований во флоре Ботанического сада Петра Великого, что вполне объяснимо увеличением числа чужеродных видов растений с течением времени. По этой причине в семейственном спектре 2023 г. возрастает роль семейств Scrophulariaceae и Polygonaceae. С дичанием интродуцентов связана высокая доля видов в семействе Liliaceae. Спектры ведущих семейств по числу видов спонтанной флоры в целом отражают общий процесс ослабления ее зональных черт на нарушенных территориях, проявляющийся

как в обилии видов, характерных для флор более южных территорий, о чем свидетельствует 3-е место в спектрах семейства Brassicaceae. Об этом же свидетельствует и появление в спектрах ведущих по числу видов семейств, не характерных для зональных флор, — Apiaceae, Liliaceae. Высокое обилие видов в ведущих десятках семейств характерно для флор, сформировавшихся в антропогенных условиях (табл. 1).

Представители чужеродной фракции флоры представлены на территории ботанического сада 106 видами. Они по-разному локализованы на его территории и с разным обилием. Большинство видов имеет невысокую численность и нет опасения, что их численность увеличится. Например, в парке спорадически в разных местах появляются *Heracleum sosnowskyi* Manden. и *Lupinus polyphyllus* Lindl., опасные инвазионные растения во многих регионах России (Senator, Vinogradova, 2023), но так как газоны в парке постоянно косят, то для распространения этих видов на его территории нет условий. Некоторые виды имеют высокую численность,

но приурочены только к определенным участкам на территории сада, например, *Cymbalaria muralis* G. Gaertn., В. Mey. et Scherb. встречается на фундаменте зданий и сорничает в коллекции “Альпийские горки”. Преимущественно к коллекции “Альпийские горки” приурочено распространение *Coronopus didymus* (L.) Smith. и *Linaria purpurea* (L.) Mill. *Veronica filiformis* Smith сорничает в цветниках и реже встречается на газонах. Небольшое число видов прочно закрепилось рядом с участком вермикулляции, куда свозится весь растительный мусор с территории ботанического сада. Здесь можно встретить такие виды, как *Reynoutria japonica* Houtt., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torn et A Gray., *Thladiantha dubia* Bunge, *Helianthus tuberosus* L. и др. Лишь небольшое число видов на территории ботанического сада можно отнести к потенциально инвазионным растениям, они встречаются наиболее обильно и в разных частях парка и за его пределами. К ним следует отнести всего 4 вида — *Oxalis stricta* L., *Cicerbita macrophylla* (Willd.) Wallr., *Geum macrophyllum* Willd. и *Symphytum × uplandicum* Nyman.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя динамику спонтанной флоры ботанического сада за прошедшие 30 лет следует отметить, что, несмотря на обилие интродуцированных растений в открытом грунте ботанического сада (более 6000 таксонов), пополнение флоры “беженцами из культуры” на его территории незначительно. Вероятнее всего это связано в первую очередь с надлежащим уходом и контролем за культивируемыми видами на его территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН «История создания, состояние, потенциал развития живых коллекций растений Ботанического сада Петра Великого БИН РАН» (124020100075-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Baranova et al.] Баранова О.Г., Щербakov А.В., Сенатор С.А., Панасенко Н.Н., Сагалаев В.А., Саксонов С.В. 2018. Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и

синантропной флоры. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 12(4): 4–22.

- [Baranova, Puzyrev] Баранова О.Г., Пузырев А.Н. 2018. Растения природной флоры Учебного ботанического сада Удмуртского университета. — Вестник Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 28(3): 223–234.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.
- [Firsov, Yarmishko] Фирсов Г.А., Ярмишко В.Т. 2020. Ботанический сад Петра Великого на Аптекарском острове в Санкт-Петербурге — музей под открытым небом. М. 76 с.
- [Firsov, Yarmishko] Фирсов Г.А., Ярмишко В.Т. 2021. Аннотированный каталог покрытосеменных растений парка-дендрария Ботанического сада Петра Великого БИН РАН. М. 452 с.
- [Gavrilova] Гаврилова К.С. 2022. Инвентаризация спонтанной флоры территории Кузбасского ботанического сада. — В кн. Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. СПб. С. 90а.
- [Golovach] Головач А.Г. 1980. Деревья, кустарники и лианы ботанического сада БИН АН СССР (итоги интродукции). Л. 188 с.
- [Golovanov, Abramova] Голованов Я.М., Абрамова Л.М. 2021. Особенности спонтанной флоры Южно-Уральского Ботанического сада-института. — Бюллетень Главного ботанического сада. 2: 3–13.
- Gorbunov Yu.N., Kuzevanov V.Ya. 2023. The role of Russian botanical gardens in plant biodiversity conservation. Chapter 4. — In: Botanical Gardens and Their Role in Plant Conservation. Canada. 3: 63–89.
- [Ilyustrirovannyyu...] Иллюстрированный путеводитель по Императорскому ботаническому саду. 1905. СПб. 301 с.
- [Konechnaya, Ignatieva] Конечная Г.Ю., Игнатьева М.Е. 1996. Дикорастущие травянистые растения парка Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. — Бот. журн. 81(3): 96–105.
- [Krasnaya...] Красная книга Санкт-Петербурга. 2018. СПб. 568 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Kuzemko] Куземко А.А., Сидорук Т.М., Діденко І.П., Швець Т.А., Бойко І.В. 2011. Спонтанна флора Національного дендрологічного парку “Софіївка” НАН України. — Автохтонні та інтродуковані рослини. 7: 25–36.
- [Lepeshkina] Лепешкина Л.А. 2018. Спонтанная флора Ботанического сада Воронежского государственного университета. — В кн.: Региональные ботанические исследования как основа сохранения биоразнообразия: материалы Всероссийской (с международным участием) научной конференции, посвященной 100-летию Воронежского государственного

- университета, 100-летию кафедры ботаники и микологии, 95-летию Воронежского отделения Русского Ботанического общества (г. Воронеж, 29 января – 2 февраля 2018 г.). Воронеж. С. 181–183.
- [Lipsky] Липский В.И. 1913. Коллекция живых растений (оранжереи и парк) Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада. — В кн.: Императорский Санкт-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713–1913). СПб. Ч. 1. С. 381–408.
- [Senator, Vinogradova] Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. 2023. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления. — Успехи современной биологии. 143(4): 393–402.
- [Shynder] Шиндер А.И. 2018. Популяции редких видов спонтанной флоры Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины (Киев) 1. — Журнал Белорусского гос. ун-та. Биология. 3: 62–71.
- [Shynder] Шиндер О.І. 2019. Спонтанна флора Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (М. Київ). повідомлення 2. методологічні проблеми і критерії виділення адвентивних ергазіофітів в умовах інтродукційного осередку — Інтродукція рослин. 2(82): 3–16.
- [Shynder et al.] Шиндер А., Глухова С., Михайлик С. 2021. Спонтанные флоры ботанических садов и дендропарков и их значение в изучении флористического покрова Украины. — *Conservarea diversității biologice—o șansă pentru remedierea ecosistemelor*. С. 449–455.
- [Sitpaeva et al.] Ситпаева Г.Т., Кудабаяева Г.М., Димеева Л.А., Веселова П.В. 2018. Спонтанная флора и растительность Главного ботанического сада Казахстана: современный состав и перспективы исследования. В кн.: Ботаника в современном мире: Труды XIV Съезда русского ботанического общества и конференции. С. 196–199.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Бочкин В.Д. 2015. Влияние чужеродных видов растений на динамику флоры территории Главного ботанического сада РАН. — Российский журнал биологических инвазий. 4: 22–41.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Яценко И.О. 2020. Спонтанная флора территории Главного ботанического сада как отражение внедрения чужеродных видов растений в естественные экосистемы. М. 385 с.

DYNAMICS OF SPONTANEOUS FLORA OF THE PETER THE GREAT BOTANICAL GARDEN

O. G. Baranova^{a,#}, G. Yu. Konechnaya^{a,##}

^aKomarov Botanical Institute RAS

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

e-mail: OBaranova@binran.ru

^{##}e-mail: gkonechnaya@binran.ru

About 30 years ago, the species composition of herbaceous plants on the territory of the Peter the Great Botanical Garden was studied. It has changed over the years, and it is necessary to give assessment to this process. Currently, the problem of the appearance and dispersal of invasive plant species, most of which are “escapees” from cultivation, is quite acute in Russia and beyond. The purpose of the research is to identify and analyze changes in the species composition of the spontaneous flora of herbaceous plants in the Peter the Great Botanical Garden over the past 30 years. The objectives of the study included assessing changes in the number of certain alien plant species and their invasive potential. As a result of the inventory, 355 species of vascular plants from 54 families were identified in the modern spontaneous flora of the botanical garden. Among them, the indigenous fraction comprises 248 plant species (70.3%). Compared to 1994, the number of species in the flora of the botanical garden increased by 20%. There was an increase in the group of species escaped from cultivation by 50%, but their abundance does not yet cause concern and only 4 species are recognized as potentially invasive on the territory of the botanical garden.

Keywords: spontaneous flora, botanical gardens, “escapees” from cultivation, taxonomic analysis

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment No. 124020100075-2 of the Komarov Botanical Institute RAS.

REFERENCES

- Baranova O.G., Shcherbakov A.V., Senator S.A., Panasenkov N.N., Sagalayev V.A., Saksonov S.V. 2018. The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 12(4): 4–22 (In Russ.).
- Baranova O.G., Puzyrev A.N. 2018. The educational plants of the natural flora of the Botanical garden of Udmurt university. — *Bulletin of Udmurt University. Ser. Biology. Geosciences*. 28(3): 223–234 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries. St. Petersburg 990 p. (In Russ.).
- Firsov G.A., Yarmishko V.T. 2020. Botanicheskiy sad Petra Velikogo na Aptekarskom ostrove v Sankt-Peterburge — muzey pod otkrytym nebom [The Botanical Garden of Peter the Great on Aptekarsky Island in St. Petersburg is an open-air museum]. Moscow. 76 p. (In Russ.).
- Firsov G.A., Yarmishko V.T. 2021. Annotirovanny katalog pokrytosemennykh rasteniy parka-dendrariya Botanicheskogo sada Petra Velikogo BIN RAN [Annotated catalog of angiosperms of the park-arboretum of the Botanical Garden of Peter the Great BIN RAS]. Moscow. 452 p. (In Russ.).
- Gavrilova K.S. 2022. Inventarizatsiya spontannoy flory territorii Kuzbasskogo botanicheskogo sada [Inventory of spontaneous flora of the territory of the Kuzbass Botanical Garden]. — In: Materials of the V (XIII) International Botanical Conference of Young Scientists in St. Petersburg. St. Petersburg. 90a. (In Russ.).
- Golovach A.G. 1980. Derev'ya, kustarniki i liany botanicheskogo sada BIN AN SSSR (itogi introduktsii) [Trees, shrubs and vines of the botanical garden of the BIN USSR Academy of Sciences (results of introduction)]. Leningrad. 188 p. (In Russ.).
- Golovanov Ya.M., Abramova L.M. 2021. Osobennosti spontannoy flory Yuzhno-Ural'skogo Botanicheskogo sada-instituta [Features of the spontaneous flora of the South Ural Botanical Garden-Institute]. — *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2: 3–13 (In Russ.).
- Gorbunov Yu.N., Kuzevanov V.Ya. 2023. The role of Russian botanical gardens in plant biodiversity conservation. Chapter 4. — In: Botanical Gardens and Their Role in Plant Conservation. Canada. 3: 63–89.
- Ilyustrirovanny putevoditel' po Imperatorskomu botanicheskomu sadu [Illustrated guide to the Imperial Botanical Garden]. 1905. St. Petersburg. 301 p. (In Russ.).

- Konechnaya G.Yu., Ignatieva M.E. 1996. Spontaneous herbaceous plants in the park of the Komarov Botanical Institute. — *Bot. Zhurn.* 81(3): 96–105 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Sankt-Peterburga [Red Data Book of the St. Petersburg]. 2018. St. Petersburg. 568 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Obyekty rastitel'nogo mira [Red Data Book of the Leningrad Region: Objects of plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Kuzemko A.A., Sydoruk T.M., Didenko I.P., Shvets T.A., Boyko I.V. 2011. Spontanna flora Natsional'noho dendrolohichnoho parku "Sofiyivka" NAN Ukrayiny [Spontaneous flora of the Sofiyivka National Dendrological Park of the National Academy of Sciences of Ukraine]. — *Autochthonous and introduced plants*. 7: 25–36 (In Ukrain.).
- Lepeshkina L.A. 2018. Spontannaya flora Botanicheskogo sada Voronezhskogo gosuniversiteta [Spontaneous flora of the Botanical Garden of Voronezh State University]. — In: *Regional botanical research as the basis for the conservation of biodiversity: materials of the All-Russian (with international participation) scientific conference dedicated to the 100th anniversary of Voronezh State University, the 100th anniversary of the Department of Botany and Mycology, the 95th anniversary of the Voronezh Branch of the Russian Botanical Society (Voronezh)*, January 29 – February 2, 2018). Voronezh. P. 181–183 (In Russ.).
- Lipsky V.I. 1913. Kolleksiya zhivyykh rasteniy (oranzherey i park) Imperatorskogo St.-Peterburgskogo botanicheskogo sada [Collection of living plants (greenhouses and park) of the Imperial St. Petersburg Botanical Garden]. — In: *Imperial St. Petersburg Botanical Garden for 200 years of its existence (1713–1913)*. St. Petersburg. Part. 1. P. 381–408 (In Russ.).
- Senator S.A., Vinogradova Yu.K. 2023. Invasive Plants of Russia: Inventory Results, Distribution Features and Management Issues. — *Advances in modern biology*. 143(4): 393–402 (In Russ.).
- Shynder O.I. 2018. Populations of rare species of spontaneous flora in the M. M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine (Kyiv). — *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 3: 62–71 (In Russ.).
- Shynder O.I. 2019. Spontanna flora Natsional'noho botanichnoho sadu imeni M.M. Hryshka NAN Ukrayiny (M. Kyiv). povidomlennya 2. metodolohichni problemy i kryterii vydilennya adventyvnykh erhaziofitiv v umovakh introdukttsiynoho osередku [Spontaneous flora of the National Botanical Garden named after M.M. Hryshka of the National Academy of Sciences of Ukraine (M. Kyiv). message 2. methodological problems and criteria for the selection of adventitious ergasiophytes in the conditions of the introduction cell]. — *Introduction of plants*. 2(82): 3–16 (In Ukrain.).
- Shynder A., Glukhova S., Mikhaylik S. 2021. Spontannyye flory botanicheskikh sadov i dendroparkov i ikh znacheniye v izuchenii floristicheskogo pokrova Ukrainy [Spontaneous floras of botanical gardens and arboreturns and their significance in the study of the floristic cover of Ukraine]. — In: *Conservation of biological diversity – a chance for ecosystem remediation*. P. 449–455 (In Russ.).
- Sitpaeva G.T., Kudabaeva G.M., Dimeeva L.A., Vese-lova P.V. 2018. Spontannaya flora i rastitel'nost' Glavnogo botanicheskogo sada Kazakhstana: sovremennyy sostav i perspektivy issledovaniya [Spontaneous flora and vegetation of the Main Botanical Garden of Kazakhstan: modern composition and research prospects]. — In: *Botany in the modern world: Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and Conference*. P. 196–199 (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Bochkov V.D. 2015. The influence of alien plant species on the dynamics of the flora of the territory of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences. — *Russian Journal of Biological Invasions*. 4: 22–41 (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Yatsenko I.O. 2020. Spontaneous flora of the Main Botanical Garden as a reflection of the dynamics of alien species invasion into natural ecosystems. Moscow. 385 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

АНДРОДИЭЦИЯ У *RANUNCULUS FICARIA* SSP. *FICARIA*
(*RANUNCULACEAE*)

© 2024 г. В. Н. Годин

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

Поступила в редакцию 01.12.2023 г.
Получена после доработки 12.12.2023 г.
Принята к публикации 21.12.2023 г.

Впервые детально изучена андродиэция у кистекорневого травянистого эфемероидного поликарпического растения *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области в течение 2019–2023 гг. Установлено, что у этого подвида образуется два типа цветков: обоеполые и тычиночные (сохраняются остатки плодolistиков с редуцированными нефункционирующими рыльцами). Обоеполые цветки и их части всегда крупнее, чем у тычиночных цветков. Популяции состоят из трех типов особей: с исключительно обоеполыми цветками, с обоеполыми и тычиночными цветками и только с тычиночными цветками. Синфлоресценция *R. ficaria* ssp. *ficaria* представляет закрытый тирс, субъединицами которого являются дихазии. У андромоноэичных особей обоеполые цветки располагаются на верхушке оси тирса и занимают терминальное положение в дихазиях паракладиев, а тычиночные цветки формируются исключительно на боковых осях дихазиев. В половом спектре изученных пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполыми цветками (от 86.3 до 93.7%). За пятилетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флуктуаций.

Ключевые слова: *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria*, *Ranunculaceae*, андродиэция, андромоноэция, половая структура популяций

DOI: 10.31857/S0006813624020058, **EDN:** RLEUNB

Ranunculus ficaria L. s.l. (*Ficaria verna* Huds.) – кистекорневое травянистое эфемероидное поликарпическое растение, геофит, гигромезофит (Metcalfе, 1938; Barykina, 1995). Ареал вида охватывает почти всю территорию Европы, кроме Крайнего Севера, Северный Кавказ и Западное Закавказье, Южный Урал, Казахстан, Северную Африку, занесен или интродуцирован в Исландию и Северную Америку (Ovchinnikov, 1937; Benson, 1948; Tzvelev, 2001; Nesom, 2008). Часто встречается в лиственных лесах на участках с разреженным травяным покровом: приствольные круги деревьев, сырые лесные тропинки, крутые склоны оврагов, берега, иногда русла лесных ручьев, прогалины (Taylor, Markham, 1978). В широколиственных лесах европейской части России этот вид входит в состав следующих ассоциаций:

Carpineto-Nemoretum ucrainicum s.l. (*Carpineto-Nemoretum polessicum*), *Mixto-Nemoretum tanaiticum* s.l., *Tilieto-Nemoretum Okense* (Клеоров, 1990). Вопрос о систематическом положении рода *Ficaria* Guett. до сих пор остается спорным: некоторые авторы признают его родовую самостоятельность, другие придерживаются противоположной точки зрения и рассматривают этот таксон в составе рода *Ranunculus* L. (Tzvelev, 2001; Nikel et al., 2020). Недостаточно ясна систематическая структура вида *Ranunculus ficaria* s.l. Одни исследователи (Sell, 1994; Tzvelev, 2001) выделяют в нем пять подвигов, которые признаются в настоящее время (<https://powo.science.kew.org/>). Однако более детальное изучение выявляет наличие как минимум восьми разных подвигов в его составе (Zonneveld, 2015). Такая неоднозначность в понимании объема

таксонов привела к довольно противоречивым сведениям по целому ряду таких особенностей, как способность формировать почко-корневые клубни в пазухах листьев, завязывать полноценные семена, а также размеру цветков, структуре полурозеточного генеративного побега, уровню плоидности и др. (Metcalfе, 1938, 1939; Taylor, Markham, 1978; Sell, 1994; Barykina, 1995; Popelka et al., 2019). Уже давно *R. ficaria* привлекал исследователей как ранневесеннее эфемероидное растение (Goryshina, 1973), характеризующееся высокой степенью варьирования мерности частей цветка. Ряд авторов пытались найти зависимость между взаимным изменением числа элементов чашечки, венчика, андрогнея и гинецея и факторами окружающей среды (Ludwig, 1901; Weldon, 1901; Lee, 1902; Macdonell, 1903; Harris, 1918; Salisbury, 1919; Markov, 1929).

В гораздо меньшей степени исследователи уделяли внимание половой дифференциации цветков и особей *R. ficaria* s.l. Тем не менее у этого вида к настоящему времени выявлены следующие варианты половых форм: гиномоноэция и гинодиэция (Delpino, 1897; Knuth, 1898; Andreas, 1954), гиномоноэция и триэция (Marsden-Jones, 1935), андродиэция (Marsden-Jones, Turrill, 1952). В литературе приведены сведения об особенностях строения обоеполых и однополых цветков *R. ficaria*. Показано, что обоеполые цветки имеют более крупный околоцветник ярко желтой окраски, тогда как пестичные цветки обладают более мелкими и тусклыми лепестками (Delpino, 1897; Knuth, 1898; Andreas, 1954). Пестичные цветки образуются на тех же особях, что и обоеполые цветки (гиномоноэция) или на отдельных растениях (гинодиэция). Тычиночные цветки также довольно крупные, имеют лепестковидные чашелистики, их нектарные ямки неразвиты, плодолистники меньших размеров или полностью отсутствуют (Marsden-Jones, Turrill, 1952; Taylor, Markham, 1978). Кроме того, изредка встречаются так называемые “переходные” цветки, одни из которых сочетают признаки обоеполых и пестичных цветков, а другие — обоеполых и тычиночных цветков. К сожалению, авторы не дают точной количественной представленности цветков или особей с однополыми цветками, отмечая, что такие варианты встречаются редко (Delpino, 1897; Marsden-Jones, Turrill, 1952; Andreas, 1954). К тому же иногда довольно

сложно понять из работ процитированных авторов, о каком подвиде (или подвидах) идет речь при выявлении у них однополых цветков. Дело в том, что на территории Англии и Италии, где в основном проводились исследования по половой дифференциации, встречаются одновременно четыре подвида, признаваемые в настоящее время: *Ranunculus ficaria* ssp. *chrysocephalus* P. D. Sell, *R. ficaria* ssp. *fertilis* A. R. Clapham ex Laegaard, *R. ficaria* ssp. *ficaria* и *R. ficaria* ssp. *ficariiformis* Rouy et Foucaud (Sell, 1994). В связи с этим цель данной работы — выявление половой экспрессии *Ranunculus ficaria* в Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В Московской обл. встречаются два подвида — *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* и *Ranunculus ficaria* ssp. *calthifolius* (Rchb.) Arcang. — четко различающиеся морфологически и экологически (Sell, 1994; Tzvelev, 2001). В данной работе речь пойдет о *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* — более широко распространенном подвиде, который, согласно данным литературы (Barykina, 1995), образует надземные почко-корневые клубни и редко завязывает семена.

Места сбора. Половая дифференциация *R. ficaria* ssp. *ficaria* изучена в пяти ценопопуляциях (ЦП) в 2019–2023 гг.

ЦП 1. Московская обл. (МО), Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода, 55°47'59.6"N 37°04'22.0"E. Сосно-ельник волосистоосоково-кисличный. Общее проективное покрытие (ОПП) — 80%, проективное покрытие вида (ППВ) — 0.5%. Доминанты: *Picea abies* (L.) H. Karst., *Pinus sylvestris* L., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa* Scop., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L.

ЦП 2. МО, Одинцовский р-н, окр. д. Подушкино, 55°42'36.6"N 37°15'12.8"E. Липо-дубняк папоротниково-волосистоосоковый. ОПП — 85%, ППВ — 1%. Доминанты: *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth, *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Carex pilosa*, *Pulmonaria obscura* Dumort., *Galium mollugo* L.

