

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

7

И Ю Л Ъ



НАУКА
— 1727 —



Москва
2024

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 109

№ 7

MOSCOW 2024

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year
Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

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

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 7, 2024

СООБЩЕНИЯ

- Оводненность, фракционный состав воды, углеводный и жирнокислотный состав липидов почек возобновления *Hylotelephium triphyllum* (Crassulaceae) в процессе перезимовки
Г. Н. Табаленкова, Р. В. Малышев, М. С. Атоян 645
- Долгосрочные изменения спектра жизненных форм растений луговых фитоценозов
О. В. Созинов, К. В. Шукина, Д. С. Кессель, Н. С. Ликсакова, Д. М. Мирин, М. В. Нешатаев, А. Г. Хмарик 662
- Сравнительное изучение развития пыльника и пыльцевого зерна у ряда видов *Dioscorea* секции *Stenophora* (Dioscoreaceae)
А. А. Торшилова 675
- Development of female and male reproductive structures in *Borodinia macrophylla* (Brassicaceae)
Г. Ю. Vinogradova, D. G. Chimitov, V. B. Brukhin 688
- Андроменоэция, биология цветения и опыления *Dorema microcarpum* (Apiaceae) в условиях Ферганской долины (Узбекистан)
М. А. Давидов, М. Х. Акбарова, З. А. Юсупова 697

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

- Числа хромосом некоторых видов семейства Lamiaceae из Хакасии
И. Н. Барсукова, Е. А. Королук, А. Ю. Асташенков 711

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

- Материалы к флоре национального парка “Черский” (Магаданская область)
М. Г. Хорева 718
-

CONTENTS

Vol. 109, number 7, 2024

COMMUNICATIONS

- Water content, fractional composition of water, carbohydrate and fatty acid composition of lipids in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum* (Crassulaceae) during overwintering
G. N. Tabalenkova, R. V. Malyshev, M. S. Atoyan 645
- Long-term changes in the spectrum of plant life forms of meadow phytocenoses
O. V. Sozinov, K. V. Shchukina, D. S. Kessel, N. S. Liksakova, D. M. Mirin, M. V. Neshataev, A. G. Khmarik 662
- Comparative study of the development of anther and pollen grain in some *Dioscorea* species, section *Stenophora* (Dioscoreaceae)
A. A. Torshilova 675
- Development of female and male reproductive structures in *Borodinia macrophylla* (Brassicaceae)
G. Yu. Vinogradova, D. G. Chimitov, V. B. Brukhin 688
- Andromonoecy, flowering and pollination biology of *Dorema microcarpum* (Apiaceae) in the conditions of the Ferghana Valley (Uzbekistan)
M. A. Davidov, M. H. Akbarova, Z. A. Yusupova 697
-

CHROMOSOME NUMBERS

- Chromosome numbers of some species of the family Lamiaceae from Khakasia
I. N. Barsukova, Ye. A. Korolyuk, A. Yu. Astashenkov 711
-

PROTECTION OF PLANT WORLD

- Contribution to the flora of the Chersky National Park (Magadan Region)
M. G. Khoreva 718
-
-

СООБЩЕНИЯ

ОВОДНЕННОСТЬ, ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ВОДЫ,
УГЛЕВОДНЫЙ И ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ ПОЧЕК
ВОЗОБНОВЛЕНИЯ *HYLOTELEPHIUM TRIPHYLLUM* (CRASSULACEAE)
В ПРОЦЕССЕ ПЕРЕЗИМОВКИ

© 2024 г. Г. Н. Табаленкова¹, Р. В. Малышев^{1, *}, М. С. Атоян¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167000, Россия

*e-mail: malrus@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

Получена после доработки 01.07.2024 г.

Принята к публикации 09.07.2024 г.