ЦП 3. МО, Красногорский р-н, окр. г. Красногорск, 55°49'29.3"N 37°17'17.8"E. Кленовник

снитевый. ОПП — 70%, ППВ — 5%. Доминанты: *Acer platanoides* L., *Aegopodium podagraria* L., *Anemonoides ranunculoides*, *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Adoxa moschatellina* L., *R. ficaria* ssp. *ficaria*.

ЦП 4. МО, Подольский р-н, окр. г. Подольск, 55°24'48.3"N 37°31'05.6"E. Клено-липо-дубняк волосистоосоково-снитевый. ОПП — 90%, ППВ — 3%. Доминанты: *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Alnus incana* (L.) Moench, *Aegopodium podagraria*, *Anemonoides ranunculoides*, *Carex pilosa*, *Rabelera holostea* (L.) M. T. Sharples et E. A. Tripp, *Athyrium filix-femina*, *Lamium galeobdolon*, *Ranunculus cassubicus* L., *Geranium sylvaticum* L.

ЦП 5. МО, Пушкинский р-н, окр. д. Алешино, 56°07'57.6"N 37°45'24.4"E. Липняк кустарниково-пролесниково-снитевый. ОПП — 90%, ППВ — 5%. Доминанты: *Tilia cordata*, *Picea abies*, *Quercus robur*, *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis* L., *Milium effusum* L., *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*, *Carex pilosa*, *Equisetum sylvaticum* L., *Lamium galeobdolon*, *R. ficaria* ssp. *ficaria*.

Методика сбора и обработки материала. Каждый год в ЦП регулярным способом на трансекте закладывались учетные площадки размером 1.0×1.0 м. Общая площадь трансекты составляла 10 м². В каждой ЦП изучено от 200 до 500 особей средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. В качестве счетных единиц использованы особи. На трансекте у всех особей *R. ficaria* ssp. *ficaria* каждые 3–5 дней в течение всего периода цветения анализировали половой статус раскрывающихся цветков.

Изучены морфологические параметры 30 обоеполюх и тычиночных цветков, собранных с 30 разных особей. С одного растения зафиксировано по 1–2 цветка. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветков измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих чашечку, венчик, андроцей и гинецей.

Определение фертильности пыльцы проведено методом микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из каждого цветка.

Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16 × 10. Подсчет пылевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пылевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполюх и 100 тычиночных цветков у 20-ти разных особей. С помощью окуляр-микрометра (увеличение 16 × 40) на тех же препаратах проводили измерения пылевых зерен. Изучена пыльца по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось пылевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверяли по методике Робинсона (Robinson, 1924), когда поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а не созревших — не окрашивается. Соотношение числа пылевых зерен и семязачатков в обоеполюх цветках определено согласно методике R.W. Cruden (1977).

Для выявления флуктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 3) проведен анализ полового спектра в течение пяти лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей разных половых форм. Для этого в ЦП 1 в 2019 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Статистическая обработка. Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

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

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых и тычиночных цветков *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской областиTable 1. Values of morphological features of perfect and staminate flowers of *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in Moscow Region

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	p m	12.0–16.0 8.5–9.5	14.0 ± 0.22 9.0 ± 0.13	0.000
Число чашелистиков, шт. Number of sepals, pc.	p m	3–4 3–4	3.0 ± 0.08 3.0 ± 0.15	-
Длина чашелистика, мм Sepal length, mm	p m	5.0–8.0 4.0–4.4	6.1 ± 0.14 4.3 ± 0.05	0.000
Ширина чашелистика, мм Sepal width, mm	p m	4.3–6.0 4.3–4.5	5.1 ± 0.10 4.4 ± 0.03	0.000
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	p m	23.0–28.0 19.0–20.0	25.0 ± 0.23 19.5 ± 0.13	0.000
Число лепестков, шт. Number of petals, pc.	p m	8–10 8–9	8.5 ± 0.14 8.0 ± 0.15	0.017
Длина лепестка, мм Petal length, mm	p m	11.0–15.0 6.5–7.5	11.5 ± 0.22 7.0 ± 0.13	0.000
Ширина лепестка, мм Petal width, mm	p m	4.6–5.6 4.3–4.6	4.9 ± 0.05 4.5 ± 0.04	0.000
Число тычинок, шт. Number of stamens, pc.	p m	20–40 23–27	28.0 ± 1.09 25.0 ± 0.53	0.015
Длина тычиночной нити, мм Filament length, mm	p m	1.9–2.5 1.0–1.3	2.0 ± 0.04 1.2 ± 0.03	0.000
Длина пыльника, мм Anther length, mm	p m	2.3–3.0 2.2–2.4	2.6 ± 0.04 2.3 ± 0.03	0.000
Ширина пыльника, мм Anther width, mm	p m	0.95–1.55 0.85–1.00	1.23 ± 0.03 0.90 ± 0.02	0.000
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, µm	p m	32.5–36.3 30.0–35.0	34.6 ± 0.3 33.5 ± 0.6	0.106
Полярная ось пыльцевых зерен, мкм Polar axis of pollen grains, µm	p m	32.0–35.0 30.0–34.5	33.2 ± 0.2 32.8 ± 0.5	0.461
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	p m	95.2–98.7 75.2–80.4	97.5 ± 1.0 78.7 ± 1.2	0.000
Число плодолистиков, шт. Number of carpels, pc.	p m	10–32 22–25	15.5 ± 1.19 22.0 ± 0.46	0.000
Длина завязи, мм Ovary length, mm	p m	1.5–2.0 0.7–0.8	1.75 ± 0.03 0.75 ± 0.01	0.000
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	p m	0.9–1.4 0.3–0.4	0.98 ± 0.02 0.40 ± 0.01	0.000
Длина рыльца, мм Stigma length, mm	p	0.50–0.65	0.58 ± 0.01	-
Ширина рыльца, мм Stigma width, mm	p	0.25–0.40	0.30 ± 0.01	-

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

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

ЦП; m — число фенотипов. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области показало, что этот вид образует два типа цветков: обоеполые и тычиночные.

Обоеполые цветки. Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: тримерные в чашечке, полимерные в венчике, андроцей и гинецей.

Цветоложе сильно выпуклое, коническое, голое. Чашечка из 3 (реже 4) свободных чашелистиков, прижатых к венчику, бледно-зеленых, иногда с беловатым участком на верхушке или по краю, тонко пленчатых, яйцевидных или яйцевидно-ланцетных, вогнутых, на верхушке тупых, голых, гладких, опадающих (вскоре после раскрытия цветка). Венчик образован 8–10 лепестками. Они яркие, от бледных до золотисто-желтых, очень редко оранжевые, глянцевые внутри, матовые снаружи, иногда с пурпурным или зеленоватым оттенком, выцветающие до белых, удлинненно-эллиптические или продолговато-обратнояйцевидные,

цельные, горизонтальные, тупые на верхушке, постепенно суженные к основанию, голые и гладкие. В основании лепестков находятся нектарные ямки, каждая из которых прикрыта чешуйкой. Над ямкой расположено пятно — указатель нектара. Почкосложение элементов чашечки и венчика можно интерпретировать как полуприкрывающее с учетом их непентамерного строения. Один наружный чашелистик свободный, у второго прикрыт один край, у третьего прикрыты оба края. При самом распространенном варианте — октомерном венчике — три наружных лепестка свободные, у двух прикрыт один край, у трех — прикрыты оба края.

Андроцей полимерный, число тычинок варьирует от 20 до 40. Тычинки свободные, расположены по спирали, прикреплены основанием к цветоложу, дуговидно изогнуты к вертикальной оси цветка, почти равные (наружные немного длиннее внутренних), короче венчика, все фертильные. Пыльники 4-гнездные, продолговатые, желтые, сидячие, неподвижные, верхушечные, равные у всех тычинок, вскрываются экстрорзно продольной щелью. Тычиночные нити незначительно кверху утолщающиеся, длинные, тонкие. Связники слегка расширены в основании. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 2-клеточные, одиночные, сфероидальные, в очертании с полюса округлые, с экватора — округлые или эллипсоидальные, желтые, образуются в большом числе. В обоеполых цветках соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков варьировало от 3653 до 10646, следовательно, согласно классификации Cruden (1977), *R. ficaria* ssp. *ficaria* относится к ксеногамным видам.

Гинецей полимерный, апокарпный. Плодолистики расположены по спирали, в головке, мелкие с очень коротким, почти прямым, тупым, сдвинутым носиком (стилодий). Завязи в очертании овальные или неравнобоко-обратнояйцевидные, сплюснутые с боков, покрыты редкими волосками. Рыльца верхушечные, простые, слегка выпуклые, низбегающие по брюшному шву, при созревании покрыты сопочками, имеющими маслянистый блеск. Созревшие рыльца окрашиваются слабым раствором перманганата калия в коричневый цвет.

Таблица 2. Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области

Table 2. Sex ratio in populations of *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in Moscow region

№ ЦП Num- ber of popu- lations	Число особей, экз. Num- ber of indi- viduals	Соотношение особей (в %) с Sex ratio of plants with, %		
		обое- полыми цветками perfect flowers	обоеполыми и тычино- чными цветками perfect and staminate flowers	тычино- чными цветками staminate flowers
1	500	92.0 ± 1.2	6.2 ± 1.1	1.8 ± 0.6
2	296	87.8 ± 1.9	10.2 ± 1.8	2.0 ± 0.8
3	360	93.0 ± 1.3	5.3 ± 1.2	1.7 ± 0.7
4	320	93.7 ± 1.4	4.7 ± 1.2	1.6 ± 0.7
5	278	86.3 ± 2.1	11.5 ± 1.9	2.2 ± 0.8

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

Note. M — mean value; m — mean error.

Таблица 3. Половая структура ценопопуляций *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в разные годы исследования

Table 3. Sex ratio in populations of *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in different years

Год Year	Число особей Number of plants	Соотношение особей с, % Sex ratio of plants (%) with:			G	p
		обоеполыми цветками perfect flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and stami- nate flowers	тычиночными цветками staminate flowers		
ЦП 1 / Population 1						
2019	500	92.0 ± 1.2	6.2 ± 1.1	1.8 ± 0.6	0.796	0.672
2020	506	92.5 ± 1.2	5.9 ± 1.1	1.6 ± 0.6		
2021	502	91.6 ± 1.2	6.4 ± 1.1	2.0 ± 0.6		
2022	499	92.6 ± 1.2	5.8 ± 1.0	1.6 ± 0.6		
2023	497	92.6 ± 1.2	6.0 ± 1.1	1.4 ± 0.5		
ЦП 3 / Population 3						
2019	360	93.0 ± 1.3	5.3 ± 1.2	1.7 ± 0.7	3.826	0.148
2020	355	92.9 ± 1.4	5.6 ± 1.2	1.4 ± 0.6		
2021	364	93.4 ± 1.3	5.2 ± 1.2	1.4 ± 0.6		
2022	357	93.8 ± 1.3	5.1 ± 1.2	1.1 ± 0.6		
2023	342	93.6 ± 1.3	5.0 ± 1.2	1.4 ± 0.6		

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

Note. Shares of sexual forms are presented as $M \pm m$, with M – mean value, m – mean error, G – G-test, P – significance of differences.

Тычиночные цветки. Различий в строении околоцветника и андроеца между обоеполыми и тычиночными цветками не выявлено. В тычиночных цветках наблюдается сильная степень редукции гинецея: плодолистки мелкие, рыльца практически не выражены. Реакция со слабым раствором перманганата калия не наблюдается. Фертильность пыльцы в тычиночных цветках достоверно ниже, чем в обоеполых (табл. 1).

Размерные различия обоеполых и тычиночных цветков. Тычиночные цветки по размерам многих исследованных признаков статистически меньше, чем аналогичные параметры обоеполых цветков (табл. 1). Исключение составляют только четыре признака – число плодолистиков, которых было достоверно больше у тычиночных цветков, число чашелистиков, экваториальный диаметр и полярная ось пыльников, по которым оба типа цветков статистически не различались.

Изредка встречались “переходные” цветки, частично совмещающие в себе признаки обоеполых и тычиночных цветков. Отмечались такие цветки преимущественно во второй половине цветения *R. ficaria* ssp. *ficaria*. Визуально они были достаточно легко заметны из-за нескольких (1–3) укороченных лепестков. При этом, более короткие лепестки всегда располагались рядом друг с другом. Изучение таких цветков показало, что элементы андроеца и гинецея, максимально близко расположенные к более коротким лепесткам, имели также черты редукции. Это выражалось в сокращении длины тычиночных нитей и уменьшении размеров завязей и рылец. Реакция со слабым раствором перманганата калия таких редуцированных рылец не наблюдалась. Таким образом, это были обоеполые цветки с функционирующими андроецем и гинецеем, у которых небольшая часть плодолистиков подверглась редукции.

Распределение разных типов цветков на особях. Анализ размещения двух типов цветков в пределах особей *R. ficaria* ssp. *ficaria* показал следующее. Изученные пять ЦП включали три варианта особей: 1) с исключительно обоеполыми цветками; 2) с обоеполыми и тычиночными цветками; 3) только с тычиночными цветками. Таким образом, с функциональной точки зрения в состав ценопопуляций этого подвида входят три типа особей: гермафродитные (вариант 1), андромоноэичные (вариант 2) и мужские (вариант 3). Следовательно, *R. ficaria* ssp. *ficaria* относится к андродиэичным видам, у которых андродиэия сопровождается андромоноэией.

Синфлоресценции. W. Troll (1969) синфлоресценции представителей *Ranunculus* отнес к монотелическим тирсам с разнообразными переходами и формированием в результате одноцветковых соцветий. Синфлоресценции *R. ficaria* ssp. *ficaria* представляют собой варианты закрытого тирса, субъединицы которого — дихазии, преимущественно редуцированные до одиночных цветков. Существует несколько особенностей строения дихазиев у *R. ficaria* ssp. *ficaria*, как и у других представителей рода *Ranunculus*. 1) Характерно очередное листорасположение, что накладывает отпечаток на локализацию как самих дихазиев, так и боковых осей дихазия. 2) Почти всегда наблюдается недоразвитие одного или даже обоих цветков на боковых осях дихазия, в результате чего он становится 2- или 1-цветковым, соответственно. Число паракладиев в синфлоресценциях сильно варьирует, что обуславливает высокую изменчивость числа цветков у особей: их число колеблется от 1 до 3. Иногда отмечаются мощные особи, образующие до 5 цветков.

Проанализирован пространственный характер расположения разных типов цветков в синфлоресценциях у андромоноэичных особей. Обоеполые цветки всегда располагаются на верхушке оси тирса и занимают терминальное положение в дихазиях паракладиев. Тычиночные цветки у таких особей формируются исключительно на боковых осях дихазиев. Поэтому тычиночные цветки обнаруживаются в ЦП только ближе к концу цветения вида.

Пространственная локализация обоеполых и тычиночных цветков в течение пяти лет

наблюдений за этикетированными андромоноэичными особями не менялась. Доля обоеполых и однополых цветков у таких особей варьировала в широких пределах за счет изменения общего числа цветков в синфлоресценциях. Например, у проанализированных особей в ЦП 1 доля тычиночных цветков варьировала от 25 до 50% от общего числа цветков в течение всех пяти лет наблюдений. У трех половых форм особей *R. ficaria* ssp. *ficaria* не зарегистрировано появление цветков противоположного пола, и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации у них не отмечено.

Половая структура ценопопуляций. В половом спектре пяти изученных ЦП *R. ficaria* ssp. *ficaria* всегда доминируют гермафродитные особи (от 86.3 до 93.7%) (табл. 2). Все остальные варианты особей встречаются значительно реже. Самый редкий вариант — особи, образующие только тычиночные цветки (1.6–2.2%).

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 3) не претерпело заметных изменений во времени ($G = 0.796 - 3.826$ при $P > 0.852$) (табл. 3). Половая структура ЦП *R. ficaria* ssp. *ficaria* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме андродиэии, которая сочетается с андромоноэией. К сожалению, в литературе крайне отрывочны сведения по этой форме половой дифференциации у данного вида.

Одновременное присутствие в популяциях андромоноэичных особей и растений только с тычиночными цветками выявлено и у других представителей семейства *Ranunculaceae*: *Caltha palustris* L. (Darwin, 1877), *Pulsatilla alpina* (L.) Delarbre, *P. montana* (Hoppe) Rechb., *P. pratensis* (L.) Mill., *P. vernalis* (L.) Mill., *P. vulgaris* Mill. (Loew, 1894; Knuth, 1898), *Ranunculus auricomus* L., *R. pedatus* ssp. *silvestreppaceus* (Dubovik) Elenovsky et Derv.-Sok. (Demyanova, 2013), *R. monophyllus* Ovcz. (Chugaynova, 1999). По мнению Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2013), скорее всего, популяции

многих андродиэтических растений включают также андромоноэтические особи. Андродиэция некоторыми авторами рассматривается как крайне редкая форма половой дифференциации цветковых растений (Darwin, 1877; Charlesworth, 1984). К большому сожалению, в настоящее время отсутствуют крупные обобщения или обзоры по андродиэтическим видам растений и особенностям различий половых форм цветков и особей у них. Одна из вероятных причин этого — невозможность обнаружить общие закономерности, например, касающиеся размерной дифференциации покровов обоеполюх и тычиночных цветков. Если для гинодиэтических растений практически с самого начала описания этого явления целым рядом исследователей упоминалось наличие двух размерных стандартов цветков — крупных обоеполюх и мелких пестичных (Darwin, 1877; Knuth, 1898) — то для андродиэтических видов даже в имеющихся небольших сводках приводятся диаметрально противоположные сведения по этому вопросу (Charlesworth, 1984; Demyanova, 2013). Сходная ситуация наблюдается у триэтических растений, для которых не удалось выявить каких-либо общих закономерностей в дифференциации размеров околоцветников у обоеполюх, тычиночных и пестичных цветков (Godin, 2022).

Классификация листосмыкания покровов цветка в бутоне детально разработана для пентамерного околоцветника как наиболее широко распространенного у цветковых растений (Fedorov, Artyushenko, 1975). Поэтому варианты цветков с другой мерностью его частей иногда вызывают затруднения в определении типа почкосложения. Изучая количественный полиморфизм частей цветка *R. ficaria* ssp. *ficaria*, D. Clos (1852) удалось обнаружить довольно редкие варианты с пентамерной чашечкой, почкосложение элементов которой полностью соответствовало полуприкрывающему типу листосмыкания. На счет венчика данный автор исходит только из предположения, что при варьировании числа лепестков от 7 до 12, листосмыкание, скорее всего, также можно отнести к полуприкрывающему варианту.

Два описанных половых типа цветков у *R. ficaria* ssp. *ficaria* различаются как структурными (степенью развития гинецея), так и размерными

особенностями. Если про различия по степени выраженности гинецея обоеполюх и тычиночных цветков у этого подвида отмечали и предыдущие исследователи (Marsden-Jones, Turrill, 1952; Taylor, Markham, 1978), то с размерной дифференциацией венчика ситуация неоднозначная. В литературе отсутствуют морфометрические параметры тычиночных цветков *R. ficaria* ssp. *ficaria*, авторы лишь вскользь упоминают о “довольно крупных” околоцветниках этого типа цветков. Правда не совсем понятно, по сравнению с каким типом цветков (обоеполюх или пестичных) исследователи проводили сравнение. Пестичные цветки у этого вида, детально охарактеризованные Ch.Н. Andreas (1954), действительно меньших размеров, чем обоеполюе. В связи с чем данный автор при их описании использует термин “micrantha” (мелкоцветковая вариация). По данным Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2013) у *Ranunculus auricomus* тычиночные цветки “едва заметно крупнее обоеполюх”.

Из всех многочисленных наблюдений, касающихся изменения мерности цветков *R. ficaria* ssp. *ficaria*, наиболее интересны исследования W.F.R. Weldon (1901). Ему удалось показать, что обоеполюе цветки этого подвида, развивающиеся в начале и в конце цветения на одних и тех же особях, различаются по числу элементов андроцея и гинецея. У цветков, которые зацветают первыми, число тычинок и плодolistиков достоверно больше, чем у цветков, появляющихся во второй половине цветения в одном вегетационном сезоне. “Поздние” цветки формируются на побегах более высоких порядков, когда “ранние” цветки на побегах предыдущих порядков ветвления уже завершили свое функционирование. По всей видимости, наблюдающееся уменьшение числа тычинок и плодolistиков у позже раскрывающихся цветков представляет собой общую тенденцию, продолжение которой приводит к формированию однополюх цветков. Проведенные исследования по пространственному расположению обоеполюх и тычиночных цветков в синфлоресценциях *R. ficaria* ssp. *ficaria* косвенно подтверждают результаты наблюдений W.F.R. Weldon (1901). К сожалению, другие авторы, выявившие наличие обоеполюх и однополюх цветков у данного подвида, не указывали их взаимную локализацию в пределах синфлоресценций. Точно так

же обстоит дело и с другими андродиэичными или андромоноэичными видами рода *Ranunculus*, для которых такие данные отсутствуют (Knuth, 1898; Demyanova, 2013).

Для *R. ficaria* ssp. *ficaria* в Западной Европе наиболее встречающейся формой половой дифференциации указывается гиномоноэция или гинодиэция (Delpino, 1897; Knuth, 1898; Andreas, 1954). Тем не менее, в Московской области не выявлено случаев образования пестичных цветков. По всей видимости, как минимум один фактор может быть причиной таких различий в половой экспрессии в разных частях непрерывного ареала этого подвида. У *R. ficaria* ssp. *ficaria* в Западной Европе выявлено участие как семенного, так и вегетативного размножения в поддержании его популяций (Irmisch, 1854; Metcalfe, 1939; Taylor, Markham, 1978). Однако, по данным Р.П. Барыкиной (Barykina, 1995) и личным наблюдениям, в Московской области у этого вида резко преобладает вегетативное размножение с помощью почко-корневых клубней. По нашим предварительным наблюдениям, примерно из 50% плодолистиков формируются семена, однако они не успевают полностью вызреть даже у зацветающих первыми цветков из-за быстрого отмирания всей надземной части особей сразу после окончания цветения. Поэтому можно предположить, что в течение длительного автохтонного развития и преобладания вегетативного размножения могли сформироваться разные географические группы популяций, в которых происходит воспроизведение специфических для данных регионов половых форм особей.

В целом, образование обоеполюх и однополюх цветков у *R. ficaria* ssp. *ficaria* укладывается в общие закономерности проявления полового полиморфизма, характерные для родов, имеющих широкое географическое распространение особенно в умеренных широтах Северного полушария и обладающих полиморфизмом качественных и количественных параметров вегетативных и генеративных органов (Demyanova, 2013). В настоящее время доля лютиков с однополюхими цветками во флоре Московской области, с учетом заносных видов, составляет 47.5% (11 видов из 23) (Godin, 2023a, b). Это с уверенностью позволяет предполагать существование разных форм половой дифференциации и

у других видов этого крупного и полиморфного рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ranunculus ficaria ssp. *ficaria* в Московской области образует два типа цветков: обоеполюе (с функционирующими тычинками и плодолистиками) и тычиночные (сохраняются остатки плодолистиков с редуцированными нефункционирующими рыльцами). Обоеполюе цветки и их части всегда крупнее, чем у тычиночных цветков. Изученные ценопопуляции включали три типа особей: 1) с исключительно обоеполюхими цветками; 2) с обоеполюхими и тычиночными цветками; 3) только с тычиночными цветками. Синфлоресценции этого вида представляют собой вариант закрытого тирса, субъединицы которого — дихазии. У андромоноэичных особей обоеполюе цветки всегда располагаются на верхушке оси тирса и занимают терминальное положение в дихазиях паракладиев, а тычиночные цветки формируются исключительно на боковых осях дихазиев. В половом спектре изученных пяти ценопопуляций преобладают особи с обоеполюхими цветками (от 86.3 до 93.7%). За пятилетний период наблюдений особи разных половых форм не меняли пол цветков, а половая структура ценопопуляций оставалась стабильной без резких флуктуаций.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andreas Ch.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Bot. Neerl. 3(4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- [Barykina] Барыкина Р.П. 1995. Чистяк весенний. — В кн.: Биологическая флора Московской области. М. Вып. 10. С. 75–82.
- Benson L. 1948. A treatise on the North American Ranunculi. — Amer. Midl. Natur. 40(1): 1–261.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and evolution of dioecy. — Biol. J. Linn. Soc. 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>

- [Chugaynova] Чугайнова Е.Г. 1999. Род лютик (*Ranunculus* L.) Вятско-Камского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 16 с.
- Clos D. 1852. Étude organographique de la Ficaria. — Ann. Sci. Nat. Ser. 3. Bot. 17: 129–142.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.2307/2407542>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delpino F. 1897. Dimorfismo del *Ranunculus ficaria*. — Memorie della Reale Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna. Classe di Scienze Fisiche. Ser. 5. 6: 685–710.
- [Demyanova] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. — Бот. журн. 98(9): 1139–1146.
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2022. Триэция у цветковых растений. — Бот. журн. 107(1): 4–17.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622010033>
- [Godin] Годин В.Н. 2023a. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* в Московской области. — Бот. журн. 108(1): 66–75.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- [Godin] Годин В.Н. 2023b. Половой полиморфизм *Ranunculus cassubicus* (Ranunculaceae) в Московской области. — Бот. журн. 108(3): 272–284.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030043>
- [Goryshina] Горышина Т.К. 1973. Сравнительный анализ осенне-зимнего покоя у чистяка *Ficaria verna* Huds. разного географического происхождения. — Бот. журн. 58(3): 416–421.
- Harris J.A. 1918. The interrelationship of the number of stamens and pistils in the flowers of *Ficaria*. — Biol. Bull. 34(1): 7–17. <https://doi.org/10.2307/1536245>
- Irmisch Th. 1854. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I. *Ranunculus ficaria* L. — Abh. Naturf. Ges. Halle. 2: 31–80.
- [Клеоров] Клеоров Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев. 352 с.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Lee A. 1902. Dr. Ludwig on variation and correlation in plants. — Biometrika. 1(3): 316.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.3.316>
- Loew E. 1894. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart. 424 S.
- Ludwig F. 1901. Variationsstatistische Probleme und Materialien. — Biometrika. 1(1): 11–29.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.11>
- Macdonell W.R. 1903. Cooperative investigations on plants. II. Variation and correlation in lesser celandine from divers localities. — Biometrika. 2(2): 145–164.
<https://doi.org/10.1093/biomet/2.2.145>
- [Markov] Марков М.В. 1929. Биометрические наблюдения над *Ficaria ranunculoides*. — Уч. зап. Казанск. гос. унив. 89(2): 273–286.
- Marsden-Jones E.M. 1935. *Ranunculus ficaria* L.: life history and pollination. — J. Linn. Soc. Bot. 50(332): 39–55.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1935.tb01501.x>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W. B. 1952. Studies on *Ranunculus ficaria*. — J. Genetics. 50(3): 522–534.
<https://doi.org/10.1007/BF02986847>
- Metcalfe C.R. 1938. The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 2(1): 145–157.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083991>
- Metcalfe C.R. 1939. The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 3(1): 91–103.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085059>
- Nesom G.L. 2008. *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae), naturalized in Texas. — J. Bot. Res. Inst. Texas. 2(1): 743–744.
- Nikel A., Paul W., Musiał L., Paszko B. 2020. Typifications, a new synonym and new distribution data in *Ficaria* (Ranunculaceae). — Phytotaxa. 432(2): 144–154. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.432.2.4>
- [Ovchinnikov] Овчинников П.Н. 1937. Род 535. Чистяк — *Ficaria* Dill. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. С. 332–335.
- Popelka O., Sochor M., Duchoslav M. 2019. Reciprocal hybridization between diploid *Ficaria calthifolia* and tetraploid *Ficaria verna* subsp. *verna*: evidence from experimental crossing, genome size and molecular markers. — Bot. J. Linn. Soc. 189(3): 293–310.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy085>
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33(129): 47–79.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Sell P.D. 1994. *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. — Watsonia. 20: 41–50.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Taylor K., Markham B. 1978. *Ranunculus ficaria* L. (*Ficaria verna* Huds.; *F. ranunculoides* Moench). — J. Ecol. 66(3): 1011–1031.
<https://doi.org/10.2307/2259310>

- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2001. Род 29. Чистяк — *Ficaria* Guett. — В кн.: Флора Восточной Европы. СПб. Т. 10. С. 176–178.
- Weldon W.F.R. 1901. Change in organic correlation of *Ficaria ranunculoides* during the flowering season. — *Biometrika*. 1(1): 125–128.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.125>
- Zonneveld B. 2015. De verschillende genoomgewichten van Europese *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) duiden op acht soorten. — *Gorteria*. 37(3): 118–139.

ANDRODIOECY IN *RANUNCULUS FICARIA* SSP. *FICARIA* (RANUNCULACEAE)

V. N. Godin

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

Androdioecy was for the first time studied in detail in the fibrous-rooted herbaceous ephemeroïd polycarpic plant *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* in the Moscow Region during 2019–2023. It has been established that this subspecies produces two types of flowers: perfect and staminate (remains of carpels with reduced non-functioning stigmas are preserved). Perfect flowers and their component parts are always larger than those of staminate flowers. Populations consist of three types of individuals: with perfect flowers exclusively, with perfect and staminate flowers, and with staminate flowers only. Synflorescence of *R. ficaria* ssp. *ficaria* is a closed thyrus, the subunits of which are dichasia. In andromonoecious plants, perfect flowers are located on the top of the thyrus axis and take a terminal position in paracladial dichasia, while staminate flowers are formed exclusively on the lateral axes of dichasia. In the five studied populations, plants with perfect flowers predominate (from 86.3 to 93.7%). Over a five-year observation period, individuals of different sexual forms did not change the sex of flowers, and the sex ratio in populations remained stable without sharp fluctuations.

Keywords: *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria*, Ranunculaceae, androdioecy, andromonoecy, sex ratio

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Andreas Ch.H. 1954. Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — *Acta Bot. Neerl.* 3(4): 446–453.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1954.tb00309.x>
- Barykina R.P. 1995. *Ficaria verna* Huds. — In: Biological flora of the Moscow region. Vol. 10. Moscow. P. 75–82 (In Russ.).
- Benson L. 1948. A treatise on the North American Ranunculi. — *Amer. Midl. Natur.* 40(1): 1–261.
<https://doi.org/10.2307/2421547>
- Charlesworth D. 1984. Androdioecy and evolution of dioecy. — *Biol. J. Linn. Soc.* 22(4): 333–348.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01683.x>
- Chugaynova E.G. 1999. Rod lyutik (*Ranunculus* L.) Vyatsko-Kamskogo kraya [The genus buttercup (*Ranunculus* L.) of the Vyatka-Kama region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Perm. 16 p. (In Russ.).
- Clos D. 1852. Étude organographique de la Ficaire. — *Ann. Sci. Nat. Ser. 3. Bot.* 17: 129–142.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution*. 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.2307/2407542>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. 352 p.
- Delpino F. 1897. Dimorfismo del *Ranunculus ficaria*. — *Memorie della Reale Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna. Classe di Scienze Fisiche*. Ser. 5. 6: 685–710.
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — *Bot. Zhurn.* 98(9): 1139–1146.
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).

- Godin V.N. 2022. Trioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 107(1): 4–17 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622010033>
- Godin V.N. 2023a. Sexual polymorphism of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) in the Moscow Region. — Bot. Zhurn. 108(1): 13–22 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- Godin V.N. 2023b. Sexual polymorphism of *Ranunculus cassubicus* (Ranunculaceae) in the Moscow Region. — Bot. Zhurn. 108(3): 272–284 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030043>
- Goryshina T.K. 1973. Comparative analysis of autumn-winter rest in *Ficaria verna* Huds. of different geographical origin. — Bot. Zhurn. 58(3): 416–421 (In Russ.).
- Harris J.A. 1918. The interrelationship of the number of stamens and pistils in the flowers of *Ficaria*. — Biol. Bull. 34(1): 7–17.
<https://doi.org/10.2307/1536245>
- Irmisch Th. 1854. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I. *Ranunculus ficaria* L. — Abh. Naturf. Ges. Halle. 2: 31–80.
- Kleopov Yu.D. 1990. Analiz flory shirokolistvennykh lesov Yevropeyskoy chasti SSSR [Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Kiev. 352 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Lee A. 1902. Dr. Ludwig on variation and correlation in plants. — Biometrika. 1(3): 316.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.3.316>
- Loew E. 1894. Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart. 424 S.
- Ludwig F. 1901. Variationsstatistische Probleme und Materialien. — Biometrika. 1(1): 11–29.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.11>
- Macdonell W.R. 1903. Cooperative investigations on plants. II. Variation and correlation in lesser celandine from divers localities. — Biometrika. 2(2): 145–164.
<https://doi.org/10.1093/biomet/2.2.145>
- Markov M.V. 1929. [Biometricheskie nablyudeniya nad *Ficaria ranunculoides*] Biometric surveillance of *Ficaria ranunculoides*. — Uch. zap. Kazansk. gos. univ. 89(2): 273–286 (In Russ.).
- Marsden-Jones E.M. 1935. *Ranunculus ficaria* L.: life history and pollination. — J. Linn. Soc. Bot. 50(332): 39–55.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1935.tb01501.x>
- Marsden-Jones E.M., Turrill W.B. 1952. Studies on *Ranunculus ficaria*. — J. Genetics. 50(3): 522–534.
<https://doi.org/10.1007/BF02986847>
- Metcalf C.R. 1938. The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 2(1): 145–157.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083991>
- Metcalf C.R. 1939. The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria*. — Ann. Bot. 3(1): 91–103.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085059>
- Nesom G.L. 2008. *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae), naturalized in Texas. — J. Bot. Res. Inst. Texas. 2(1): 743–744.
- Nikel A., Paul W., Musiał L., Paszko B. 2020. Typifications, a new synonym and new distribution data in *Ficaria* (Ranunculaceae). — Phytotaxa. 432(2): 144–154.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.432.2.4>
- Ovchinnikov P.N. 1937. Genus 535. *Ficaria* Dill. — In: The flora of the USSR. Vol. 7. Moscow, Leningrad. P. 332–335 (In Russ.).
- Popelka O., Sochor M., Duchoslav M. 2019. Reciprocal hybridization between diploid *Ficaria calthifolia* and tetraploid *Ficaria verna* subsp. *verna*: evidence from experimental crossing, genome size and molecular markers. — Bot. J. Linn. Soc. 189(3): 293–310.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy085>
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Salisbury E.J. 1919. Variation in *Eranthis hyemalis*, *Ficaria verna*, and other members of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. — Ann. Bot. 33(129): 47–79.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089702>
- Sell P.D. 1994. *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. — Watsonia. 20: 41–50.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Taylor K., Markham B. 1978. *Ranunculus ficaria* L. (*Ficaria verna* Huds.; *F. ranunculoides* Moench). — J. Ecol. 66(3): 1011–1031.
<https://doi.org/10.2307/2259310>
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 S.
- Tzvelev N.N. 2001. Genus 29. *Ficaria* Guett. — In.: Flora of Eastern Europe. Vol. 10. Saint Petersburg. P. 176–178 (In Russ.).
- Weldon W.F.R. 1901. Change in organic correlation of *Ficaria ranunculoides* during the flowering season. — Biometrika. 1(1): 125–128.
<https://doi.org/10.1093/biomet/1.1.125>
- Zonneveld B. 2015. De verschillende genoomgewichten van Europese *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) duiden op acht soorten. — Gorteria. 37(3): 118–139.

СООБЩЕНИЯ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИПИДОМА
CYCAS REVOLUTA И *CYCAS RUMPHII* (CYCADACEAE)

© 2024 г. Е. Р. Котлова^{1,*}, С. В. Сеник¹, И. В. Козлова¹, Е. Б. Серебряков²

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

²Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: kotlova@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.12.2023 г.

Получена после доработки 17.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

Проведен целевой липидомный анализ четырех классов мембранных глицеролипидов у двух видов саговниковых из рода *Cycas* — *C. revoluta* и *C. rumphii*. Анализ молекулярного разнообразия основных фосфолипидов, являющихся компонентами внехлоропластных мембран, выявил архаичные черты, включая высокий уровень молекулярных форм, содержащих C18:1 жирные кислоты (типично для *Ginkgo biloba*), увеличенное относительное содержание молекулярных форм с нечетными жирными кислотами C17:0 и C19:0 (типично для несеменных растений). Вместе с тем анализ молекулярного разнообразия гликолипидов, являющихся компонентами мембран хлоропластов, не обнаружил принципиальных отличий от большинства семенных растений, что свидетельствует о более высокой консервативности липидов фотосинтетического аппарата. Выявленные особенности молекулярного состава глицеролипидов двух видов *Cycas* свидетельствуют о перспективности использования данных липидомики для таксономических и филогенетических исследований. При этом наибольшего внимания заслуживают данные по молекулярному составу глицеролипидов из класса фосфатидилхолинов, для которых продемонстрирована наибольшая гетерогенность и видоспецифичность.

Ключевые слова: *Cycas revoluta*, *Cycas rumphii*, хемосистематика, хемофенетика, липидомика, липидомный профайлинг, фосфолипиды, гликолипиды

DOI: 10.31857/S0006813624020065, EDN: RLBYUS

В последние годы, в связи с расширенным поиском новой объективной информации о фенотипе растений, все чаще используются химические характеристики, полученные методами “омиксных” экспериментальных дисциплин — протеомики, метаболомики, липидомики (Tugizimana et al., 2018; Sharanya et al., 2020; Kaur et al., 2021). В их основе лежат данные о составе и содержании высоко- и низкомолекулярных соединений, полученные с использованием целого ряда гибридных методов анализа, сочетающих разделение смеси метаболитов и определение ее отдельных компонентов. К таким методам относится, например, высокоэффективная жидкостная хроматография с масс-спектрометрическим детектированием

(ВЭЖХ-МС). Получаемые с ее помощью массивы данных в сочетании с молекулярными данными и классическими морфологическими, анатомическими и кариологическими характеристиками могут быть использованы в систематике и филогении растений для решения спорных вопросов, касающихся, например, разграничения таксонов (хемосистематика), а также в филогенетических реконструкциях (Reynolds, 2007). Однако на практике, в связи с недостаточной теоретической базой, использование химических признаков для подобных целей затруднено. Так, например, обнаружение сходных по структуре алкалоидов с пиперидиновым циклом у представителей далеких в филогенетическом отношении родов *Conium*

(Apiales), *Sarracenia* (Ericales), *Aloe* (Asparagales) долгое время не находило объяснения, пока не было установлено, что они могут образовываться различными метаболически не связанными путями из ацетата или лизина (Reynolds, 2005). В то же время, как уже было неоднократно продемонстрировано нашей научной группой, отсутствие функционально значимого соединения первичного метаболизма в конкретном образце может быть проявлением дифференциальной экспрессии соответствующих генов у данного вида на определенном этапе развития (Senik et al., 2023) или под влиянием внешних условий (Kiseleva, Kotlova, 2008; Senik et al., 2012, 2015).

Тем не менее с развитием “омиксных” технологий и накоплением знаний о весе тех или иных химических признаков, характеристики протеома и метаболома все чаще используются для решения задач систематики и филогении. Наиболее активно это направление развивается в биологических дисциплинах, предметом изучения которых являются организмы с минимальным количеством морфологических признаков, но с максимально полно секвенированными и аннотированными геномами. Так, группе Р. Engel методами LC-QTOF-MS метаболомики, на основании результатов анализа вторичных азот-содержащих соединений из семейства колибактинов, удалось выделить новый род энтеробактерий и показать его филогенетические связи с другими представителями этой обширной группы бактерий (Engel et al., 2015). Появились публикации, в которых изложены результаты использования метаболомных методов в систематике цветковых растений, в частности, для 8 видов *Paeonia* (He et al., 2014), 19 видов *Dioscorea* (Price et al., 2016) и 55 видов *Euphorbia* (Geltman et al., 2016; Petrova et al., 2023). Причем для отдельных видов рода *Euphorbia* дополнительно была охарактеризована популяционная изменчивость метаболома (Kotlova et al., 2018), а также его динамика в онтогенезе (Sazanova et al., 2019). Весьма успешно данный подход был использован для разграничения комплекса видов из рода *Olearia* (Asteraceae) (Messina et al., 2013, 2014, 2021). Полученные результаты позволили авторам заключить, что метаболомика имеет большой потенциал в таксономии цветковых растений, особенно для проверки границ близкородственных таксонов, где данные

о последовательностях ДНК пока оказались неинформативными. При этом особое значение отводится большим массивам химических данных, позволяющим внести существенный вклад в феноетическую характеристику таксонов (хемофенетика) (Zidorn, 2019). Такие массивы могут быть созданы по результатам LC-QTOF-MS метаболомного профайлинга вторичных или, согласно современной терминологии, специализированных метаболитов, отличающихся особым структурным разнообразием, а также тех соединений первичного метаболизма, которые имеют целую сеть структурных гомологов. Ко второй группе, безусловно, можно отнести глицеролипиды. Особенностью их структуры является ограниченное разнообразие гидрофильных частей (полярных групп), определяющих класс липида, и исключительная гетерогенность гидрофобной части (Harayama, Riezman, 2018). Составляющие ее жирные кислоты могут варьировать по длине углеводородной цепи, количеству и положению двойных связей, а также функциональных групп, и, наконец, общему количеству жирных кислот в молекуле липида. В связи с этим, диацильные (с двумя жирными кислотами) липиды, к которым относятся большинство классов мембранных глико- и фосфолипидов, характеризуются значительно большей гетерогенностью, по сравнению с моноацильными липидами. Максимальная структурная гетерогенность характерна для триацилглицеринов, содержащих три жирные кислоты. Показано, что наличие определенных молекулярных форм липидов является таксоноспецифичным признаком (Rezanka et al., 2018).

Тем не менее липидомика, которая изучает многообразие, распределение и функции отдельных молекулярных форм липидов, в первую очередь глицеро- и сфинголипидов, в ботанических исследованиях используется сравнительно редко, поскольку для анализа материала требует особых высокотехнологичных подходов. Значительные трудности, связанные с получением липидомных данных, объясняются особенностями структуры молекул липидов, среди которых выявляется большое количество изомеров с одинаковой молекулярной массой, что не позволяет применять многие широко используемые в протеомике и метаболомике автоматические режимы анализа, основанные

на различиях точных масс соединений. Не меньше затруднений вызывает интерпретация липидомных данных. Действительно, вес признаков, связанных с химической гетерогенностью класса, может зависеть от особенностей метаболизма, клеточной локализации и функций.

Целью настоящей работы являлся сравнительный анализ четырех классов мембранных глицеролипидов на предмет их молекулярной гетерогенности и возможной видоспецифичности. Среди них — два основных класса гликолипидов, являющихся структурной основой хлоропластов, и два основных класса фосфолипидов, формирующих плазматическую мембрану и мембраны внехлоропластных субклеточных структур. Мы попытались ответить на вопрос, насколько различные классы липидов, принципиально отличающиеся метаболизмом и локализацией, могут отражать специфику растений на уровне таксонов высокого ранга и на видовом уровне. В качестве объекта исследования были выбраны реликтовые растения из семейства *Cycadaceae* — *Cycas revoluta* и *C. rumphii*, которые по предварительным данным липидомного профайлинга, проведенного для представителей покрытосеменных, голосеменных, папоротников и мохообразных, продемонстрировали ряд уникальных особенностей. Выбранные нами представители рода *Cycas* филогенетически достаточно далеко удалены друг от друга (по данным анализа транскриптомов 339 видов *Cycas* относятся к сестринским кладам), для них свойственны значительные различия в морфологии, анатомии, ареалах распространения (Liu et al., 2022). Было важно проследить, сохраняются ли существенные межвидовые различия при сопоставлении химических признаков, основанных на данных липидомики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы растения из оранжерей Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (отдел Ботанический сад), включая 3 экземпляра *Cycas revoluta* Thunb. (8255: возраст и пол неизвестны; 6602: возраст и пол неизвестны; 6622: экземпляр из довоенной коллекции Ботанического сада, ≈150 лет, женское растение) и 1 экземпляр *Cycas rumphii* Miq., (59 лет, мужское растение). Латинские названия

растений и авторы таксонов приведены в соответствии со стандартами, принятыми в базе данных International Plant Names Index. Все использованные растения содержались в условиях естественного освещения и умеренного полива при температуре +10 — +14°C (*C. revoluta*) или +18 — +22°C (*C. rumphii*). Для анализа липидома отбирали 1–2 сегмента из средней части перистых листьев, расположенных в средней части кроны (сбор материала проведен в ноябре 2023 г.).

Липиды экстрагировали в день сбора листьев смесью хлороформ–метанол (1 : 2) (Bligh, Dyer, 1959). Для этого предварительно измельченные листья растирали со смесью растворителей, гомогенат центрифугировали 10 мин. при 10000g и отбирали супернатант. Осадок ресуспендировали в той же смеси растворителей и повторно центрифугировали. К объединенной фракции экстрактов, очищенных путем центрифугирования от растительных волокон, добавляли 2.5% NaCl для разделения водно-метанольной и хлороформной фаз. Нижнюю хлороформную фазу, содержащую липиды, отбирали и упаривали на роторном испарителе (Ika, Германия).

Отдельные классы фосфо- и гликолипидов разделяли с помощью двумерной тонкослойной хроматографии на пластинках TLC Silica gel 60 10 × 10 см (Merck, Германия) в системе растворителей хлороформ–метанол–вода (65 : 25 : 4, по объему) в первом направлении и хлороформ–ацетон–метанол–уксусная кислота–вода (50 : 20 : 10 : 10 : 5, по объему) — во втором направлении (Benning et al., 1995). Разделенные классы липидов визуализировали в парах йода и идентифицировали, как описано ранее (Frolova et al., 2021). Липиды, соответствующие фосфатидилхолинам (ФХ), фосфатидилэтаноламинам (ФЭ), моно- (МГДГ) и дигалактозилдиацилглицеринам (ДГДГ), элюировали с силикагеля смесью хлороформ–метанол (1 : 1), силикагель осаждали центрифугированием 10 мин. при 15000g и отбирали супернатант, растворитель выпаривали, а выделенные липиды перерастворяли в 40 мкл метанола.