Почки возобновления являются хорошей моделью для изучения процессов роста, метаболизма и биоэнергетики под влиянием факторов среды (свет, температура). Подобные исследования могут дать новую информацию о физиолого-биохимических и молекулярных механизмах роста побега на этапе внутривушечного развития под влиянием экзогенных и эндогенных факторов. Приведены данные о сезонных изменениях в энергетическом обмене, фракционном составе воды, содержании фотосинтетических пигментов, растворимых углеводов, белка, жирных кислот в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*. Показано, что в сформировавшихся почках (август) оводненность составляла около 85%, доля воды, переходящей в кристаллическое состояние, была более 90%, температура фазового перехода вода–лед — -6°C . По мере снижения среднесуточных температур наблюдалось уменьшение интенсивности дыхания, увеличение скорости запасаания энергии, накопление растворимых углеводов и ненасыщенных жирных кислот, уменьшение оводненности тканей и доли свободной воды в них. Отмечена прямая связь между интенсивностью дыхания, тепловыделением и запасанием энергии. Доля запасаемой энергии от образованной при дыхании составляет около 40%. В процессе формирования фотосинтетического аппарата почек возобновления отмечалось снижение скорости тепловыделения и количества запасенной энергии. Набухание почек сопровождалось увеличением содержания жирных кислот, что свидетельствует об активизации их синтеза, и совпадало с весенним максимумом содержания в них пигментов. Оводненность почек составляла около 75%, доля воды, переходящей в кристаллическое состояние, была 99%. Температура фазового перехода вода–лед — -4.7°C , соответствующая температуре льдообразования в клетках, видимо, является предельной минимальной температурой, при которой происходят необратимые повреждения клеточных структур почек возобновления. Высокая оводненность почек возобновления *H. triphyllum* способствует поддержанию метаболических процессов и реализации морфофизиологических и структурных перестроек в них в холодные неблагоприятные для роста сезоны года, но в то же время существенно повышает риск повреждения отрицательными температурами в малоснежные зимы.

Ключевые слова: почки возобновления, *Hylotelephium triphyllum*, оводненность, фазовый переход вода–лед, растворимые углеводы, белок, жирные кислоты, хлорофиллы, каротиноиды

DOI: 10.31857/S0006813624070019, EDN: PSWFHO

Климатические условия среды являются важным фактором, определяющим распространение растений. Большая часть растений умеренной зоны в течение года подвергается действию низких отрицательных температур. Характер реакции растения на температурное воздействие зависит от напряженности действующего фактора (интенсивности и продолжительности), генетически обусловленной устойчивости и физиологического состояния. Важнейшим адаптивным признаком, возникшим в процессе эволюции растений как приспособление к перенесению

неблагоприятных периодов года, является сезонная ритмичность роста и развития. Периодичность роста наблюдается у всех растений, период усиленной жизнедеятельности сменяется периодом ослабления и даже почти полным ее прекращением. Переход в состояние покоя определяется уменьшением длины дня, изменением спектрального состава света, понижением температуры, увеличением перепада температур в дневные и ночные часы. Глубина покоя, причины, его вызывающие, сильно варьируют у различных растений. Различают глубокий покой, при котором рост не возобновляется даже при наступлении благоприятных условий внешней среды, и вынужденный покой, который вызывается неблагоприятными условиями произрастания и прекращается при их устранении. Для большинства древесных растений характерен глубокий покой. Для многолетних травянистых растений описан как глубокий, так и вынужденный покой.

Особо чувствительными к абиотическим факторам являются меристематические ткани почек возобновления, где осуществляются процессы роста, пролиферации и дифференциации клеток и тканей. В меристемах локализованы многие рецепторные системы, воспринимающие изменения во внешней среде (Maslova, Golovko, 2017; Voitsekhovskaja, 2019). Для каждой из меристем выявлены специфические механизмы регуляции, для которых характерно взаимодействие фитогормонов и основных групп транскрипционных факторов. У растений функционируют не менее пяти групп фоторецепторов, воспринимающих информацию об условиях освещенности, температурном режиме и т.д. (Voitsekhovskaja, 2019). В частности, неотъемлемой частью сигнальных путей, регулирующих рост, развитие растения и реакцию на внешние факторы, являются рецепторные киназы (Polyushkevich et al., 2020). Особое внимание уделяется роли систем WOX—CLAVATA в поддержании меристем и их взаимодействию с другими меристемными регуляторами (Laux et al., 1996; Dodueva et al., 2016).

У любого многолетнего растения умеренного и холодного климата в конце вегетационного периода ежегодно образуются пазушные и придаточные почки возобновления. Формирование почек возобновления у многолетних растений происходит на протяжении всего вегетационно-

го периода (Serebryakova et al., 2006). Количество почек возобновления, образующихся ежегодно у одного растения, может варьировать в широких пределах, при этом не все из них затем развиваются в надземные побеги (Lelekova et al., 2020). Количество пазушных и придаточных почек на растениях перед уходом их под снег может служить косвенным показателем зимостойкости растений (Golovkin, 1973). По мнению некоторых ботаников, существует прямая связь между способностью растений образовывать большое количество пазушных и придаточных почек и адаптацией к суровым условиям зимы. Запас спящих почек является гарантией развития побегов при гибели части почек в зимнее время, а также при весенних заморозках (Tikhomirov, 1963).