Структурное разнообразие молекулярных форм выделенных классов липидов определяли методом обращенно-фазовой ультравысокоэффективной жидкостной хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием

с ионизацией электрораспылением и тройным квадрупольным масс-анализатором (LC-ESI-QqQ-MS/MS) с использованием прибора Shimadzu LCMS-8030 с УВЭЖХ системой LC-30 Nexera (Shimadzu, Япония). Хроматографическое разделение молекулярных форм липидов проводили на колонке Kinetex C18 (2.6 μ m, 2.1 $\times$ 150 мм, 100Å, Phenomenex) при следующих параметрах: скорость потока — 0.3 мл/мин., температура термостата — +50°C. В качестве подвижной фазы использовали смесь ацетонитрил–вода (1 : 1, по объему) (элюент А), 2-пропанол–ацетонитрил–вода (85 : 10 : 5, по объему) (элюент В), содержащие 5 мМ муравьинокислый аммоний и 0.1% (по объему) муравьиную кислоту (Lange et al., 2021). Для разделения липидов использовали программу градиентного элюирования: 1 мин., 45% В; 11 мин., 90% В; 11.1 мин., 100% В; 15 мин., 100% В; 15.1 мин., 45% В; 16 мин., 45% В. Экспериментальные параметры ионного источника: скорость потока газа-распылителя 3.0 л/мин., скорость потока газа-осушителя 15.0 л/мин., температура газа-осушителя +250°C, температура блока-нагревателя +400°C, напряжение на капилляре 3.5 кВ (в положительной моде), 4.5 кВ (в отрицательной моде).

Протокол анализа профилей фосфо- и гликолипидов состоял из двух стадий: 1) нецелевой профайлинг для обнаружения максимально-разнообразия молекулярных форм липидов данного класса с помощью сканирования ионов-предшественников по характеристическим для данного класса фрагментам и 2) целевой профайлинг для определения структуры молекулярных форм, выявленных на первой стадии, и их количества методом мониторинга множественных реакций (MRM). В рамках первого этапа ФХ анализировали в режиме сканирования иона-прекурсора по фрагменту полярной группы 184.1 m/z в положительной моде $[M+H]^+$ при энергии соударения (СЕ) 34 В. Молекулярные массы ФЭ и гликолипидов получали в режиме сканирования нейтральной потери 141.1 m/z в положительной моде $[M+H]^+$ при СЕ 20 В (ФЭ); 179.1 m/z в положительной моде $[M+H]^+$ при СЕ 15 В (МГДГ); 341.1 и 359.1 m/z в положительной моде $[M+H]^+$ при СЕ 18 и 25 В (ДГДГ). Диапазон сканирования во всех случаях устанавливали 630–1050 m/z. На втором этапе целевой профайлинг ФХ и МГДГ проводили в режиме MRM в отрицательной моде

$[M+HCOOH]^-$ при СЕ 40 и 25 В, соответственно. Молекулярные виды ФЭ получали в отрицательной моде $[M-H]^-$ при СЕ 20 В, ДГДГ — в положительной моде $[M+H]^+$ при СЕ 45 В.

Обработку данных проводили в программах LabSolutions Postrun Analysis (Shimadzu) и Skyline (Adams et al., 2020).

Количественный расчет производили по площади хроматографических пиков MRM-переходов, значения нормализовали на сумму всех молекулярных форм данного класса. В качестве внешней калибровки использовали стандартную эквимольную смесь молекулярных форм 13:0/13:0 ФХ, 16:0/16:0 ФХ, 16:0/18:2, 18:0/18:0 ФХ, 19:0/19:0 ФХ и 15:0/15:0 ФЭ (Avanti Polar Lipids, США).

Данные, полученные после статистической обработки эксперимента, проведенного в 3-кратной биологической повторности ($n = 3$), представлены в виде $M \pm \sigma_M$, где M — среднее арифметическое, σ_M — отклонение от среднего арифметического. Достоверность различий в составе и содержании липидов двух видов *Cycas* оценивали по критерию Стьюдента при доверительном уровне значимости $P_i = 95\%$. В статье обсуждаются только статистически значимые различия. Статистический анализ проводили с помощью Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Целевой UPLC-ESI-QqQ-MS/MS анализ липидома двух видов саговниковых из рода *Cycas*, включая *C. revoluta* и *C. rumphii*, показал, что основные классы фосфолипидов отличаются значительно большей гетерогенностью по сравнению с гликолипидами. У *C. revoluta* выявлено 38 молекулярных форм фосфатидилхолинов (ФХ) и 35 фосфатидилэтаноламинов (ФЭ) (рис. 1). *C. rumphii* мало отличался по общему количеству молекулярных форм фосфолипидов — 37 ФХ и 33 ФЭ. Однако распределение молекулярных форм липидов в профилях этих классов имело ряд характерных особенностей, специфичных для вида растения.

У *C. revoluta* в составе ФХ и ФЭ выявлено значительное содержание липидных молекул с

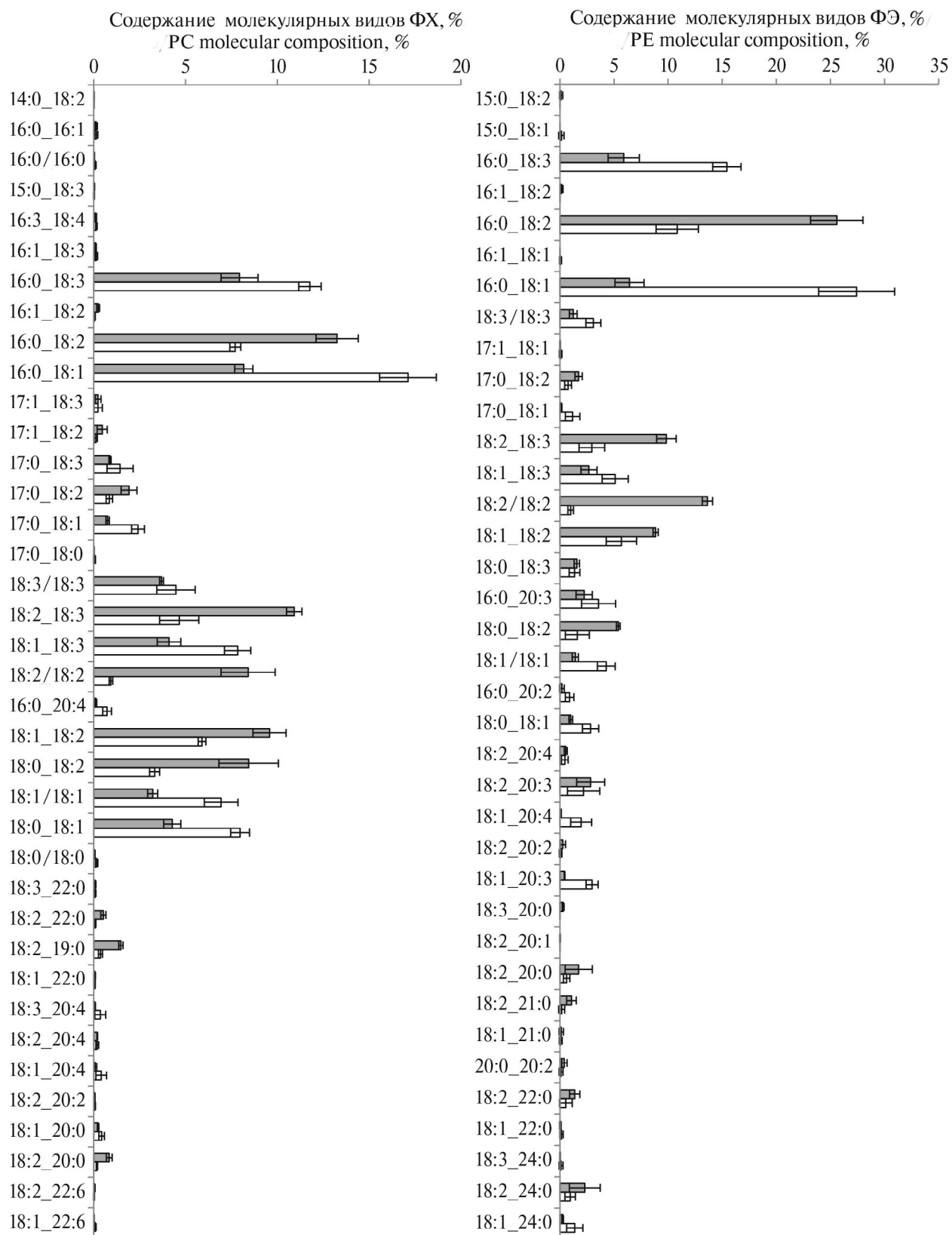


Рис. 1. Состав молекулярных форм фосфолипидов *Cycas revoluta* (серые столбцы) и *C. rumphii* (белые столбцы). Эксперимент проведен в трех повторностях ($n = 3$), бары обозначают стандартное отклонение.

Fig. 1. Phospholipid profiling of *Cycas revoluta* (grey bars) and *C. rumphii* (white bars). The experiments were performed in triplicate ($n = 3$), and error bars indicate standard deviations.

C18:2¹ жирной кислотой, таких как ФХ 16:0_18:2², ФХ 18:2_18:3, ФХ 18:2/18:2, ФХ 18:0_18:2, ФЭ 16:0_18:2, ФЭ 18:2_18:3, ФЭ 18:2/18:2. C18:2 обнаружена также в составе редких молекулярных видов ФХ и ФЭ, содержащих в качестве второго ацильного компонента нечетную жирную кислоту (ФХ 18:2_19:0, ФЭ 17:0_18:2) или жирную кислоту с длинной цепью с 20–24 атомами углерода (ФХ 18:2_20:0, ФЭ 18:2_20:3, ФЭ 18:2_24:0). Наличие значительных количеств липидов, этирифицированных C18:2 кислотой у *C. revoluta* было отмечено в другой работе (Hashidoko et al., 2019). При этом показано, что в корнях *C. revoluta* C18:2, ассоциированная с другими жирными кислотами, например, с C16:0, в составе диацилглицеринов, может выступать в качестве химического фактора, индуцирующего образование гормогониев – коротких нитей цианобактерий рода *Nostoc*, эндосимбионтов цикадовых, локализованных в специализированных коралловидных корнях. Авторами исследования высказано предположение, что 16:0_18:2 диацилглицерины содержатся в экссудатах кончиков корней цикадовых и играют роль гормогоний-индуцирующих факторов, механизм действия которых связан с активацией протеинкиназы С. Последствием этой реакции на морфологическом уровне является активное дихотомическое ветвление кончиков боковых корней и образование в них воздушных полостей, которые заселяют виды *Nostoc*. Из такой структуры впоследствии образуется характерный для многих цикадовых коралловидный корень (кораллоид), функция которого связана с усвоением атмосферного азота, что обусловлено деятельностью населяющих его цианобактерий. Как было показано для цикадовых из рода *Dioon*, помимо *Nostoc* sp., кораллоиды могут заселяться другими нитчатыми

цианобактериями, в том числе из родов *Calothrix*, *Microcoleus*, *Leptolyngbya*, *Chroococcus*, *Acaryochloris*, *Scytonema* (Suárez-Moo et al., 2019).

Состав фосфолипидов *C. rumphii* отличался доминированием молекул с C18:1 жирной кислотой, в том числе ФХ 16:0_18:1, ФХ 18:1_18:3, ФХ 18:1/18:1, ФХ 18:0_18:1, ФЭ 16:0_18:1, ФЭ 18:1/18:1. Подобная тенденция в распределении жирных кислот в молекулах фосфолипидов была характерна для обоих ведущих классов – ФХ и ФЭ. Обычные для грибов и растений ФХ 18:2/18:2 и ФЭ 18:2/18:2 с линоленовой кислотой в *sn*-1 и *sn*-2 положениях (Nokhsorov et al., 2022; Kotlova et al., 2024), количество которых в профиле может достигать 50–70% и более (Kotlova et al., 2022), у *C. rumphii* оказались минорными (до 2%). Такой состав молекулярных форм фосфолипидов, составляющих основу экзо- и эндомембран, выглядит достаточно архаично и, по данному признаку, сближает *C. rumphii* с другим древним семенным растением – *Ginkgo biloba*. Анализ свободных жирных кислот и триглицеридов масла семян *G. biloba* также выявил необычно высокое содержание C18:1 (более 30% от суммы жирных кислот), которые были представлены олеиновой C18:1^{Δ9} и транс-вакценовой C18:1^{Δ11} кислотами и входили в состав различных молекулярных форм триглицеридов, в частности, таких как 18:2_18:1_18:1 и 18:2_18:1_16:0 (Xie et al., 2021). Как показал филогенетический анализ полных ядерных и пластидных геномов 15 видов растений, включая цикадовые и гинкго, данные растения образуют кладу, сестринскую по отношению ко всем остальным ныне живущим голосеменным (Liu et al., 2022). Высокая степень гомологии, сближающая эти таксоны, выявлена среди генов, кодирующих синтез ферментов, связанных с вторичным ростом ксилемы и флоэмы, образованием пыльцы и ряда репродуктивных структур, MADS-box фактором, контролирующим механизм определения пола растения, а также среди генов, отвечающих за синтез защитных соединений, например, терпеноидов (Liu et al., 2022). Согласно полученным нами данным, свидетельствующим о своеобразии липидома *Cycas*, гены фосфолипидного метаболизма и связанного с ним метаболизма триглицеридов у цикадовых и *Ginkgo* также могут иметь высокую степень гомологии.

¹ Здесь и далее в сокращенном названии жирной кислоты, в данном случае C18:2, первое значение (C18) указывает на количество атомов углерода в ацильной цепи, второе (2) – на общее количество двойных связей. Положение двойных связей в настоящей работе не определялось.

² В сокращенном названии молекулярных форм липидов, содержащих две жирные кислоты в *sn*-1 и *sn*-2 положениях глицериновой части молекулы, знаком подчеркивания (например, ФХ 16:0_18:2) принято разделять жирные кислоты в случае, если их положение в молекуле не определено (Liebisch et al., 2020). Использование знака дроби (слева) указывает на точное определение положения жирных кислот в молекуле липида. Так, запись ФХ 16:0/18:2 означает, что C16:0 находится в *sn*-1 положении молекулы ФХ, а C18:2 – в *sn*-2 положении.

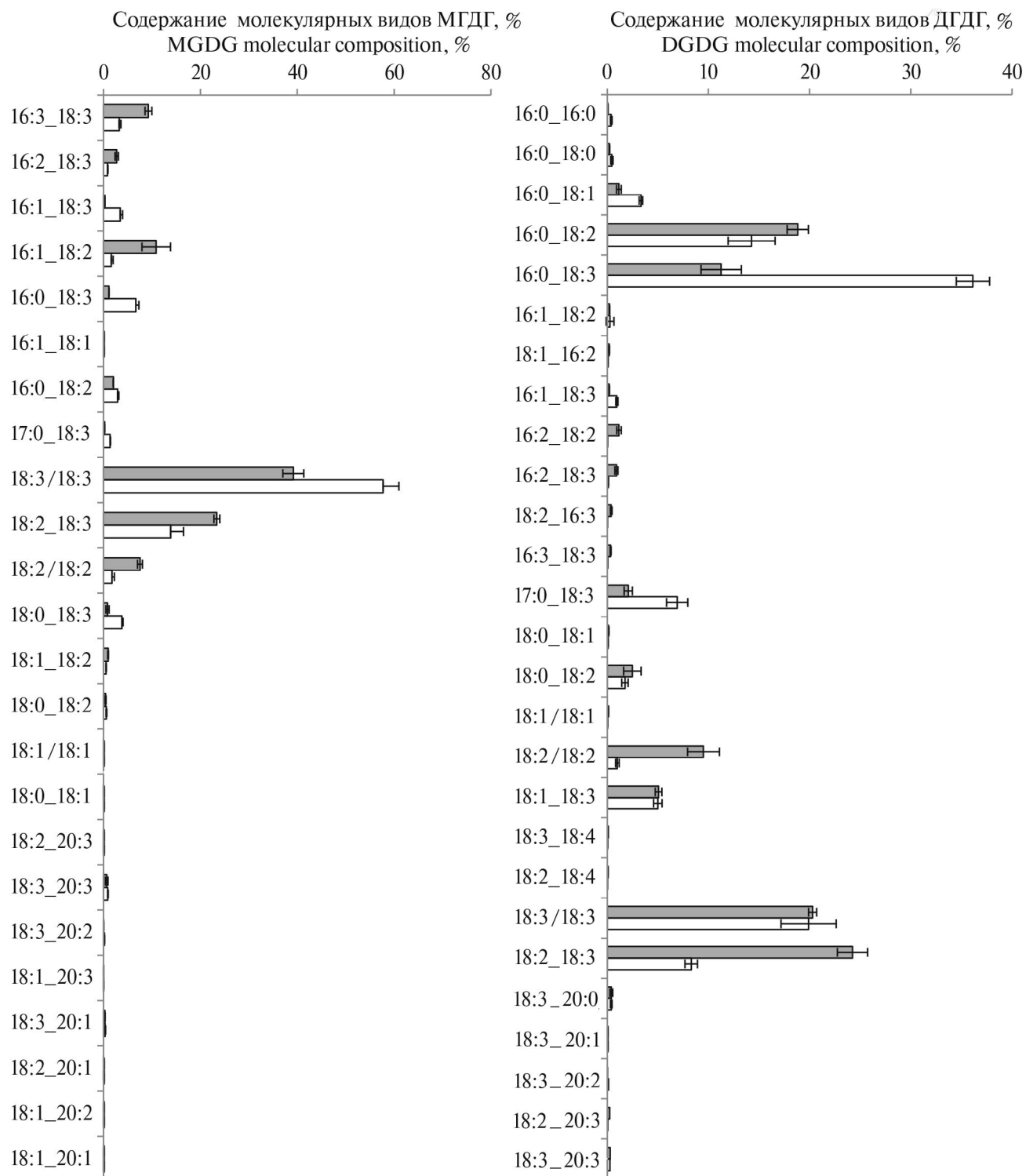


Рис. 2. Состав молекулярных форм гликолипидов *Cycas revoluta* (серые столбцы) и *C. rumphii* (белые столбцы). Эксперимент проведен в трех повторностях ($n = 3$), бары обозначают стандартное отклонение.

Fig. 2. Glycolipid profiling of *Cycas revoluta* (grey bars) and *C. rumphii* (white bars). The experiments were performed in triplicate ($n = 3$), and error bars indicate standard deviations.

Анализ фосфолипидома продемонстрировал свою перспективность для характеристики цикадовых на уровне таксонов высокого

ранга — обнаружены архаичные признаки (высокий уровень молекулярных видов с C18:1, сравнительно высокое содержание молекулярных

видов с нечетными C17:0 и C19:0 жирными кислотами), сближающие реликтовые виды *Cycas* с *Ginkgo biloba* и отличающие их от других ныне живущих семенных растений. Одновременно выявлены значительные межвидовые различия *C. revoluta* и *C. rumphii*, что, несомненно, делает фосфолипиды интересным объектом для таксономических и филогенетических исследований. Здесь важно подчеркнуть, что в отличие от триглицеридов, выводимых из метаболизма и депонируемых в клетке в виде липидных включений, при этом отличающихся особым молекулярным разнообразием, которое используется в хемотаксономическом анализе (Ohlrogge et al., 2018), фосфолипиды являются важным структурным и регуляторным компонентом мембран. От их состава зависят как физико-химические свойства мембран, так и активность связанных с ними рецепторов, ферментов, ионных каналов и др. Выявленные в молекулярном составе фосфолипидов различия могут указывать на наличие принципиальных особенностей в физиологии и метаболизме данных видов.

Помимо фосфолипидов нами был проведен анализ липидома двух основных классов гликолипидов — моно- (МГДГ) и дигалактозилдиацилглицеринов (ДГДГ). Данные классы липидов также являются основным компонентом мембран. Однако локализованы они большей частью в наружной и внутренней мембранах хлоропластов и мембранах тилакоидов. В составе МГДГ обнаружено 24 молекулярных формы липидов, в составе ДГДГ — 27 (рис. 2). Из них количественно преобладали 6—8 молекулярных форм, которые в сумме составляли 90% от всех выявленных форм липидов данных классов, остальные содержались лишь в следовых количествах. Доминирующими молекулярными формами, как и у большинства изученных семенных растений, являлись МГДГ 18:3_18:3, МГДГ 18:2_18:3, ДГДГ 16:0_18:2, ДГДГ 16:0_18:3, ДГДГ 18:3_18:3, ДГДГ 18:2_18:3. Таким образом, анализ гликолипидов двух видов *Cycas* не выявил каких-либо принципиальных отличий, свидетельствующих об особенностях липидного обмена фотосинтетического аппарата. Тем не менее, можно отметить, что как и при анализе фосфолипидома, в составе гликолипидов *C. revoluta* большую часть, по сравнению с *C. rumphii*, составляли молекулярные виды с C18:2 кислотами (МГДГ 18:2_18:2, ДГДГ

16:0_18:2, ДГДГ 18:2_18:3). Среди молекулярных видов гликолипидов *C. rumphii* преобладали молекулы с C18:3 (МГДГ 18:3_18:3, ДГДГ 16:0_18:3, ДГДГ 18:3_18:3). Высокая степень консервативности липидома хлоропластов, по-видимому, не позволяет использовать его для развернутых сравнительных таксономических исследований, однако также может продемонстрировать своеобразие изучаемых видов.

Как следует из анализа литературы, *C. revoluta* и *C. rumphii* филогенетически далеки друг от друга. По данным М. Соиро с соавторами (2023), сопоставившими 321 вид современных и ископаемых цикадовых по морфологии листьев и молекулярным данным, включая 104 из 118 известных видов рода *Cycas*, цикадовые весьма гетерогенны по многим признакам, включая морфологию, анатомию, ареалы распространения, а также происхождение. Так, считается, что *C. revoluta* дивергировал в позднем миоцене около 12 млн лет назад, в то время как *C. rumphii* появился гораздо позже, по проведенным оценкам, в плиоцене около 4 млн лет назад. Данные виды отличаются формой и размером листьев, высотой и особенностями ветвления ствола, анатомией корня, а также способностью корневой системы образовывать эндосимбиоз с различными видами цианобактерий. *C. revoluta* распространен в субтропической зоне в Японии и Китае, *C. rumphii* — в тропической зоне Индонезии и Новой Гвинеи. Анализ липидома, проведенный в данной работе, дает основание заключить, что виды рода *Cycas* заметно различаются не только на уровне морфологии и экологии, но и на уровне метаболизма липидов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант № 22-24-01152) на базе научного парка СПбГУ, РЦ “Методы анализа состава вещества”, шифр проекта 42.39.809.2017.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adams K.J., Pratt B., Bose N., Dubois L.G., St. John-Williams L., Perrott K.M., Ky K., Kapahi P., Sharma V., MacCoss M.J., Moseley M.A., Colton C.A., MacLean B.X., Schilling B., Thompson J.W. 2020. Alzheimer's Disease Metabolomics Consortium. Skyline for Small Molecules: A Unifying Software

- Package for Quantitative Metabolomics. — J. Proteome Res. 19: 1447–1458.
- Benning C., Huang Z.H., Gage D.A. 1995. Accumulation of a novel glycolipid and a betaine lipid in cells of *Rhodobacter sphaeroides* grown under phosphate limitation. — Arch. Biochem. Biophys. 317: 103–111.
- Bligh E.G., Dyer W.J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. — Can. J. Biochem. Physiol. 37(8): 911–917.
- Coiro M., Allio R., Mazet N., Seyfullah L.J., Condamine F.L. 2023. Reconciling fossils with phylogenies reveals the origin and macroevolutionary processes explaining the global cycad biodiversity. — New Phytol. 240(4): 1616–1635.
<https://doi.org/10.1111/nph.19010>
- Engel P., Vizcaino M.I., Crawford J.M. 2015. Gut symbionts from distinct hosts exhibit genotoxic activity via divergent colibactin biosynthesis pathways. — Appl. Environ. Microbiol. 81(4): 1502–12.
- [Frolova et al.] Фролова, Г.М.; Котлова, Е.Р.; Сокорнова, С.В.; Сеник, С.В.; Шаварда, А.Л.; Мишарев, А.Д.; Берестецкий, А.О. 2021. Патогенные свойства и липидный состав мицелия в процессе роста глубинной культуры гриба *Stagonospora cirsii* ВЗР 1.41. — Прикладная биохимия и микробиология. 57(2): 152–162.
- Geltman D.V., Shavarda A.L., Kotlova E.R., Medvedeva N.A., Sazanov K.V., Puzanskii R.K., Petrova N.V., Pavlova N.I. 2016. Metabolomic approach to the study of the biodiversity of the genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — International conference “Innovative approaches to conservation of biodiversity” dedicated to the 80th anniversary of the Institute of botany, Azerbaijan National Academy of Sciences: Conference program and abstract book. Baku. P. 17.
- Harayama T., Riezman H. 2018. Understanding the diversity of membrane lipid composition. — Mol. Cell Biol. 19: 281–296.
- Hashidoko Y., Nishizuka H., Tanaka M., Murata K., Murai Y., Hashimoto M. 2019. Isolation and characterization of 1-palmitoyl-2-linoleoyl-sn-glycerol as a hormogonium-inducing factor (HIF) from the coralloid roots of *Cycas revoluta* (Cycadaceae). — Sci. Rep. 9(1): 4751.
- He C., Peng B., Dan Y., Peng Y., Xiao P. 2014. Chemical taxonomy of tree peony species from China based on root cortex metabolic fingerprinting. — Phytochemistry. 107: 69–79.
- Kaur B., Sandhu K.S., Kamal R., Kaur K., Singh J., Röder M.S., Muqaddasi Q.H. 2021. Omics for the improvement of abiotic, biotic, and agronomic traits in major cereal crops: applications, challenges, and prospects. — Plants (Basel). 10(10): 1989.
- [Kiseleva, Kotlova] Киселева М.А., Котлова Е.Р. 2008. Влияние длительного фосфорного голодания на мембранные липиды свободноживущей и симбиотических зеленых водорослей рода *Pseudococcomyxa*. — Бот. журн. 93(1): 88–97.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=53907222>
- Kotlova E.R., Senik S.V., Manzhieva B.S., Kiyashko A.A., Shakhova N.V., Puzansky R.K., Volobuev S.V., Misharev A.D., Serebryakov E.B., Psurtseva N.V. 2022. Diversity of ESI-MS based phosphatidylcholine profiles in basidiomycetes. — J. Fungi. 8(2): 177.
- Kotlova E.R., Senik S.V., Pozhvanov G.A., Prokopiev I.A., Boldyrev I.A., Manzhieva B.S., Amigud E Ya., Khakulova A.A., Serebryakov E.B. 2024. Uptake and metabolic conversion of exogenous phosphatidylcholines depending on their acyl chain structure in *Arabidopsis thaliana*. — Int. J. Mol. Sci. 25(1): 89.
- [Kotlova et al.] Котлова Е.Р., Петрова Н.В., Медведева Н.А., Виноградская М.А., Пузанский Р.К., Сазанова К.В., Гельтман Д.В., Шаварда А.Л. 2018. Внутривидовая изменчивость метаболома *Euphorbia palustris* L. (Euphorbiaceae) в зависимости от фенологической фазы. — Растит. Ресурсы. 54(4): 128–155.
- Lange M., Angelidou G., Ni Z., Criscuolo A., Schiller J., Blüher M., Fedorova M. 2021. AdipoAtlas: A reference lipidome for human white adipose tissue. — Cell Reports Medicine. 2: 100407.
- Liebisch G., Fahy E., Aoki J., Dennis E.A., Durand T., Ejsing C.S., Fedorova M., Feussner I., Griffiths W.J., Köfeler H., Merrill A.H. Jr, Murphy R.C., O'Donnell V.B., Oskolkova O., Subramaniam S., Wakeham M.J.O., Spener F. 2020. Update on LIPID MAPS classification, nomenclature, and shorthand notation for MS-derived lipid structures. — J Lipid Res. 61(12): 1539–1555.
<https://doi.org/10.1194/jlr.S120001025>
- Liu Y., Wang S., Li L., Yang T., Dong S., Wei T., Wu S., Liu Y., Gong Y., Feng X., Ma J., Chang G., Huang J., Yang Y., Wang H., Liu M., Xu Y., Liang H., Yu J., Cai Y., Zhang Z., Fan Y., Mu W., Sahu S.K., Liu S., Lang X., Yang L., Li N., Habib S., Yang Y., Lindstrom A.J., Liang P., Goffinet B., Zaman S., Wegrzyn J.L., Li D., Liu J., Cui J., Sonnenschein E.C., Wang X., Ruan J., Xue J.Y., Shao Z.Q., Song C., Fan G., Li Z., Zhang L., Liu J., Liu Z.J., Jiao Y., Wang X.Q., Wu H., Wang E., Lisby M., Yang H., Wang J., Liu X., Xu X., Li N., Soltis P.S., Van de Peer Y., Soltis D.E., Gong X., Liu H., Zhang S. 2022. The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants. — Nat. Plants. 8(4): 389–401.
- Messina A., Walsh N.G., Hoebee S.E., Green P.T. 2013. A morphological assessment of the *Olearia phlogopappa* complex (Asteraceae: Astereae). — Australian Systematic Botany. 26: 31–80.
- Messina A., Walsh N.G., Hoebee S.E., Green P.T. 2014. A revision of *Olearia* section *Asterotriche* (Asteraceae: Asterae). — Australian Systematic Botany. 27: 199–240.
- Messina A., Callahan D.L., Walsh N.G., Hoebee S., Green P. 2021. Testing the boundaries of closely

- related daisy taxa using metabolomic profiling. — La Trobe. Journal contribution.
<https://doi.org/10.26181/60246df54da75>
- Nokhsorov V.V., Senik S.S., Sofronova E.V., Kotlova E.R., Misharev A.D., Chirikova N.K., Dudareva L.V. 2022. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone. — *Plants*. 12(1): 15.
- Ohlrogge J., Thrower N., Mhaske V., Stymne S., Baxter M., Yang W., Liu J., Shaw K., Shorrosh B., Zhang M., Wilkerson C., Matthäus B. 2018. PlantFAdB: a resource for exploring hundreds of plant fatty acid structures synthesized by thousands of plants and their phylogenetic relationships. — *Plant J.* 96(6): 1299–1308.
- [Petrova et al.] Петрова Н.В., Шаварда А.Л., Медведева Н.А., Гельтман Д.В., Котлова Е.Р., Сазанова К.В., Пузанский Р.К. 2023. Профайлинговый скрининг 55 видов рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) для их оценки как потенциальных источников эллаговой кислоты. — *Химия раст. сырья*. 1: 87–100.
- Price E.J., Wilkin P., Sarasan V., Fraser P.D. 2016. Metabolite profiling of *Dioscorea* (yam) species reveals underutilised biodiversity and renewable sources for high-value compounds. — *Sci Rep*. 6: 29136.
- Reynolds T. 2007. The evolution of chemosystematics. — *Phytochemistry*. 68: 2887–2895.
- Reynolds T. 2005. Hemlock alkaloids from Socrates to poison aloe. — *Phytochemistry*. 66: 1399–1406.
- Řezanka T., Kolouchova I., Gharwalova L., Palyzová A., Sigler K. 2018. Lipidomic analysis: from archaea to mammals. — *Lipids*. 53: 5–25.
<https://doi.org/10.1002/lipd.12001>
- [Sazanova et al.] Сазанова К.В., Котлова Е.Р., Пузанский Р.К., Медведева Н.А., Виноградская М.А., Петрова Н.В., Павлова Н.И., Гельтман Д.В., Шаварда А.Л. 2019. Динамика метаболома листьев растений рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae) при смене фенологических фаз. — *Бот. журн.* 104(6): 967–978.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619060127>
- [Senik et al.] Сеник С.В., Котлова Е.Р., Новиков А.В., Шаварда А.Л., Псурцева Н.В. 2012. Образование диацилглицерилтриметилгомосеринов в поверхностной культуре базидиомицета *Flammulina velutipes*. — *Микробиология*. 81(5): 578–586.
- Senik S.V., Maloshenok L.G., Kotlova E.R., Shavarda A.L., Moiseenko K.V., Bruskin S.A., Koroleva O.V., Psurtseva N.V. 2015. Diacylglyceryltrimethylhomoserine content and gene expression changes triggered by phosphate deprivation in the mycelium of the basidiomycete *Flammulina velutipes*. — *Phytochemistry*. 117: 34–42.
- Senik S.V., Manzhieva B.S., Maloshenok L.G., Serebryakov E.B., Bruskin S.A., Kotlova E.R. 2023. Heterogeneous distribution of phospholipid molecular species in the surface culture of *Flammulina velutipes*: new facts about lipids containing α -linolenic fatty acid. — *Journal of Fungi (Basel)*. 9(1): 102.
- Sharanya C.S., Sabu A., Haridas M. 2020. Plant metabolomics: current status and prospects. — In: *Plant metabolites: methods, applications and Prospects*. Springer, Singapore. P. 1–22.
- Suárez-Moo P.J., Vovides A.P., Griffith M.P., Barona-Gómez F., Cibrián-Jaramillo A. 2019. Unlocking a high bacterial diversity in the coralloid root microbiome from the cycad genus *Dioon*. — *PLoS One*. 14(2): e0211271.
- Tugizimana F., Mhlongo M.I., Piater L.A., Dubery I.A. 2018. Metabolomics in Plant Priming Research: The Way Forward? — *Int J Mol Sci*. 19(6): 1759.
- Xie L., Zhang T., Zheng L., Xie D., Jin J., Wang X., Jin Q. 2021. Chemical compositions and oxidative stabilities of *Ginkgo biloba* kernel oils from four cultivated regions in China. — *J. Am. Oil. Chem. Soc.* 98: 541–550.
- Zidorn C. 2019. Plant chemophenetics — A new term for plant chemosystematics/plant chemotaxonomy in the macro-molecular era. — *Phytochemistry*. 163: 147–148.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2019.02.013>

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF THE LIPIDOME OF *CYCAS REVOLUTA* AND *C. RUMPHII* (CYCADACEAE)

E. R. Kotlova^{a, #}, S. V. Senik^a, I. V. Kozlova^a, E. B. Serebryakov^b

^aKomarov Botanical Institute RAS

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

^bSaint-Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7/9, Saint-Petersburg, 199034, Russia

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

A targeted lipidomics analysis of four classes of membrane glycerolipids was carried out in two species of Cycadaceae from the genus *Cycas* – *C. revoluta* and *C. rumphii*. The analysis of the molecular diversity of the main phospholipids, which are the components of extra-chloroplast membranes, has revealed archaic features, including a high level of molecular species containing C18:1 fatty acids (typical of *Ginkgo biloba*), increased relative content of molecular species with odd fatty acids C17:0 and C19:0 (typical of non-seed plants). At the same time, the analysis of the molecular diversity of the glycolipids which are the components of chloroplast membranes, did not find significant differences from most seed plants, which indicates a higher conservation of lipids of a photosynthetic apparatus. The identified features of the molecular composition of glycerolipids of two species of *Cycas* indicate the prospectiveness of using lipidomics for taxonomic and phylogenetic studies, with the data on the molecular composition of phosphatidylcholines, for which the greatest heterogeneity and species-specificity was demonstrated, deserving the most attention.

Keywords: *Cycas revoluta*, *Cycas rumphii*, chemosystematics, chemophenetics, lipidomics, lipidomic profiling, phospholipids, glycolipids

ACKNOWLEDGEMENTS

This project was funded by Russian Science Foundation (project No. 22-24-01152). Lipidomic profiling was performed on the equipment of the Research Resource center “Chemical Analysis and Materials” of St. Petersburg State University (research project 42.39.89.2017).

REFERENCES

- Adams K.J., Pratt B., Bose N., Dubois L.G., St John-Williams L., Perrott K.M., Ky K., Kapahi P., Sharma V., MacCoss M.J., Moseley M.A., Colton C.A., MacLean B.X., Schilling B., Thompson J.W. 2020. Alzheimer’s Disease Metabolomics Consortium. Skyline for Small Molecules: A Unifying Software Package for Quantitative Metabolomics. – J. Proteome Res. 19: 1447–1458.
- Benning C., Huang Z.H., Gage D.A. 1995 Accumulation of a novel glycolipid and a betaine lipid in cells of *Rhodobacter sphaeroides* grown under phosphate limitation. – Arch. Biochem. Biophys. 317: 103–111.
- Bligh E.G., Dyer W.J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. – Can. J. Biochem. Physiol. 37(8): 911–917.
- Coiro M., Allio R., Mazet N., Seyfullah L.J., Condamine F.L. 2023. Reconciling fossils with phylogenies reveals the origin and macroevolutionary processes explaining the global cycad biodiversity. – New Phytol. 240(4): 1616–1635.
<https://doi.org/10.1111/nph.19010>
- Engel P., Vizcaino M.I., Crawford J.M. 2015. Gut symbionts from distinct hosts exhibit genotoxic activity via divergent colibactin biosynthesis pathways. – Appl. Environ. Microbiol. 81(4): 1502–12.
- Frolova G.M., Kotlova E.R., Sokornova S.V., Senik S.V., Shavarda A.L., Misharev A.D., Berestetskiy A.O. 2021. Pathogenicity and lipid composition of mycelium of the fungus *Stagonospora cirsii* VIZR 1.41 during submerged cultivation. – Applied Biochemistry and Microbiology. 57(2): 226–235.
- Geltman D.V., Shavarda A.L., Kotlova E.R., Medvedeva N.A., Sazanova K.V., Puzanskii R.K., Petrova N.V., Pavlova N.I. 2016. Metabolomic approach to the study of the biodiversity of the genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae). – International conference “Innovative approaches to conservation of biodiversity” dedicated to the 80th anniversary of the Institute of botany, Azerbaijan National Academy of Sciences: Conference program & abstract book. Baku. P. 17.

- Harayama T., Riezman H. 2018. Understanding the diversity of membrane lipid composition. — *Mol. Cell Biol.* 19: 281–296.
- Hashidoko Y., Nishizuka H., Tanaka M., Murata K., Murai Y., Hashimoto M. 2019. Isolation and characterization of 1-palmitoyl-2-linoleoyl-sn-glycerol as a hormogonium-inducing factor (HIF) from the coralloid roots of *Cycas revoluta* (Cycadaceae). — *Sci. Rep.* 9(1): 47–51.
- He C., Peng B., Dan Y., Peng Y., Xiao P. 2014. Chemical taxonomy of tree peony species from China based on root cortex metabolic fingerprinting. — *Phytochemistry*. 107: 69–79.
- Kaur B., Sandhu K.S., Kamal R., Kaur K., Singh J., Röder M.S., Muqaddasi Q.H. 2021. Omics for the improvement of abiotic, biotic, and agronomic traits in major cereal crops: applications, challenges, and prospects. — *Plants (Basel)*. 10(10): 1989.
- Kiseleva M.A., Kotlova E.R. 2008. The effect of long-term phosphate starvation on the membrane lipids of free-living and symbiotic green algae from the genus *Pseudococcomyxa*. — *Bot. Zhurn.* 93(1): 88–97 (In Russ.).
- Kotlova E.R., Petrova N.V., Medvedeva N.A., Vinogradskaya M.A., Puzanskiy R.K., Sazanova K.V., Geltman D.V., Shavarda A.L. 2018. Intrapopulation variability of *Euphorbia palustris* L. (Euphorbiaceae) metabolome depending on phenological phase. — *Rast. Resursy*. 54(4): 128–155 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/s0033994618040079>
- Kotlova E.R., Senik S.V., Manzhieva B.S., Kiyashko A.A., Shakhova N.V., Puzansky R.K., Volobuev S.V., Misharev A.D., Serebryakov E.B., Psurtseva N.V. 2022. Diversity of ESI-MS based phosphatidylcholine profiles in basidiomycetes. — *J. Fungi*. 8(2): 177.
- Kotlova E.R., Senik S.V., Pozhvanov G.A., Prokopiev I.A., Boldyrev I.A., Manzhieva B.S., Amigud E Ya., Khakulova A.A., Serebryakov E.B. 2024. Uptake and metabolic conversion of exogenous phosphatidylcholines depending on their acyl chain structure in *Arabidopsis thaliana*. — *Int. J. Mol. Sci.* 25(1): 89.
- Lange M., Angelidou G., Ni Z., Criscuolo A., Schiller J., Bluher M., Fedorova M. 2021. AdipoAtlas: A reference lipidome for human white adipose tissue. — *Cell Reports Medicine*. 2: 100407.
- Liebisch G., Fahy E., Aoki J., Dennis E.A., Durand T., Ejsing C.S., Fedorova M., Feussner I., Griffiths W.J., Köfeler H., Merrill A.H. Jr., Murphy R.C., O'Donnell V.B., Oskolkova O., Subramaniam S., Wakelam M.J.O., Spener F. 2020. Update on LIPID MAPS classification, nomenclature, and shorthand notation for MS-derived lipid structures. — *J. Lipid Res.* 61(12): 1539–1555.
<https://doi.org/10.1194/jlr.S120001025>
- Liu Y., Wang S., Li L., Yang T., Dong S., Wei T., Wu S., Liu Y., Gong Y., Feng X., Ma J., Chang G., Huang J., Yang Y., Wang H., Liu M., Xu Y., Liang H., Yu J., Cai Y., Zhang Z., Fan Y., Mu W., Sahu S.K., Liu S., Lang X., Yang L., Li N., Habib S., Yang Y., Lindstrom A.J., Liang P., Goffinet B., Zaman S., Wegrzyn J.L., Li D., Liu J., Cui J., Sonnenschein E.C., Wang X., Ruan J., Xue J.Y., Shao Z.Q., Song C., Fan G., Li Z., Zhang L., Liu J., Liu Z.J., Jiao Y., Wang X.Q., Wu H., Wang E., Lisby M., Yang H., Wang J., Liu X., Xu X., Li N., Soltis P.S., Van de Peer Y., Soltis D.E., Gong X., Liu H., Zhang S. 2022. The *Cycas* genome and the early evolution of seed plants. — *Nat. Plants*. 8(4): 389–401.
- Messina A., Callahan D.L., Walsh N.G., Hoebee S., Green P. 2021. Testing the boundaries of closely related daisy taxa using metabolomic profiling. — *La Trobe. Journal contribution*.
<https://doi.org/10.26181/60246df54da75>
- Messina A., Walsh N.G., Hoebee S.E., Green P.T. 2013. A morphological assessment of the *Olearia phlogopappa* complex (Asteraceae: Astereae). — *Australian Systematic Botany*. 26: 31–80.
- Messina A., Walsh N.G., Hoebee S.E., Green P.T. 2014. A revision of *Olearia* section *Asterotriche* (Asteraceae: Astereae). — *Australian Systematic Botany*. 27: 199–240.
- Nokhsorov V.V., Senik S.S., Sofronova E.V., Kotlova E.R., Misharev A.D., Chirikova N.K., Dudareva L.V. 2022. Role of lipids of the evergreen shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to low temperature in the cryolithozone. — *Plants*. 12(1): 15.
- Ohlrogge J., Thrower N., Mhaske V., Stymne S., Baxter M., Yang W., Liu J., Shaw K., Shorrosh B., Zhang M., Wilkerson C., Matthäus B. 2018. PlantFAdB: a resource for exploring hundreds of plant fatty acid structures synthesized by thousands of plants and their phylogenetic relationships. — *Plant J.* 96(6): 1299–1308.
- Petrova N.V., Shavarda A.L., Medvedeva N.A., Geltman D.V., Kotlova E.R., Sazanova K.V., Puzansky R.K. 2023. Profiling screening of 55 species of the genus *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) as potential sources of ellagic acid. — *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*. 1: 87–100.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.20230111388>
- Price E.J., Wilkin P., Sarasan V., Fraser P.D. 2016. Metabolite profiling of *Dioscorea* (yam) species reveals underutilised biodiversity and renewable sources for high-value compounds. — *Sci Rep.* 6: 29136.
- Reynolds T. 2005. Hemlock alkaloids from Socrates to poison aloes. — *Phytochemistry*. 66: 1399–1406.
- Reynolds T. 2007. The evolution of chemosystematics. — *Phytochemistry*. 68: 2887–2895.
- Řezanka T., Kolouchova I., Gharwalova L., Palyzová A., Sigler K. 2018. Lipidomic analysis: from archaea to mammals. — *Lipids*. 53: 5–25.
<https://doi.org/10.1002/lipd.12001>
- Sazanova K.V., Kotlova E.R., Puzansky R.K., Medvedeva N.A., Vinogradskaya M.A., Petrova N.V., Pavlova N.I., Geltman D.V., Shavarda A.L. 2019. The dynamics of metabolome of plant leaves of the genus *Euphorbia* (Euphorbiaceae) when changing the phenological phases. — *Bot. Zhurn.* 104(6): 967–978.

- Senik S.V., Kotlova E.R., Novikov A.V., Shavarda A.L., Psurtseva N. 2012. Formation of diacylglyceryltrimethylhomoserines in the surface culture of the basidiomycete *Flammulina velutipes*. — *Microbiology*. 81(5): 534–541.
- Senik S.V., Maloshenok L.G., Kotlova E.R., Shavarda A.L., Moiseenko K.V., Bruskin S.A., Koroleva O.V., Psurtseva N.V. 2015. Diacylglyceryltrimethylhomoserine content and gene expression changes triggered by phosphate deprivation in the mycelium of the basidiomycete *Flammulina velutipes*. — *Phytochemistry*. 117: 34–42.
- Senik S.V., Manzhieva B.S., Maloshenok L.G., Serebryakov E.B., Bruskin S.A., Kotlova E.R. 2023. Heterogeneous distribution of phospholipid molecular species in the surface culture of *Flammulina velutipes*: new facts about lipids containing α -linolenic fatty acid. — *Journal of Fungi (Basel)*. 9(1): 102.
- Sharanya C.S., Sabu A., Haridas M. 2020. Plant metabolomics: current status and prospects. — In: *Plant metabolites: methods, applications and prospects*. Springer, Singapore. P. 1–22.
- Suárez-Moo P.J., Vovides A.P., Griffith M.P., Barona-Gómez F., Cibrián-Jaramillo A. 2019. Unlocking a high bacterial diversity in the coralloid root microbiome from the cycad genus *Dioon*. — *PLoS One*. 14(2):e0211271.
- Tugizimana F., Mhlongo M.I., Piater L.A., Dubery I.A. 2018. Metabolomics in Plant Priming Research: The Way Forward? — *Int J Mol Sci*. 19(6): 1759.
- Xie L., Zhang T., Zheng L., Xie D., Jin J., Wang X. Jin Q. 2021. Chemical compositions and oxidative stabilities of *Ginkgo biloba* kernel oils from four cultivated regions in China. — *J. Am. Oil. Chem. Soc.* 98: 541–550.
- Zidorn C. 2019. Plant chemophenetics - A new term for plant chemosystematics/plant chemotaxonomy in the macro-molecular era. — *Phytochemistry*. 163: 147–148. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2019.02.013>

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДА
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. Н. Т. Саидов^{1,*}, А. В. Леострин^{1,2,**}

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

²Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: nsaidov@binran.ru

**e-mail: aleostrin@binran.ru

Поступила в редакцию 12.12.2023 г.