Анатомо-морфологические преобразования почек возобновления сопряжены с существенными изменениями активности и направленности физиолого-биохимических процессов, необходимых для сохранения жизнедеятельности растительного организма, и позволяют им переносить неблагоприятные периоды года.

Почки возобновления являются хорошей моделью для изучения процессов роста, метаболизма и биоэнергетики под влиянием факторов среды (свет, температура). Подобные исследования могут дать новую информацию о физиолого-биохимических и молекулярных механизмах роста побега на этапе внутрипочечного роста под влиянием экзогенных и эндогенных факторов.

Целью данной работы было изучение сезонных изменений пигментного комплекса, оводненности, содержания свободной и связанной воды, температуры замерзания воды, растворимых углеводов, белка и жирных кислот в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum* в процессе перезимовки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Hylotelephium triphyllum (Haw.) Holub. (очитник трехлистный) семейства Crassulaceae DC — многолетнее травянистое растение, листовая суккулент с прямостоячими цилиндрическими стеблями. Почки возобновления закладываются в основании прошлогодних побегов по периферии куста, относятся к типу гемикриптофитов и находятся на уровне субстрата (рис. 1), где все листья плотно прижаты к оси и большинство из

них смыкается над апексом, образуя защитный покров (Serebryakova et al., 2006). *H. triphyllum* размножается генеративным (семенами) и вегетативным (клубнями) способами. В генеративный период (продолжительность периода составляет 5–6 лет) особи *H. triphyllum* вступают в возрасте 4–5 лет и старше (Golovko et al., 2007; Babak, 2011). На территории Республики Коми растение встречается у террасы, в пойме и прирусловой части поймы, по берегам озер и ручьев, на травянистых лужайках и суходольных лугах, по обочинам грунтовых дорог и железнодорожным насыпям. Произрастает в ельниках, березняках и хвойных стланиках; на глинистых, песчаных и супесчаных почвах, на известняках, сланцевых обнажениях и скалах (Golovko et al., 2007).

Исследования проводили в течение вегетационного периода 2021–2023 гг. Использовали растения, произрастающие на дерново-слоистой песчано-супесчаной хорошо дренируемой почве в заливаемой части пойменной террасы р. Сысолы.

Почки возобновления *H. triphyllum* отбирали в конце сентября, начале ноября, декабре, марте и апреле. Растения (20–25 шт.) выкапывали и переносили в лабораторию. С подземной части побега отрезали апикальные почки возобновления и использовали в анализах. Определение температуры кристаллизации и долю свободной воды в свежих почках проводили на дифференциальном сканирующем калориметре DSC-60 Shimadzu (Япония) методом прямой калориметрии. После помещения образца в калориметр программно задавалась скорость снижения температуры 1°C/мин, от начальной температуры +5 до –20°C.

С помощью программного обеспечения для DSC-60 “TA 60 Version 1.33” определяли начало фазового перехода вода–лед. По площади экзотермического пика с использованием коэффициента удельной теплоты кристаллизации воды (330 Дж/кг) рассчитывали количество воды, претерпевшей фазовый переход. Оводненность тканей оценивали по разности сырой и сухой массы образцов и выражали в процентах. Образцы высушивали при температуре 105°C до постоянной сухой массы. Полученные количественные значения фракций воды в тканях выражали в долях по отношению к общему содержанию воды (Malyshev, 2021). Прямые измерения метаболического тепловыделения (q , мкВт/мг сухой мас-

сы) и интенсивности дыхания (R_{CO_2} , нмоль/мг сухой массы) были проведены на изотермическом микрокалориметре Биотест-2 (ИБП, Пушкино, Россия). Согласно термодинамической модели скорости запасаания энергии в растущих органах растений (Hansen et al., 1994) был рассчитан параметр скорости запасаания энергии как разница между количеством образуемой при дыхании энергии ($455 R_{CO_2}$, мкВт/мг сухой массы) и диссипируемой энергией в форме тепла (q , мкВт/мг сухой массы). В качестве показателя эффективности преобразования энергии субстрата в энергию, запасаемую в форме вновь синтезируемой биомассы, использовали отношение $q/455 R_{CO_2}$ (данная величина является обратной, значения, близкие к 1, указывают на низкую эффективность процесса).