Получена после доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

По результатам полевых флористических исследований, анализа гербарных коллекций и открытых сетевых источников в 2021–2023 гг. приводятся новые виды для флоры Северо-Запада европейской части России. *Linum nervosum* Waldst. et Kit. и *Phytolacca acinosa* Roxb., обнаруженные в Ленинградской области, а также *Dipsacus laciniatus* L. и *Viscum album* L., отмеченные в Санкт-Петербурге, — новые чужеродные виды сосудистых растений для флоры Северо-Запада. Аборигенный *Rhynchospora fusca* (L.) W.T. Aiton впервые отмечен во флоре Санкт-Петербурга. Результаты исследования свидетельствуют о недостаточной изученности отдельных частей региона и продолжающемся расселении чужеродных видов сосудистых растений.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, Северо-Запад Европейской России, охраняемые виды, аборигенные растения, чужеродные растения

DOI: 10.31857/S0006813624020076, EDN: RKXRZV

За время флористических исследований Северо-Запада европейской части России в период с 2021 по 2023 гг. важнейшие находки новых и редких для исследуемой территории видов сосудистых растений были сделаны в Ленинградской области и г. Санкт-Петербурге при изучении урбанофлор и флор ООПТ регионального значения. В ходе работы проводились ревизия фонда Гербария БИН РАН (LE) и анализ данных открытой платформы iNaturalist (2023). Образцы обнаруженных видов растений хранятся в Гербарии БИН РАН (LE), дублиеты некоторых видов переданы на кафедру ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (ЛЕСВ). При изучении распространения приводимых в статье видов использовались данные литературных источников (Tzvelev, 2000; Il'yustrirovannyy..., 2006; Mayevskii, 2014 и др.) и интернет-ресурсов (Euro+Med Plantbase (2023), iNaturalist (2023), GBIF (2023)). Названия видов представлены в соответствии с IPNI

(2023). Ниже приведены краткие характеристики местонахождений обнаруженных видов, включая географические координаты (WGS 84), характеристику местообитаний, численность и статус в регионе.

Linum nervosum Waldst. et Kit. — Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, к северо-западу от д. Ретселя, восточная часть горы Кирхгоф, верхняя часть крутого склона южной экспозиции, сухое место с несомкнутым травостоем (*Pimpinella saxifraga*, *Origanum vulgare*, *Centaurea scabiosa*, *Seseli libanotis*, *Artemisia campestris*), одно растение с множественными побегами и несколько молодых особей (вероятно, семенного происхождения); 59.69942°N, 30.18699°E, 3 VI 2023, А.В. Леострин (LE 01241987; <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=218846>). Первая находка на Северо-Западе России. Европейско-кавказско-малоазиатский преимущественно степной вид. В Европейской России на севере естественно распространен до

Липецкой и Тамбовской областей (Mayevskii, 2014). Указаний на нахождение в качестве адвентивного растения в более северных регионах мы не обнаружили. Занос льна жилковатого возможен в связи с активным посещением этого места туристами. По наличию молодых растений можно предположить, что вид присутствует здесь не первый год. Из неаборигенных видов *Linum* в Ленинградской области и на Северо-Западе в целом (Tzvelev, 2000; Ефимов, Konechnaya, 2018) ранее был известен только *Linum usitatissimum* L.

Phytolacca acinosa Roxb. — Ленинградская обл., г. Луга, заросшая обочина на пересечении Старорусской и Сергиевской улиц, одно растение недалеко от строящегося дома и песчаной насыпи, среди *Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh. (*Festuca arundinacea* Schreb.), *Urtica dioica* L., *Rubus idaeus* L.; 58.72346°N, 29.83874°E, 9 IX 2022, Н.Т. Саидов (LE 01241988; <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=218847>). На Северо-Западе России отмечен в качестве чужеродного вида впервые. Вероятно, семена этого восточноазиатского вида попали из культуры при транспортировке строительного материала. В Санкт-Петербурге вид отмечался исключительно на цветниках и дачных участках (Byalt et al., 2019). Судя по единственному для территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области гербарному образцу этого вида из Ботанического сада Петербурга (“Culta in h-b. Petropolit.”, колл. неизвестен, LE), датированному 1852 г., в качестве культурного растения данный вид используется на исследуемой территории довольно давно, при этом информация о нахождении вида в качестве чужеродного во флорах Северо-Запада России отсутствует. *Phytolacca acinosa* Roxb. последние годы все чаще встречается в разных частях Европы в качестве чужеродного (casual) вида (Strgulc Krajšek et al., 2023). На территории России данный вид отмечался как чужеродный во флорах некоторых регионов: во Владимирской (Borisova, 2009), Ивановской (Borisova, Kurganov, 2015), Московской (Mayorov et al., 2020), Воронежской и Липецкой областях (Starodubtseva, 2021), Хабаровском крае (Antonova, 2018) и др. Натурализация другого вида этого рода — *P. americana* L., в г. Санкт-Петербурге наблюдалась еще в 1999 году (Byalt, Роров, 2019) на бывшем Южном полигоне ТБО (Санкт-Петербург, южная окраина

города, окр. Пулковое, городская свалка. Оди-чавшее. 12 VIII 1999. В.В. Бялт, LE).

Viscum album L. (*V. album* subsp. *album*) — Санкт-Петербург, Васильевский остров: 1) северо-западная часть Опочининского сада, плодоносящее растение на яблоне (*Malus prunifolia* (Willd.) Borkh.); 59.92939°N; 30.23828°E, 25 X 2022, Н.Т. Саидов (LE 01241989, LECB; <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=218848>); 2) западная часть Благовещенского сада, одна особь с соцветиями на яблоне (*Malus prunifolia* (Willd.) Borkh.); 59.94600°N, 30.27251°E, 9 X 2023, Н.Т. Саидов (LE 01241990, LECB; <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=218849>); 3) северная часть Благовещенского сада, одна особь высоко в кроне яблони (*Malus prunifolia* (Willd.) Borkh.); 59.94638°N, 30.27319°E, 9 X 2023, наблюдение Н.Т. Саидова. На территории Северо-Запада России вид впервые был обнаружен в Санкт-Петербурге на территории Петропавловской крепости в 2020 г. (личное сообщение И.А. Сорокиной). На платформе iNaturalist (2023) были опубликованы фотографии данного вида из трех зеленых зон Санкт-Петербурга: в Опочининском саду на двух яблонях (iNat 114210192, 114209643), в Благовещенском саду на яблоне (iNat 113132219), на территории Новой Голландии на клене (iNat 124590835). В ходе наших исследований в 2022 и 2023 гг. удалось подтвердить только два местонахождения вида: в северо-западной части Опочининского сада и в западной части Благовещенского сада, а также выявить одно новое — в северной части Благовещенского сада высоко в кроне дерева. Таким образом, на данный момент нам известно не менее трех растений омелы в Санкт-Петербурге, успешно перезимовывающих, цветущих и плодоносящих, что свидетельствует о потенциальной натурализации вида в городе. *V. album* subsp. *album* — европейский подвид омелы, обитающий на покрытосеменных древесных растениях (Zuber, 2004), его естественными южной и западной границами ареала принято считать Средиземное море и Атлантический океан, восточной — Украинские Карпаты (Barbu, 2010), северная граница проходит через Данию, южные регионы Швеции, Латвию (Skrypnik et al., 2020); известны находки на территории Норвегии, Финляндии, Эстонии (GBIF, 2023). За последние десять лет было показано существенное расширение ареала вида в странах Европы (Lech et al., 2020), его

продвижение на север, в т. ч. до Финляндии, может быть связано с климатическим потеплением (Tikkanen et al., 2021). Омела, как правило, распространяется птицами (Skrypnik et al., 2020), однако не исключена возможность заноса при посадке уже зараженных саженцев. При этом есть данные, что растения-интродуценты более восприимчивы к заражению омелой (Skrypnik et al., 2020). На территории России вид также отмечался в Московской, Белгородской, Воронежской, Курской, Брянской областях (Mayevskii, 2014; iNaturalist, 2023). Местонахождения омелы в Санкт-Петербурге – самые северные на территории России.

Dipsacus laciniatus L. – Ленинград, Автово, свалка, 23 VII 1975, А.О. Хааре (LE 01241992; <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=209091>). Гербарный образец вида обнаружен в фонде Гербария БИН РАН (LE). Вид не был учтен во флористических сводках по Северо-Западу России и Ленинградской области (Tzvelev, 2000; Illyustrirovannyy..., 2006). Первичный ареал вида: Южная Европа и Западная Азия (Kiseleva et al., 2018). В качестве чужеродного вид отмечался в разных регионах России: Московской (Mayevskii, 2014), Курской (Арепьева, 2023), Орловской (Kiseleva et al., 2018) областях и др. За исключением указанного гербарного образца другие данные о находках вида на территории Северо-Запада России отсутствуют, однако в качестве чужеродных на исследуемой территории обнаружены другие виды рода *Dipsacus*: *D. fullonum* L. (*D. sylvestris* Huds.), *D. sativus* (L.) Honck., *D. strigosus* Willd. ex Roem. et Schult. встречаются в культуре (Byalt et al., 2019), при этом единичные заносы *D. fullonum* L., *D. pilosus* L., *D. sativus* (L.) Honck. были отмечены в Санкт-Петербурге (Belechov, 2019). Наиболее часто в качестве заносного вида встречается *D. fullonum* L. На Северо-Западе России известны находки этого вида вне культуры в Санкт-Петербурге, Ленинградской и Псковской областях (Efimov, Konechnaya, 2018; iNaturalist, 2023).

Rhynchospora fusca (L.) W.T. Aiton – Санкт-Петербург, Сестрорецкое болото, осоково (*Carex lasiocarpa*) – очеретниково (*Rhynchospora alba*)-сфагновое болото, в мочажине, образует заросль площадью около 0.8 м², 60.1254°N, 30.0083°E, 3 X 2021, А.В. Леострин (LE 01241991; <https://>

herbariumle.ru/?t=occ&id=218850). Амфиатлантический вид, распространен в Атлантической, Центральной и Северной Европе, включая Фенноскандию, Эстонии; тяготеет к приморским территориям. В России находится на восточной границе ареала и известен в Архангельской области (Krasnaya ..., 2018), Карелии (Kravchenko, 2007) и Ленинградской области, где распространен преимущественно в районах, примыкающих к Финскому заливу и Ладожскому озеру (Tzvelev, 2000). Вид занесен в Красные книги Ленинградской области (Krasnaya..., 2018), Республики Карелия (Krasnaya..., 2020) и Российской Федерации (Perechen'..., 2023). Новый аборигенный вид флоры Санкт-Петербурга. Местонахождение расположено в пределах заказника "Сестрорецкое болото". В ходе более ранних исследований флоры заказника (Priroda..., 2011) очевидно вид был пропущен в силу небольшой занимаемой им площади. Прежде на территории этого заказника был известен другой редкий на Северо-Западе болотный вид – *Trichophorum cespitosum* (L.) Hartm., который занесен в Красную книгу Санкт-Петербурга (Krasnaya..., 2018). Учитывая, что очеретник бурый занесен в Красную книгу Российской Федерации (Perechen'..., 2023), необходимо включить его в новое издание Красной книги Санкт-Петербурга и проводить мониторинг состояния этой локальной популяции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность И.А. Сорокиной и П.Г. Ефимову за предоставление информации о распространении вида *Viscum album* в Санкт-Петербурге и Г.Ю. Конечной за помощь в работе с гербарными образцами видов *Phytolacca acinosa* и *Dipsacus laciniatus*. Работа выполнена в рамках государственного задания БИН РАН (тема № АААА-А19-119031290052-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova] Антонова Л.А. 2018. Новые и редко встречающиеся адвентивные виды во флоре Хабаровского края. – Turczaninowia. 21(3): 97–101. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.13>
- [Арепьева] Арепьева Л.А. 2023. О распространении *Dipsacus fullonum* L. и *D. laciniatus* L. в Курской области. – В сб.: Флора и растительность Центрального Черноземья – 2023: Материалы международной научной конференции, посвященной

- 100-летию со дня рождения А.М. Краснитского (22 апреля). Заповедный. С. 115–117.
- [Barbu C. 2010. The incidence and distribution of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on Silver fir (*Abies alba* Mill.) stands from Eastern Carpathians. — Ann. For. Res. 53(1): 27–36.
- [Belekhov] Белехов А.А. 2019. Материалы к флоре Санкт-Петербурга. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 124(6): 55–56.
- [Borisova] Борисова Е.А. 2009. Новые адвентивные виды растений в Ивановской и Владимирской областях. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 114(6): 61.
- [Borisova, Kurganov] Борисова Е.А., Курганов А.А. 2015. Новые и редкие виды растений Ивановской области. — Бот. журн. 100(5): 504–507.
- [Byalt et al.] Бялт В.В., Фирсов Г.А., Бялт А.В., Орлова Л.В. 2019. Культурная флора г. Санкт-Петербурга (Россия) и ее анализ. — Вестн. ОГПУ. 2(30): 11–103.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.30.2>
- [Byalt, Pоров] Бялт В.В., Попов В.И. 2019. Флора Южного полигона ТБО г. Санкт-Петербурга в 1999 году. — Hortus bot. 14: 53–68.
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2019.6324>
- [Efimov, Konrechnaya] Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. 2018. Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). М. 471 с.
- Euro+Med Plantbase. 2023. <https://europlusmed.org> (Accessed 08.12.2023).
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. 2023. <https://www.gbif.org> (Accessed 08.12.2023).
- [Ilyustrirovannyyu...] Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. 2006. М. 799 с.
- iNaturalist. 2023. Available from <https://www.inaturalist.org> (Accessed 01.12.2023).
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023. <https://www.ipni.org> (Accessed 11.12.2023).
- [Kiseleva et al.] Киселева Л.Л., Парахина Е.А., Силаева Ж.Г. 2018. Новые виды и новые местонахождения редких и охраняемых растений Орловской области. — Turczaninowia. 21(4): 168–174.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.17>
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Карелия. 2020. Белгород. 448 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Санкт-Петербурга. 2018. СПб. 554 с.
- [Kravchenko] Кравченко А.В. 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с.
- Lech P., Zółciak A., Hildebrand R. 2020. Occurrence of European mistletoe (*Viscum album* L.) on forest trees in Poland and its dynamics of spread in the period 2008–2018. — Forests. 11(1): 1–83.
<https://doi.org/10.3390/f11010083>
- [Mayevskii] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 653 с.
- [Mayorov et al.] Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2020. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М. 576 с.
- [Perechen'...] Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Приложение к приказу Минприроды России от 23 мая 2023 года № 320. 2023. 27 с.
- [Priroda...] Природа Сестрорецкой низины. 2011. СПб. 264 с.
- Skrypnik L., Maslennikov P., Feduraev P., Pungin A., Belov N. 2020. Ecological and landscape factors affecting the spread of European mistletoe (*Viscum album* L.) in urban areas (a case study of the Kalininograd city, Russia). — Plants. 9(394): 1–13.
<https://doi.org/10.3390/plants9030394>
- [Starodubtseva] Стародубцева Е.А. 2021. Дополнения к флорам Липецкой и Воронежской областей (по материалам из Усманского бора). — Turczaninowia. 24(3): 77–84.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.6>
- Strgulc Krajšek S., Kladnik A., Skočir S., Bačič M. 2023. Seed Germination of Invasive *Phytolacca americana* and potentially invasive *P. acinosa*. — Plants. 12(1052): 1–15.
<https://doi.org/10.3390/plants12051052>
- Tikkanen O.-P., Kilpeläinen J., Mellado A., Hämäläinen A., Hódar J.A., Jaroszewicz B., Luoto M., Repo T., Rigling A., Wang A., Li M.-H., Lehto T. 2021. Freezing tolerance of seeds can explain differences in the distribution of two widespread mistletoe subspecies in Europe. — Forest Ecology and Management. 482: 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118806>
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 781 с.
- Zuber D. 2004. Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. — Flora. 199: 181–203.

ADDITIONS TO THE FLORA OF NORTHWESTERN EUROPEAN RUSSIA

N. T. Saidov^{a, #}, A. V. Leostrin^{a, b, ##}

^aKomarov Botanical Institute of RAS

Professora Popova Str., 2B, St. Petersburg, 197022, Russia

^bSt. Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

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

^{##}e-mail: aleostrin@binran.ru

The article presents new data on vascular flora of the North-West of the European part of Russia. The data are based on our field surveys in 2021–2023, revision of herbarium collections and searching data in open sources. In the Leningrad Region, we recorded four alien species new to the Northwestern European Russia, namely *Linum nervosum* Waldst. et Kit., *Phytolacca acinosa* Roxb., *Dipsacus laciniatus* L., and *Viscum album* L., and one species new to St. Petersburg (*Rhynchospora fusca* (L.) W.T. Aiton), a nationally rare and protected native. The results of the study show, on the one hand, the need for further research in the region, and on the other hand, the ongoing spread of alien plant species across European Russia.

Keywords: flora, vascular plants, rare species, Northwestern European Russia, native plants, alien plants

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Irina Sorokina and Petr Efimov for providing information on the distribution of *Viscum album* in St. Petersburg, and to Galina Konechnaya for her assistance in working with herbarium specimens (*Phytolacca acinosa* and *Dipsacus laciniatus*). The work was conducted within the framework of the state assignment of the Komarov Botanical Institute (No. AAAA-A19-119031290052-1).

REFERENCES

- Antonova L.A. 2018. New alien species and alien species of rare occurrence in the flora of Khabarovsk Krai. — *Turczaninowia*. 21(3): 97–101 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.13>
- Arepyeva L.A. 2023. O rasprostranении *Dipsacus fullonum* L. i *D. laciniatus* L. v Kurskoi oblasti [About the spread of *Dipsacus fullonum* L. and *D. laciniatus* L. in the Kursk region]. In: Flora i rastitel'nost' Central'nogo Chernozemia — 2023: Materialy mezhr regional'noy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 100-letiyu so dnya rozhdeniya
- A.M. Krasnitskogo. Zapovednyi. P. 115–117 (In Russ.).
- Barbu C. 2010. The incidence and distribution of white mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on Silver fir (*Abies alba* Mill.) stands from Eastern Carpathians. — *Ann. For. Res.* 53(1): 27–36.
- Belekhov A.A. 2019. Materials on vascular plant flora in the city of Saint-Petersburg. — *Byul. MOIP. Otd. biol.* 124(6): 55–56 (In Russ.).
- Borisova E.A. 2009. New alien plant species for Ivanovo and Vladimir provinces. — *Byul. MOIP. Otd. biol.* 114(6): 61 (In Russ.).
- Borisova E.A., Kurganov A.A. 2015. New and rare plant species of Ivanovo region. — *Bot. Zhurn.* 100(5): 504–507 (In Russ.).
- Byalt V.V., Firsov G.A., Byalt A.V., Orlova L.V. 2019. The cultural flora of St. Petersburg (Russia) and its analysis. — *Vestnik OGPU*. 2(30): 11–103 (In Russ.).
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.30.2>
- Byalt V.V., Popov V.I. 2019. Flora of the South city solid waste landfill in St. Petersburg, 1999. — *Hortus Bot.* 14: 53–68 (In Russ.).
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2019.6324>
- Efimov P.G., Konechnaya G.Yu. 2018. The Conspectus of the Vascular Flora of Pskov Region. Moscow. 471 p. (In Russ.).
- Euro+Med Plantbase. 2023. <https://europlusmed.org> (Accessed 08.12.2023).
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. 2023.
<https://www.gbif.org> (Accessed 08.12.2023).
- Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Leningradskoy oblasti [Illustrated manual of plants of Leningrad region]. 2006. Moscow. 799 p. (In Russ.).
- iNaturalist. 2023. Available from
<https://www.inaturalist.org> (Accessed 01.12.2023).
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023.
<https://www.ipni.org> (Accessed 11.12.2023).
- Kiseleva L.L., Parahina E.A., Silaeva Z.G. 2018. New species and new locations of rare and protected plants

- of the Orel Region. — *Turczaninowia*. 21(4): 168–174 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.17>
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Obyekty rastitel'nogo mira [Red Data Book of the Leningrad Region: Objects of plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [Red Data Book of the Republic of Karelia]. 2020. Belgorod. 448 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Sankt-Peterburga [Red Data Book of St. Petersburg]. 2018. St. Petersburg. 554 p. (In Russ.).
- Kravchenko A.V. 2007. A Compendium of Karelian flora (vascular plants). Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).
- Lech P., Zółciak A., Hildebrand R. 2020. Occurrence of European mistletoe (*Viscum album* L.) on forest trees in Poland and its dynamics of spread in the period 2008–2018. — *Forests*. 11(1): 1–83.
<https://doi.org/10.3390/f11010083>
- Mayevskii P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii. 11 izd. [Flora of the Central part of European Russia. 11th ed.]. Moscow. 653 p. (In Russ.).
- Mayorov S.R., Alekseev Yu.E., Bochkov V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. 2020. Alien flora of the Moscow region: the composition, origin and the vectors of formation. Moscow. 576 p. (In Russ.).
- Perechen' ob'ektov rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiyskoy Federatsii. Prilozhenie k prikazu Minprirody Rossii ot 23 maya 2023 goda № 320 [List of vascular plants included in the Red Data Book of the Russian Federation. Appendix to the order of the Russian Ministry of Natural Resources dated May 23, 2023]. 2023. 27 p. (In Russ.).
- Priroda Sestroretskoy niziny [Nature of the Sestroretsk lowland]. 2011. St. Petersburg. 264 p. (In Russ.).
- Skrypnik L., Maslennikov P., Feduraev P., Pungin A., Belov N. 2020. Ecological and landscape factors affecting the spread of European mistletoe (*Viscum album* L.) in urban areas (a case study of the Kaliningrad city, Russia). — *Plants*. 9(394): 1–13.
<https://doi.org/10.3390/plants9030394>
- Starodubtseva E.A. 2021. Contribution to the floras of Lipetsk and Voronezh Regions (new vascular plant records from Usmansky pine forest). — *Turczaninowia*. 24(3): 77–84 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.6>
- Strgulc Krajšek S., Kladnik A., Skočir S., Bačič M. 2023. Seed Germination of Invasive *Phytolacca americana* and potentially invasive *P. acinosa*. — *Plants*. 12(1052): 1–15.
<https://doi.org/10.3390/plants12051052>
- Tikkanen O.-P., Kilpeläinen J., Mellado A., Hämäläinen A., Hódar J.A., Jaroszewicz B., Luoto M., Repo T., Rigling A., Wang A., Li M.-H., Lehto T. 2021. Freezing tolerance of seeds can explain differences in the distribution of two widespread mistletoe subspecies in Europe. — *Forest Ecology and Management*. 482: 1–10.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118806>
- Tzvelev N.N. 2000. *Opredelitel' sosudistyykh rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)*. [Manual of vascular plants of North-Western Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. St. Petersburg. 781 p. (In Russ.).
- Zuber D. 2004. Biological flora of Central Europe: *Viscum album* L. — *Flora*. 199: 181–203.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД *SCIRPUS CYPERINUS* (CYPERACEAE) ДЛЯ ФЛОРЫ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. Г. М. Игнатьичев^{1,*}, Ю. А. Семенищенков^{1,**}

¹Брянский государственный университет им. акад. И. Г. Петровского

ул. Бежицкая, 14, Брянск, 241050, Россия

*e-mail: gleb.ignatichyev@yandex.ru

**e-mail: yuricek@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.10.2023 г.

Получена после доработки 11.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

В Смоленской области впервые обнаружен чужеродный североамериканский вид *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Cyperaceae), известный ранее в России только в Костромской области. Приведены местонахождения вида и даны описания растительных сообществ с его участием. Монодоминантные фитоценозы, образованные данным видом, объединены в новую асс. ***Junco effusi–Scirpetum cyperini*** ass. nov. Новое местонахождение вида значительно удалено от его первичного ареала и известных в Восточной Европе местонахождений.

Ключевые слова: *Scirpus cyperinus*, Cyperaceae, ассоциация ***Junco effusi–Scirpetum cyperini***, Смоленская область

DOI: 10.31857/S0006813624020081, **EDN:** RKVLGF

Scirpus cyperinus (L.) Kunth (Cyperaceae) — преимущественно североамериканский вид, распространенный на востоке Канады, в США и Мексике (Kadlec, 1958; Schuyler, 1967; Strong, 1994; Ball et al., 2002; Whitemore, Schuyler, 2002; и др.). Его естественные местообитания — сырые и влажные низины, топи, берега и мелководья прудов, влажные леса, болота, луга и каналы; отмечается на нарушенных землях с обильным увлажнением (Wilcox et al., 1985). В настоящее время данный вид формирует вторичный ареал в Европе, где известен пока из немногочисленных местонахождений в Беларуси, Бельгии, Германии, Нидерландах, Франции (Lenski, 1985; Dzhus, 2014; Mady et al., 2016; Spronk, 2016; *Scirpus* ..., 2023 а, b, c).

Ранее в Центральной России *Scirpus cyperinus* отмечался только в Костромской обл. на заброшенных экспериментальных плантациях клюквы (Makeeva et al., 2010). Из аналогичных местообитаний известен в Беларуси, где найден в Брестской и Гродненской областях на сырых, влажных и заболоченных луговинах в поймах рек, по берегам водоемов и водотоков, чековых

каналах на плантациях интродуцированного вида *Oxycoccus macrocarpus* Pers., куда, по-видимому, был занесен с посадочным материалом клюквы (Dzhus, 2014; *Scirpus* ..., 2017; Chernaya..., 2020).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Геоботанические описания выполнены авторами по единой методике; сообщества описаны на площадках в 100 м². Обилие-покрытие видов определено по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): “г” — очень редки, 1–4 особи; “+” — разрежены и покрывают менее 1% площадки; “1” — особи многочисленны, но покрывают не более 5% площадки; “2” — 6–25%; “3” — 26–50%; “4” — 51–75%; “5” — более 75%. Классы постоянства даны римскими цифрами по пятибалльной шкале: I — вид присутствует менее чем в 20% описаний, II — 21–40%, III — 41–60%, IV — 61–80%, V — более 80% описаний.

Названия высших синтаксонов флористической классификации приведены по сводке L. Mucina с соавторами (Mucina et al., 2016).

Таблица 1. Геоботанические описания растительных сообществ с участием *Scirpus cyperinus*

Table 1. Relevés of plant communities with participation of *Scirpus cyperinus*

Ассоциация / Association		acc. /ass. <i>Junco effusi</i> – <i>Scirpetum cyperinae</i> (a)										acc. /ass. <i>Equiseto fluviatilis</i> – <i>Caricetum rostratae</i> (b)					acc./ass <i>Eriophoretum polystachii</i> (c)					Константность / Constancy		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20			
Номер описания / Relevé number		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20			
Глубина торфяной залежи, см / Depth of peat deposit, cm		60	60	60	50	60	60	60	60	50	40	110	90	110	180	110	70	110	100	110	180			
pH		4.9	4.9	4.9	4.6	4.3	4.6	4.4	4.3	4.6	4.9	4.2	4.9	3.9	4.6	4.0	4.3	3.8	4.1	3.9	3.9			
ЕС, µS		36	56	42	90	77	65	70	86	70	76	76	98	70	66	70	170	116	90	170	180			
Уровень болотных вод, см / Mire water level, cm		0	5	0	0	0	0	0	0	5	0	0	5	5	5	5	15	15	10	15	15			
Количество видов / Number of species		6	6	8	7	6	5	8	4	4	3	8	6	7	14	13	12	8	10	13	7			
species																				a	b		c	
Диагностические виды (д. в.) acc. / Diagnostic species (d. s.) of the ass. <i>Junco effusi</i> – <i>Scirpetum cyperinae</i> (a)																								
<i>Scirpus cyperinus</i>		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	+	+	+	+	+	г	г	г	+	г	+	V	V
<i>Juncus effusus</i>		г	г	г	+	г	г	г	г	г	г	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	IV	.	II
Д. в. acc. / D. s. of the ass. <i>Equiseto fluviatilis</i> – <i>Caricetum rostratae</i> (b)																								
<i>Carex rostrata</i> (Ph–M, Sch–C)		.	.	.	.	г	+	.	.	г	.	3	3	3	3	4	г	.	.	.	.	II	V	II
Д. в. acc. / D. s. of the ass. <i>Eriophoretum polystachii</i> (c)																								
<i>Eriophorum angustifolium</i> (Sch–C)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	2	г	4	4	5	5	2	.	IV	V
<i>Comarum palustre</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	+	.	.	III
Д. в. класса / D. s. of the class <i>Phragmito</i> – <i>Magnocaricetea</i> (Ph–M)																								
<i>Phragmites australis</i>		.	.	+	г	г	.	г	.	1	г	.	г	.	2	г	.	.	.	+	.	III	IV	II
<i>Typha latifolia</i>		.	.	.	.	.	г	г	.	.	г	.	г	.	.	г	.	.	.	.	.	II	III	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>		.	.	.	.	.	.	г	.	.	.	.	г	г	г	.	.	.	.	г	+	I	III	III
<i>Lycopus europaeus</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	+	г	г	.	.	V	.
<i>Calamagrostis canescens</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	III	.
Д. в. класса / D. s. of the class <i>Scheuchzeria palustris</i> – <i>Caricetea nigrae</i> (Sch–C)																								
<i>Sphagnum fallax</i>		.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	г	+	.	.	.	.	г	г	I	V	V
<i>Agrostis canina</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	.	г	.	+	г	.	г	.	г	.	I	IV	III
Д. в. класса / D. s. class <i>Oxycocco</i> – <i>Sphagneteta</i>																								
<i>Eriophorum vaginatum</i>		1	1	.	.	.	.	г	.	.	.	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	II	.	III
<i>Drosera rotundifolia</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	.	.	II	II	.
<i>Sphagnum balticum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	г	.	г	.	.	.	.	I	.
Прочие виды / Other species																								
<i>Betula pubescens</i>		.	+	+	г	.	.	.	.	.	+	.	.	г	.	.	.	+	.	.	+	III	II	III
<i>Salix cinerea</i>		.	+	+	+	+	.	г	.	.	.	г	г	г	1	г	.	.	+	+	г	III	V	IV

растений. Камыш тяготеет к обильно обводненным участкам. Растения в стадии плодоношения. В сообществах наиболее константны, но не обильны *Juncus effusus*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Встречаются одиночные деревья *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. и кустарники *Salix cinerea* L. и *S. pentandra* L. высотой 0.7–1.6 м.

На отдельных участках в краевой части болота, подвергавшейся пожарам (отмечены обгорелые в текущем году дерновины), камышу сопутствует *Eriophorum vaginatum* L. В редком моховом покрове — *Polytrichum commune* Hedw. и *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske (табл. 1, описания 1–4).

Видовое богатство сообществ низкое — 3–8 видов.

Местообитания характеризуются неглубокой остаточной торфяной залежью в 40–60 см, pH нефильтрованных болотных вод — 4.3–4.9, ЕС — 36–90 μS . Сообщества выявлены на площади более 5 га.

Данную ассоциацию правомерно относить к единицам флористической классификации, объединяющим низинные осоковые болота бореальной и неморальной зон Евразии — союзу **Magnocaricion elatae** Koch 1926 порядка прибрежно-водной растительности **Magnocaricetalia** Pignatti 1953 класса **Phragmito-Magnocaricetea** Klika in Klika et Novák 1941. Его диагностические виды (*Carex rostrata* Stokes, *Lysimachia vulgaris* L., *Phragmites australis*, *Typha latifolia* L.) отмечены в сообществах, но не имеют высокой константности.

2) Сообщества с доминированием *Carex rostrata* на блюдцевидных обводненных пониженных участках выработанных торфяников (табл. 1, описания 11–15).

Доминантом и диагностическим видом ассоциации является *Carex rostrata*, иногда с участием *Phragmites australis* или *Eriophorum angustifolium* Honck. *S. cyperinus* имеет низкое обилие. Как правило, имеется несомкнутый покров *Sphagnum fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr.

Видовое богатство низкое — 7–14 видов.

Сообщества формируются на более глубокой торфяной залежи в 90–180 см, pH

нефильтрованных болотных вод — 3.9–4.9, ЕС — 66–98 μS , уровень болотных вод — 0–5 см.

Данные сообщества отнесены к асс. **Equiseto fluviatilis-Caricetum rostratae** Zumpfe 1929 nom. corr., которая представляет прибрежно-водные сообщества вздутоосоковых болот Северной Евразии в составе союза **Magnocaricion elatae**.

3) Сообщества с доминированием *Eriophorum angustifolium* на повышенных евтрофных участках выработанных торфяников (табл. 1, описания 16–20).

Доминантом сообществ является *E. angustifolium*, в конце лета и осенью создающий красный аспект. *S. cyperinus* расселяется в этих сообществах и имеет низкое обилие. Отмечаются характерные для низинных болот виды *Agrostis canina* L., *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth, *Galium uliginosum* L., *Lycopus europaeus* L. Примечательна инвазия североамериканского заносного вида *Bidens frondosa* L., который на отдельных участках локально доминирует на площадях 0.3–0.7 м² и массово расселяется вдоль каналов и на разделяющих их незадерненных участках. Сфагновый покров не сформирован, есть отдельные куртинки *Sphagnum fallax*.

Видовое богатство низкое — 7–13 видов.

Сообщества образуются на торфяной залежи в 70–180 см, pH нефильтрованных болотных вод — 3.8–4.3, ЕС — 90–180 μS , уровень болотных вод — 10–15 см.

Данные сообщества предварительно отнесены к широко понимаемой асс. **Eriophoretum polystachii** Nordhagen 1928, диагностическими видами которой являются *Eriophorum angustifolium* и *Comarum palustre* L. Эта ассоциация установлена в рамках союза некарбонатных, бедных видами пушицево-осоково-гипновых (*Drepanocladus* spp.) болот в бореальных и арктических регионах и высокогорьях Северной Евразии **Drepanocladion exannulati** Krajina 1933 в составе порядка осоково-травяно-моховой растительности торфяных, торфянистых и минеральных переувлажненных почв в бореальных и северных регионах Северного полушария и в горах Центральной Европы и Сибири **Caricetalia nigrae** Koch 1926 класса **Scheuchzerio palustris-Caricetea nigrae** Tx. 1937. Однако описанные нами сообщества сочетают

черты данного класса и прибрежно-водной растительности класса **Phragmito–Magnocaricetea** и содержат его диагностические виды: *Calamagrostis canescens*, *Carex rostrata*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia thyrsiflora* L., *L. vulgaris*, *Phragmites australis*, *Typha latifolia*; одновременно с этим доминат *Eriophorum angustifolium* является диагностическим видом класса **Scheuchzerio palustris–Caricetea nigrae**.

Помимо описанных выше типов сообществ, *S. cyperinus* формирует узкие полосы-бордюры вдоль каналов, расселяется на участках, разделяющих торфяные чеки и дорогах по ним на “торфяных пустынях”. Наличие живых обгоревших дерновин свидетельствует о способности растений переносить пожары с последующим восстановлением.

ОБСУЖДЕНИЕ

Источник заноса *Scirpus cyperinus* не известен, однако можно предположить, что это произошло в прошлые десятилетия, так как вид уже расселился на большой площади, а многочисленные растения сформировали крупные дерновины; активно идет семенное размножение вида. Вероятен занос со специальной техникой, так как на обследованном болотном массиве в 1968 г. было образовано Редчинское торфопредприятие, а в 1972 г. было завершено строительство торфобрикетного завода и узкоколейной железной дороги к Редчинскому торфомассиву, где и осуществлялась добыча торфа вплоть до 2003 г. (Kashin, 2005). Известно, что образцы техники для железной дороги были переданы из торфопредприятий “Гранки” и “Чистик” (Смоленская обл., Руднянский р-н) (ESU2A-80, 2023), а также торфопредприятия “Усяж” (Республика Беларусь, Минская обл., Смолевичский р-н), однако о распространении вида на торфяниках Беларуси в данное время ничего не известно. Растения на торфомассиве не культивировались, что исключает возможность заноса *S. cyperinus* с их семенами. Любопытным является также тот факт, что в д. Пересна проживают переселенцы из западных областей Беларуси, привозившие сюда семенной материал картофеля (устные сообщения И.Н. Скопцовой, Т.Н. Ивановой).

Как отмечают D.A. Wilcox с соавторами (Wilcox et al., 1985), возможности широкой инвазии *S. cyperinus* на нарушенных территориях с обильным увлажнением связаны с интенсивным размножением семенами, которые распространяются ветром и водой и могут цепляться за неровную поверхность; образованием плотной дерновины, делающей успешным сохранение растений в ходе вторичной сукцессии, а также широкой экологической амплитудой вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования в Смоленской обл. выявлены 3 типа сообществ, в которых был отмечен *Scirpus cyperinus*. Полученные данные уточняют и расширяют представления о распространении данного вида на территории России. Можно прогнозировать более широкое расселение *S. cyperinus* в ближайшие годы, так как местообитания описанного типа широко представлены на окружающих исследованный торфомассив территориях, а данные водно-болотные угодья в настоящее время не используются и не нарушаются человеком.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за информационную помощь при подготовке рукописи заведующей Переснянской сельской библиотекой-филиалом № 16 Починковской ЦБС И.Н. Скопцовой (д. Пересна, Смоленская область), заведующей Музеем-усадьбой А.Т. Твардовского в д. Загорье Т.Н. Ивановой (д. Сельцо, Смоленская область).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ball P.W., Reznicek A.A., Murray D.F. 2002. *Scirpus cyperinus* (Linnaeus) Kunth. — Enum. 2: 170.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New York. 865 S. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
- [Chernaya...] Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. 2020. Минск. 407 с.
- [Dzhus] Джус М.А. 2014. Сорные виды американского происхождения на клюквенных плантациях Беларуси. — Бот. журн. 99(5): 540–554.
- [ESU2A-80] ЭСУ2А-80. 2023. <https://railgallery.ru/railcar/104512/?lang=en>. Дата обращения: 16.07.2023.

- Kadlec J.A. 1958. An analysis of a woolgrass (*Scirpus cyperinus*) community in Wisconsin. — Ecology. 39(2): 327–332.
- [Kashin] Кашин П. 2005. Вспомним, Серега, дороги Смоленщины!
https://pereyezd.ru/readarticle.php?article_id=12.
Дата обращения: 16.07.2023.
- Lenski H. 1985. Ein Fund von *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth in West-Niedersachsen. — Göttinger Florist. Rundbr. 19: 43.
- Mady M., Brunerye L., Verloove F. 2016. Un *Scirpus* nord-américain nouveau pour la flore française *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Cyperaceae). — J. Bot. Soc. Bot. France. 76: 71–77.
- [Makeeva et al.] Макеева Г.Ю., Бобров А.А., Голубева М.А. 2010. Находка *Scirpus cyperinus* (Cyperaceae) в Костромской области. — Бот. журн. 95(1): 96–100.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J. P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — Applied Vegetation Science. 19 (Suppl. 1): 3–264.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
- Schuyler E. 1967. A taxonomic revision of North American leafy species of *Scirpus*. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 119: 295–323.
- Scirpus cyperinus* Kunth. 2017. Флора Беларуси. Сосудистые растения. Т. 3. Минск. С. 538–539.
- Scirpus cyperinus* (L.) Kunth. 2023a. GBIF.
<https://www.gbif.org/species/2720171>. Accessed: 20.08.2023.
- Scirpus cyperinus* (L.) Kunth. 2023b. Manual of the Alien Plants of Belgium.
<https://alienplantsbelgium.myspecies.info/content/scirpus-cyperinus>. Accessed: 20.08.2023.
- Scirpus cyperinus* (L.) Kunth. 2023c. Pl@ntNet.
[https://identify.plantnet.org/ru/k-world-flora/species/Scirpus%20cyperinus%20\(L.\)%20Kunth/data](https://identify.plantnet.org/ru/k-world-flora/species/Scirpus%20cyperinus%20(L.)%20Kunth/data). Accessed: 20.08.2023.
- Spronk J. 2016. *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Cyperaceae): een nieuwe Bies voor Nederland. — Gorteria. 38: 56–59.
- Strong M.T. 1994. Taxonomy of *Scirpus*, *Trichophorum*, and *Schoenoplectus* (Cyperaceae) in Virginia. — Bartonia. 58: 29–68.
- Whittemore A.T., Schuyler A.E. 2002. *Scirpus* Linnaeus. — Flora of North America north of Mexico. New York; Oxford. 23: 8–21.
- Wilcox D.A., Pavlovic N.B., Mueggler M.L. 1985. Selected ecological characteristics of *Scirpus cyperinus* and its role as an invader of disturbed wetlands. — Wetlands. 5(1): 87–97.
<https://doi.org/10.1007/BF03160789>

A NEW ALIEN SPECIES *SCIRPUS CYPERINUS* (CYPERACEAE) TO THE FLORA OF THE SMOLENSK REGION

G. M. Ignatichiev^{a, #}, Yu. A. Semenishchenkov^{a, ##}

^aBryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky

Bezhitskaya Str., 14, Bryansk, 241050, Russia

[#]e-mail: gleb.ignatichiev@yandex.ru

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

An alien North American species, *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Cyperaceae), earlier known in Russia only in the Kostroma Region, was found in the Smolensk Region. Characteristics of the locality of the species are given and plant communities with its participation are described. The monodominant phytocoenoses formed by this species are combined into the new ass. ***Junco effusi–Scirpetum cyperini*** ass. nov. The new locality of abundant occurrence of the species is removed from its primary range and known locations in Eastern Europe.

Keywords: *Scirpus cyperinus*, Cyperaceae, association ***Junco effusi–Scirpetum cyperini***, Smolensk Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank for the informational assistance in the preparation of the manuscript to the Head of the Peresnyanskaya rural library-branch N16 of the Pochinkovskaya Central Library I.N. Skoptsova (Peresna, Smolensk Region), and to the Head of the A.T. Tvardovsky Estate Museum in Zagorye T.N. Ivanova (Seltso, Smolensk Region).

REFERENCES

- Ball P.W., Reznicek A.A., Murray D.F. 2002. *Scirpus cyperinus* (Linnaeus) Kunth. — Enum. 2: 170.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New York. 865 S. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
- Chernaya kniga flory Belarusi: chuzherodnye vredonosnye rasteniya [Black Data Book of the flora of Belarus: alien harmful plants]. 2020. Minsk. 407 p. (In Russ.).
- Dzhus M.A. 2014. Alien species of American origin on cranberry plantation in Belarus. — Bot. Zhurn. 99(5): 540–554 (In Russ.).
- ESU2A-80. 2023. <https://railgallery.ru/railcar/104512/?lang=en>. Accessed: 16.07.2023.
- Kadlec J.A. 1958. An analysis of a woolgrass (*Scirpus cyperinus*) community in Wisconsin. — Ecology. 39(2): 327–332.
- Kashin P. 2005. Vspomnim, Serega, dorogi Smolenshchiny! [Let us remember, Seryoga, the roads of the Smolensk region!] (In Russ.). https://pereyezd.ru/readarticle.php?article_id=12. Accessed: 16.07.2023.
- Lenski H. 1985. Ein Fund von *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth in West-Niedersachsen. — Göttinger Florist. Rundbr. 19: 43.
- Mady M., Brunerye L., Verloove F. 2016. Un *Scirpus* nord-américain nouveau pour la flore française *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Cyperaceae). — J. Bot. Soc. Bot. France. 76: 71–77.
- Makeeva G.Yu., Bobrov A.A., Golubeva M.A. 2010. Record of *Scirpus cyperinus* (Cyperaceae) in Kostroma region. — Bot. Zhurn. 95(1): 96–100 (In Russ.).
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos-Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. — Applied Vegetation Science. 19 (Suppl. 1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
- Schuyler E. 1967. A taxonomic revision of North American leafy species of *Scirpus*. — Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 119: 295–323.
- Scirpus cyperinus* (L.) Kunth. 2003a. GBIF. <https://www.gbif.org/species/2720171>. Accessed: 20.08.2023.
- Scirpus cyperinus* (L.) Kunth. 2003b. Manual of the Alien Plants of Belgium. <https://alienplantsbelgium.myspecies.info/content/scirpus-cyperinus>. Accessed: 20.08.2023.
- Scirpus cyperinus* Kunth. 2017. Flora Belarusi. Sosudistye rasteniya [Flora of Belarus. Vascular plants]. Vol. 3. Minsk. P. 538–539 (In Russ.).
- Scirpus cyperinus* (L.) Kunth. 2003c. Pl@ntNet. [https://identify.plantnet.org/ru/k-world-flora/species/Scirpus%20cyperinus%20\(L.\)%20Kunth/data](https://identify.plantnet.org/ru/k-world-flora/species/Scirpus%20cyperinus%20(L.)%20Kunth/data). Accessed: 20.08.2023.
- Spronk J. 2016. *Scirpus cyperinus* (L.) Kunth (Cyperaceae): een nieuwe Bies voor Nederland. — Gorteria. 38: 56–59.
- Strong M.T. 1994. Taxonomy of *Scirpus*, *Trichophorum*, and *Schoenoplectus* (Cyperaceae) in Virginia. — Bartonia. 58: 29–68.
- Whittemore A.T., Schuyler A.E. 2002. *Scirpus* Linnaeus. — Flora of North America north of Mexico. New York; Oxford. 23: 8–21.
- Wilcox D.A., Pavlovic N.B., Mueggler M.L. 1985. Selected ecological characteristics of *Scirpus cyperinus* and its role as an invader of disturbed wetlands. — Wetlands. 5(1): 87–97. <https://doi.org/10.1007/BF03160789>

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

***PSEPHELLUS PAUCILOBUS* (ASTERACEAE) – НОВЫЙ ВИД
ДЛЯ ФЛОРЫ АЗЕРБАЙДЖАНА**

© 2024 г. С. Дж. Ибадуллаева^{1,*}, Э. Ф. Юсифов¹, В. Н. Каримов¹

¹Институт Ботаники Министерства Науки и Образования Азербайджанской Республики
Бадамдарское шоссе, 40, Баку, Az1004, Азербайджан

*email: ibadullayeva.sayyara@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2023 г.