Для биохимических анализов почки фиксировали жидким азотом, высушивали лиофиль-



Рис. 1. Подземная часть растений *Hylotelephium triphyllum*: 1 – корни; 2 – клубни; 3 – почки возобновления.

Fig. 1. The subterranean part of *Hylotelephium triphyllum* plants: 1 – roots; 2 – root tubers; 3 – renewal buds.

но и хранили при температуре -80°C . Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) определяли в 100%-ной ацетонной вытяжке на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Киото, Япония) при длинах волн 662, 644 и 470 нм (Shlyk, 1971). Навески образцов составляли 0.2 ± 0.001 г в трех повторностях (ОКБ Веста АВ 120-01С, Россия). Растворимые углеводы определяли спектрофотометрическим методом по Sofronova et al. (1978), растворимый белок — по Bradford (1976). В качестве стандарта белка использовали бычий сывороточный альбумин (Диаэм, Россия). Анализ жирных кислот выполняли в ЦКП “Хроматография” Института биологии Коми НЦ УрО РАН, их определяли в виде метиловых эфиров после проведения кислотного метанолиза липидов с последующей этерификацией выделившихся кислот. Количественное определение индивидуальных кислот проводили методом внутреннего стандарта. Погрешность измерения содержания кислот для доверительной вероятности $P = 0.95$ составляет 10–15% (Mihovich et al., 2017). Активность ацил-липидных десатураз, катализирующих образование двойных связей в алифатических углеводных цепях олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2) и линоленовой (C18:3) кислот, определялась как стеароил- (SDR), олеоил- (ODR) и линолеоил- (LDR) десатуразные отношения и рассчитывалась на основании содержания отдельных компонентов суммы C18-жирных кислот, где C18:0, C18:1, C18:2 и C18:3 — процент содержания стеариновой, олеиновой, линолевой и линоленовой кислот от суммы жирных кислот (Graskova et al., 2011). Все биохимические анализы проводили в 2–3-кратной повторности на трех независимых образцах.

В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Апостериорный критерий Дункана при уровне значимости $P < 0.05$ применяли после проведения однофакторного дисперсионного анализа. Для статистической обработки использовали программу Statistica 6.1 (“StatSoft. Inc.”, Tulsa, OK, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вегетативная почка — это зачаточный, еще не развернувшийся побег, который состоит из мериستمатической зачаточной оси (будущего стебля) и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси. Наружные листья почки могут формировать специализированные почечные чешуи, выполняющие защитные функции (Serebryakova et al., 2006). У *H. triphyllum* почки возобновления открытые, не имеют кроющих чешуй и в холодные сезоны года защищены только листовым и снежным покровом (Lotova, 2000; Golovko et al., 2007).

Для оценки состояния пигментного комплекса в почках была прослежена динамика содержания хлорофиллов *a*, *b* (хл. *a*, хл. *b*) и суммы каротиноидов. Содержание зеленых пигментов в зимующих почках до начала марта изменялось незначительно (табл. 1). В этот период хл. *a* и хл. *b* присутствовали примерно в равном количестве, отношение хл. *a*/хл. *b* равнялось единице, что свидетельствует о несформированном фотосинтетическом аппарате. В конце марта количество хлорофиллов несколько увеличивалось, достигая максимума к концу апреля. При этом в большей степени происходило увеличение содержания хл. *a*, отношение хл. *a*/хл. *b* повыша-

Таблица 1. Сезонная динамика содержания пигментов в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*, мг/г сухой массы

Table 1. The seasonal dynamics of pigment content in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum*, mg/g dry weight

Дата отбора проб Date of sampling	Хлорофилл <i>a</i> Chlorophyll <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i> Chlorophyll <i>b</i>	Хлорофилл <i>a</i> + <i>b</i> Chlorophyll <i>a</i> + <i>b</i>	Сумма каротиноидов Carotenoids	Хлорофилл <i>a</i> /хлорофилл <i>b</i> Chlorophyll <i>a</i> /chlorophyll <i>b</i>	Хлорофилл, каротиноид Chlorophyll, carotenoids
22.12.22	0.068 ± 0.007	0.064 ± 0.007	0.132	0.028 ± 0.002	1.0	4.7
02.03.23	0.094 ± 0.007	0.040 ± 0.004	0.134	0.031 ± 0.002	2.3	4.3
24.04.23	0.216 ± 0.02	0.095 ± 0.009	0.311	0.069 ± 0.003	2.3	4.5