Получена после доработки 17.12.2023 г.

Принята к публикации 21.12.2023 г.

В статье приводятся сведения о нахождении нового для флоры Азербайджана вида *Psephellus paucilobus* (Asteraceae). Это растение обнаружено в восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской Республики), на территории Губинского района, в окрестностях селения Гырыздахне, в травянистых группировках субальпийского пояса. Приводится краткое описание фитоценозов с участием этого вида. Обсуждаются вопросы о распространении представителей рода *Psephellus* на Кавказе. Подтверждается, что *P. paucilobus* является эндемиком Кавказа.

Ключевые слова: флористическая находка, *Psephellus paucilobus*, псефеллус немноголопастной, эндемик, Губинский район, Азербайджан

DOI: 10.31857/S0006813624020091, **EDN:** RKRHQE

В 2021–2022 гг. в ходе экспедиционных работ в северо-восточной части Азербайджана (Большой Кавказ) с целью изучения динамики растительности альпийских и субальпийских лугов, авторами данной публикации в окрестностях с. Гырыздахне Губинского района был обнаружен вид *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss. из семейства Asteraceae, оказавшийся новой находкой для флоры Азербайджана.

Представители рода *Psephellus* Cass. встречаются на значительной части территории Кавказа, практически по всей Турции, нагорьях Ирана и Туркмении; часть видов выходит за пределы области основного ареала и имеет достаточно широкое распространение в Евразии (Aliyeva, 1983; Wagenitz, Hellwig, 2000; Mikheev, 1996, 2008). Предполагается, что первичным очагом происхождения рода является Кавказ, откуда его представители проникли в Закавказье, где формировался вторичный очаг видообразования (Galushko, Aliyeva, 1983; Aliyeva, 1979; Murtazaliyev, 2016).

Характерными особенностями морфологии, свойственной представителям рода *Psephellus*,

являются лировидные, перисто-рассеченные, реже неразделенные, на верхней стороне паутинисто опушенные, снизу густо войлочные листья; обертка соцветий чашевидная 14–21 мм дл., 12–20 мм шир.; листочки-обертки собраны в несколько рядов, почти голые; придатки перепончатые, от треугольных до яйцевидных, реснитчатые, без выраженного концевой острия или шипика, не нисходящие; краевые цветки в соцветии воронковидные, фиолетовые, пурпурные или розовые.

Виды рода *Psephellus* на Кавказе, как правило, являются локальными эндемиками. Р.А. Муртазалиев (Murtazaliyev, 2016) указывает 6 эндемичных видов для флоры Дагестана. Среди них и *P. paucilobus*, однако, как выяснилось, этот вид распространен по Кавказу шире. Анализ литературных источников о видах рода *Psephellus* в Азербайджане показал, что в республике род представлен 6 видами: *P. hymenolepis* (Trautv.) Boiss., *P. dealbatus* K. Koch, *P. transcaucasicus* Sosn., *P. daghestanicus* Sosn., *P. zuvandicus* Sosn., *P. karabaghensis* Sosn. (Sofiyeva, 1961). Позже, в результате таксономической ревизии,



Рис. 1. Гербарный образец *Psephellus paucilobus*.

Fig. 1. Herbarium specimen of *Psephellus paucilobus*.

добавлен еще один вид *P. bellus* (Trautv.) Wagenitz (Askerov, 2011). В итоге в местной флоре род *Psephellus* представлен 7 видами, из которых 3 (*P. bellus*, *P. hymenolepis*, *P. daghestanicus*) произрастают в северо-восточной части республики, на Большом Кавказе, 2 вида (*P. transcausicus*, *P. karabaghensis*) в западной части, на Малом Кавказе, 1 вид (*P. dealbatus*) встречается в обеих вышеназванных частях Азербайджана и 1 вид

(*P. zuvandicus*) в Талыше. Из перечисленных видов, произрастающих в Азербайджане, 3 вида (*P. dealbatus*, *P. transcausicus*, *P. daghestanicus*) являются эндемиками Кавказа, 2 вида (*P. zuvandicus*, *P. karabaghensis*) — локальными эндемиками Азербайджана (Sofiyeva, 1961).

Относительно произрастания *P. paucilobus* в Азербайджане никаких сведений до настоящего времени не имелось (Sofiyeva, 1961; Askerov, 2011).

Psephellus paucilobus — многолетнее травянистое растение высотой 6–20 см. Стебель опушенный. Прикорневые и нижние листья длинночерешковые, цельные, яйцевидные или лировидные, верхушечный сегмент с закругленной верхушкой и маленьким тупым остроконечием; боковые доли листа в числе одной пары, маленькие, яйцевидно-округлые. Верхние листья сидячие. Корзинки крупные, расположены одиночно на стебле, с пурпурными или розовыми цветками, листочки обертки волосистые. Придатки листочков обертки черноватые. Цветет в июле–августе. В основном произрастает на альпийских и субальпийских лугах (рис. 1).

P. paucilobus близок к *P. salviifolius* Boiss. и почти не обособлен от него географически (Mikheev, 2008). Наша находка *P. paucilobus* в Азербайджане, а также распространение этого вида в Дагестане (Galushko, 1980; Murtazaliev, 2016), и в Крачаево-Черкесской Республике (Rybalkina, 2009) дают основание считать этот вид эндемиком Кавказа.

P. paucilobus обнаружен в окр. с. Гырыздахне (N 41°13'59.0" E 48°18'22.8"; гербарный образец 18880, Botanika Institutunun Herbarium fondu, Bakı, Azərbaycan) в разнотравно-бобовых группировках (*Herbae diversae* + *Trifolium pratense* + *T. ambiguum* + *Phleum pratense*; *Lathyrus miniatus* + *Trifolium pratense*; *Pentanema asperum* + *Trifolium pratense* + *Cichorium intybus*) мезофильных лугов субальпийского пояса, а также на травянистых щебнистых, каменистых склонах. В составе фитоценозов с участием с *P. paucilobus* встречаются следующие виды: *Medicago rigidula* (L.) All., *Trifolium fontanum* Bobrov, *T. canescens* Willd., *Lathyrus pratensis* L., *Ceterach officinarum* Willd., *Aconitum nasutum* Rchb., *Arenaria serpyllifolia* L., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke и др. Общее проективное покрытие на модельных площадках (5 × 5 м) составляло от 70 до 80%; вертикальная структура фитоценозов 3-х или 4-х ярусная. Естественное возобновление *P. paucilobus* в местах нахождения указывает на удовлетворительное

состояние популяции этого вида. В рамках продолжающихся исследований субальпийских и альпийских лугов будет проводиться изучение динамики ценопопуляции вида в Азербайджане.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aliyeva] Алиева А.А. 1979. Новая секция рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.). — В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы его истории. Ставрополь. Т. 3. С. 63–69.
- [Aliyeva] Алиева А.А. 1983. Систематический обзор восточнокавказских видов рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.). — В кн.: Флора Северного Кавказа и вопросы его истории. Ставрополь. Т. 4. С. 17–55.
- [Askеров] Аскеров А.М. 2011. Конспект флоры Азербайджана (Дополнения и изменения, 1961–2009). Баку. С. 42. (на Азерб. яз.).
- [Galushko] Галушко А.И. 1980. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов. Т. 3. С. 327.
- [Galushko, Aliyeva] Галушко А.И., Алиева А.А. 1983. Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Т. 4. С. 56–63.
<https://wfoplantlist.org/plant-list/taxon/wfo>
- [Mikheev] Михеев А.Д. 1996. Обзор видов рода *Psephellus* (Asteraceae) флоры Северного Кавказа и Закавказья. — Бот. журн. 81(7): 110–118.
- [Mikheev] Михеев А.Д. 2008. *Psephellus* Cass. — В кн.: Конспект флоры Кавказа. Т. 3(1). СПб., М. С. 287–296.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2016. Эндемики флоры Дагестана и их распространение по флористическим регионам. — Ботанический вестник Северного Кавказа. 2: 33–42.
- [Rybalkina] Рыбалкина Т.С. 2009. О находке *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss. на территории передовых меловых хребтов центральной части Северного Кавказа. — Материалы Международной научно-практической конференции “Современные науки — 2009”. Прага. С. 34–35.
- [Sofiyeva] Софиева Р.М. 1961. Род *Psephellus*. — В кн.: Флора Азербайджана. Баку. Т. VIII. С. 443–448.
- Wagenitz G., Heliwig F.H. 2000. *Psephellus* Cass. (Compositae) revisited with a broadened concept. — Willdenowia. 30: 29–44.
<https://doi.org/10.3372/wi.30102>

***PSEPHELLUS PAUCILOBUS* (ASTERACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF AZERBAIJAN**

S. J. Ibadullaeva^{a, #}, E. F. Yusifov^a, V. N. Karimov^a

^a*Institute of Botany of the Ministry of Science and Education of the Republic of Azerbaijan
Badamdar Highway, 40, Baku, Az1004, Azerbaijan*

[#]*email: ibadullayeva.sayyara@mail.ru*

Psephellus paucilobus (Asteraceae), a new species to the flora of Azerbaijan, was discovered in the eastern part of the Greater Caucasus (within the Republic of Azerbaijan), in the Guba district, in the vicinity of Girizdahna village, in herbaceous communities of the subalpine belt. A brief description of the phytocoenoses with the discovered species is provided. The issues of the distribution of the genus *Psephellus* representatives in the Caucasus are briefly touched upon. The article confirms that *P. paucilobus* is an endemic species of the Caucasus.

Keywords: floristic finding, *Psephellus paucilobus*, few-lobed psephellus, endemic, Guba district, Azerbaijan

REFERENCES

- Aliyeva A.A. 1979. Novaya sektsiya roda *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.) [New section of the genus *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.)]. – In: Flora of the North Caucasus and questions of its history. Stavropol. Vol. 3. P. 63–69 (In Russ.).
- Aliyeva A.A. 1983. Sistematischeskiy obzor vostochno-kavkazskikh vidov roda *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.) [A systematic review of the East Caucasian species of the genus *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.)]. – In: Flora of the North Caucasus and questions of its history. Stavropol. Vol. 4. P. 17–55 (In Russ.).
- Askerov A.M. 2011. Konspekt flory Azerbaidzhana (Dopolneniya i izmeneniya – 1961–2009) [Summary of the flora of Azerbaijan (Additions and changes – 1961–2009)]. Baku. P. 42 (In Azerb.).
- Galushko A.I. 1980. Flora Severnogo Kavkaza. Opre-delitel. [Flora of the North Caucasus. Determinant.]. Rostov. Vol. 3. P. 327 (In Russ.).
- Galushko A.I., Aliyeva A.A. 1983. Flora Severnogo Kavkaza i voprosy yeyo istorii. [Flora of the North Caucasus and questions of its history]. Vol. 4. P. 56–63 (In Russ.). <https://wfoplantlist.org/plant-list/taxon/wfo>
- Mikheev A.D. 1996. Review of species of the genus of flora of the North Caucasus and Transcaucasia. – Bot. Zhurn. 81(7): 110–118 (In Russ.).
- Mikheev A.D. 2008. *Psephellus* Cass. – In: Summary of the flora of the Caucasus. St. Petersburg. 3(1): 287–296 (In Russ.).
- Murtazaliev R.A. 2016. Endemics of the flora of Dagestan and their distribution across floristic regions. – Botanical Bulletin of the North Caucasus. 2: 33–42 (In Russ.).
- Rybalkina T.S. 2009. About the discovery of *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss. on the territory of the advanced chalk ridges of the central part of the North Caucasus. – Materials of the V International Scientific and Practical Conference “Modern Means of Science-2009”. Prague. P. 34–35.
- Sofiyeva R.M. 1961. Rod *Psephellus* Cass. [Genus *Psephellus* Cass.]. – In: Flora Azerbaidjana. Baku. Vol. VIII. P. 443–448 (In Russ.).
- Wagenitz G., Heliwig F.H. 2000 *Psephellus* Cass. (Compositae) revisited with a broadened concept. – Willdenowia. 30: 29–44. <https://doi.org/10.3372/wi.30102>

ХРОНИКА

**ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ “РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ”
(УЛАН-УДЭ, 26–27 октября 2023 г.)**

© 2024 г. Б-Ц. Б. Намзалов^{1,*}, С. А. Холбоева^{1,**}, Ч. Дугаржав^{2,***},
И. Н. Сафронова^{3,****}, Т. Г. Басхаева^{1,*****}

¹Бурятский государственный университет имени Доржи Банзарова
ул. Смолина, 24а, Улан-Удэ, 670000, Россия

²Ботанический сад – Научный институт АН Монголии
проспект Мира, 54а, Улан-Батор, 13330, Монголия

³Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: namzalov@rambler.ru

**e-mail: kholboeva@mail.ru

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

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

*****e-mail: baskhaevatg@bsu.ru

Поступила в редакцию 27.11.2023 г.

После доработки 30.11.2023 г.

Принята к публикации 05.12.2023 г.

Представлена информация о Всероссийской научной конференции с международным участием “Растительность Байкальского региона и сопредельных территорий”. Конференция проведена 26–27 октября 2023 г. в г. Улан-Удэ, в Бурятском государственном университете имени Доржи Банзарова.

Ключевые слова: научная конференция, исследования, флора, растительность, растительные ресурсы

DOI: 10.31857/S0006813624020106, **EDN:** RKNJBE

26–27 октября 2023 г. в Бурятском государственном университете имени Доржи Банзарова в Институте естественных наук на кафедре ботаники в девятый раз прошла Всероссийская научная конференция с международным участием “Растительность Байкальского региона и сопредельных территорий” (Rastitel’nost’..., 2023).

Конференция была посвящена 100-летию Республики Бурятия в преддверии 300-летия Российской академии наук в 2024 г. Организаторами научного мероприятия выступили: Бурятский государственный университет имени Доржи Банзарова, Бурятский научно-исследовательский институт сельского хозяйства — филиал

Сибирского федерального научного центра агробιοтехнологий Российской академии наук. Председатель организационного комитета — доктор биологических наук, профессор, руководитель научной школы Бурятского государственного университета Намзалов Бимба-Цырен Батомункевич (рис. 1).

Конференция охватила широкий круг вопросов в области ботаники. Программа конференции включала пленарные заседания и заседания на трех секциях: “Флора и систематика отдельных таксонов. Морфология, биология и экология растений”, “Фитоценология, ботаническая география”, “Охрана растений, растительные ресурсы”.



Рис. 1. Председатель оргкомитета Б.-Ц.Б. Намзалов и члены программного комитета – И.Н. Сафронова (Санкт-Петербург), А.В. Пименов (Красноярск), Ч. Дугаржав (Улан-Батор, Монголия) на встрече с ректором Бурятского государственного университета имени Доржи Банзарова А.В. Дамдиновым.

Fig. 1. Chairman of the Organizing Committee B.-Ts.B. Namzalov and members of the Program Committee I.N. Safronova (St. Petersburg), A.V. Pimenov (Krasnoyarsk), Ch. Dugarzhav (Ulaanbaatar, Mongolia) at a meeting with the Rector of the Dorji Banzarov Buryat State University A.V. Damdinov.

В докладах рассматривались эколого-биологические особенности ряда сложных в таксономическом отношении групп высших сосудистых растений, вопросы динамики растительного покрова, биологические основы интродукции растений и растениеводства. Большой блок был посвящен вопросам охраны и рационального использования растительных ресурсов в регионе и в целом Сибири, в частности по фитохимическим исследованиям растений.

На конференцию представили проблемные теоретические доклады ведущие ученые в области ботаники России, Монголии и Казахстана, в их числе Ч. Дугаржав, академик РАН и АН Монголии, научный руководитель СРМ-КБЭ РАН и АНМ (Улан-Батор), А.А. Чибилев, академик РАН, научный руководитель Института степи УрО РАН (Оренбург), Л.-З.В. Будажапов, чл.-корр. РАН, директор Бурятского НИИ сельского хозяйства – филиала СФНЦА РАН (Улан-Удэ), И.Н. Сафронова, д.б.н., в.н.с. Ботанического института РАН (Санкт-Петербург), И. Тувшинтогтох, доктор биологии, директор

Ботанического сада – Научного института АН Монголии (Улан-Батор), А.В. Пименов, зам. директора Института леса СО РАН (Красноярск), Л.А. Димеева, д.б.н., зав. лаб. геоботаники Института ботаники и фитоинтродукции Республики Казахстан (Алматы), Г.Н. Огуреева, д.г.н., проф. каф. биогеографии МГУ (Москва), Т.П. Анцупова, д.б.н., проф. каф. неорганической и аналитической химии ВСГУТУ (Улан-Удэ), Е.Г. Николин, д.б.н., Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН (Якутск), М.В. Олонова, д.б.н., проф. каф. экологии природных и антропогенных систем Томского государственного университета, Е.М. Антипова, д.б.н., проф., зав. каф. биологии, экологии и химии КГПУ (Красноярск), О.А. Попова, д.б.н., проф. каф. биологии, химии и методики их обучения ЗабГУ (Чита) и др.

Большой интерес вызвали пленарные доклады Б.-Ц.Б. Намзалова, Л.-З.В. Будажапова “Российская академия наук: вклад в изучение растительного мира Сибири (навстречу 300-летию РАН)”, Ч. Дугаржава “Краткий обзор ботанических исследований совместной



Рис. 2. Профессор Б.-Ц.Б. Намзалов и академик РАН и АН Монголии Ч. Дугаржав при обсуждении резолюции.

Fig. 2. Professor B.B. Namzalov, and Academician of the Russian Academy of Sciences and the Academy of Sciences of Mongolia Ch. Dugarzhav during the discussion of the resolution.

российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АН Монголии”, А.А. Чибилева “Картины природы степной Евразии: итоги экспедиций Института степи УрО РАН (2013–2023 гг.)”, И.Н. Сафроновой, Т.Ю. Каримовой “Карагановые степи Монголии”.

С ведущими докладами на секциях выступили Л.А. Димеева (“Создание региональной зеленой книги в Казахстане”), М.В. Олонова (“Проблемы исследования ксероморфных мятликов (*Poa* L., *Poaceae*) секции *Stenopoa Dumort.*”), Т.П. Анцупова “Растения Бурятии, перспективные для производства биологически активных добавок”, Тувшинтогтох Индрээ (“Степная растительность Восточной Монголии и пастбищная дигрессия”).

Всего на конференции было представлено 65 устных и 10 стендовых докладов, авторами которых являются 127 человек (в том числе 19 докторов наук) из 30 научных, образовательных и природоохранных организаций России — от Санкт-Петербурга до Якутска (Москва, Элиста, Оренбург, Екатеринбург, Новосибирск, Томск, Кемерово, Абакан, Красноярск, Кызыл, Иркутск, Улан-Удэ, Чита), а также зарубежных

стран — Казахстана (Алматы) и Монголии (Улан-Батор).

Конференция, как и предшествующие восемь ботанических форумов начиная с 1997 г., проводилась с целью привлечения ботанической общественности к решению фундаментальных и прикладных проблем современной ботаники, познания разнообразия, структуры и функционирования растительного мира Байкальского региона и сопредельных территорий, апробации результатов исследований как в области теоретических обобщений, так и данных поисковых изысканий ценных ресурсных растений в природной флоре для развития новых направлений биофармтехнологий.

Девятая конференция, посвященная проблемам растительного мира Байкальского региона и сопредельных территорий, прошла успешно благодаря четкой работе оргкомитета — и подготовительной, и во время конференции. В резолюции конференции намечена интересная работа на будущее (рис. 2). Предполагается организовать научно-исследовательский полигон “Селенгинская Даурия” с целью флористико-геоботанического и экологического мониторинга влияния Пацифики на формирование



Рис. 3. На экскурсии в Иволгинской долине.

Fig. 3. On an excursion to the Ivolginskaya Valley.

растительности бассейна р. Селенги (монголо-российский трансграничный полигон). Участники конференции считают, что надо приступить к разработке сети трансграничных чикой-селенгинско-джидинских резерватов уникальных экосистем на основе интеграции усилий Монголо-российской комплексной биологической экспедиции РАН и АН Монголии, Бурятского государственного университета и институтов СО РАН (ИОЭБ, БИП, БурНИИсх — филиал СФНЦА) и начать подготовительные работы по созданию трансграничного монголо-российского степного заповедника. Несомненно, надо продолжать исследования по инвентаризации полезных растений природной флоры, при этом обращая особое внимание на популяции редких и нуждающихся в охране ресурсных растений с целью дальнейшей их интродукции. Принято предложение дополнять очерки региональных Красных книг геоботанической характеристикой. Очень важно дальнейшее расширение сотрудничества между биологическими и географическими кафедрами университетов и научными лабораториями

институтов АН и ведомств России, Монголии и Казахстана.

После завершения и подведения итогов конференции проведена экскурсия в Иволгинскую долину с посещением памятника природы и культуры “Тапхар”. Удивительные ландшафты и осенний облик степей Селенгинской Даурии юга Бурятии оставили самые приятные впечатления (рис. 3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Оргкомитет конференции выражает признательность Министерству природных ресурсов и экологии Республики Бурятия за поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Rastitel'nost'...] Растительность Байкальского региона и сопредельных территорий: материалы всероссийской конференции с международным участием (Улан-Удэ, 26–27 октября 2023 г.). 2023. Улан-Удэ. 176 с.

ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC CONFERENCE WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION “VEGETATION OF THE BAIKAL REGION AND ADJACENT TERRITORIES” (ULAN-UDE, OCTOBER 26–27, 2023)

*B.-Ts. B. Namzalov^{a,#}, S. A. Holboeva^{b,##}, Ch. Dugarzhav^{b,###}, I. N. Safronova^{c,####},
T. G. Baskhaeva^{a,#####}*

^a*Dorzhi Banzarov Buryat State University
Smolina Str., 24a, Ulan-Ude, 670000, Russia*

^b*Botanic Garden and Research Institute of the Academy of Sciences of Mongolia
Enhtayvan Ave., 54a, Bayanzurkh District, Ulaanbaatar, 13330, Mongolia*

^c*Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia*

[#]*e-mail: namzalov@rambler.ru*

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

^{###}*e-mail: chultemdugarjav@gmail.com*

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

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

Information on All-Russian scientific conference with international participation “Vegetation of the Baikal region and adjacent territories” is presented. The conference was held on October 26–27, 2023 in Ulan-Ude, at the Dorzhi Banzarov Buryat State University.

Keywords: scientific conference, research, flora, vegetation, plant resources

REFERENCES

- | | |
|--|---|
| Vegetation of the Baikal region and adjacent territories: materials of the All-Russian conference with | international participation (Ulan-Ude, October 26–27, 2023). 2023. Ulan-Ude. 176 p. |
|--|---|