лось до 2.3, т.е. до значений, характерных для полностью сформированного фотосинтетического аппарата (Golovko et al., 2008). Максимальное содержание в почках хлорофиллов и каротиноидов отмечалось к концу апреля. Согласно нашим данным содержание хлорофиллов в полностью сформировавшемся листе составляло в зависимости от года исследований и фазы развития от 2 до 5 мг/г сухой массы, каротиноидов — 0.7–1.2 мг/г сухой массы, соотношение хл. *a*/хл. *b* варьировало от 2.5 до 4 (Golovko et al., 2008).

Интенсивность протекания физиологических процессов во многом определяется оводненностью тканей. Оводненность почек возобновления *H. triphyllum* составляла в среднем около 80%. Весной (апрель) и в летний период (август) преобладала фракция свободной воды, поздней осенью (ноябрь) и зимой (декабрь) в почках появлялась фракция связанной воды (табл. 2), что обусловлено ростом концентрации криопротекторов, связывающих значительное количество воды. Согласно данным, полученным с помощью дифференциальной сканирующей калориметрии, фазовый переход вода—лед в почках возобновления *H. triphyllum* в летний период (август) наблюдался при температуре около -6°C , а в течение осени, зимы и весны колебался от -3.9°C в сентябре до -4.7°C в декабре (см. табл. 2). В этот период в почках отмечалось накопление растворимых

углеводов, максимальное содержание которых приходилось на ноябрь—декабрь при минимальной доле свободной воды (см. табл. 2). Отмечена высокая отрицательная (-0.99) корреляция между этими показателями. С началом ростовых процессов (конец апреля) отмечались уменьшение содержания растворимых углеводов и увеличение содержания белка.

Большое значение на протяжении всего жизненного цикла растений, в том числе при адаптации к абиотическим и биотическим стрессорам, имеет метаболизм жирных кислот (Nokhsorov et al., 2015; Li-Beisson et al., 2016). Исследования показали, что жирные кислоты, входящие в состав общих липидов почек возобновления *H. triphyllum*, содержали от 14 до 24 углеродных атомов. Насыщенные жирные кислоты были представлены главным образом пальмитиновой (16:0) и стеариновой (18:0) кислотами (табл. 3). Содержание миристиновой (14:0), арахиновой (20:0), бегеновой (22:0) и лигноцериновой (24:0) кислот было незначительным ($<2\%$). Из ненасыщенных жирных кислот в состав общих липидов входили C16:1 и C18:1, C18:2, C18:3 кислоты. Доминирующими являлись линолевая (18:2) и линоленовая (18:3) кислоты, содержание остальных — пальмитоолеиновой (16:1) и олеиновой (18:1) не превышало 2% (табл. 3). Максимальное количество жирных кислот в почках возобновле-

Таблица 2. Сезонная динамика содержания растворимых углеводов, белка и оводненность почек возобновления *Hylotelephium triphyllum*

Table 2. The seasonal dynamics of the content of soluble carbohydrates, protein and water of renewal buds of *Hylotelephium triphyllum*

Отбор проб Sampling	Углеводы Carbohydrates	Белок Protein	Оводненность, % Water content, %	Фракция свободной воды, % Free-water fraction, %	Температура замерзания воды, °C Freezing point of water, °C
	мг/г сухой массы mg/g dry weight				
Август August	Не определяли		84.6 ± 1.8	99.0 ± 17.1	−6.4 ± 0.5
Сентябрь September	59.5 ± 0.7	—	88.0 ± 1.3	89.3 ± 3.7	−3.9 ± 0.1
Ноябрь November	77.9 ± 0.4	4.58 ± 0.3	80.4 ± 3.3	73.8 ± 5.5	−4.3 ± 0.4
Декабрь December	91.4 ± 2.5	3.86 ± 0.1	81.3 ± 2.2	75.7 ± 7.5	−4.7 ± 0.3
Апрель April	41.4 ± 1.0	6.52 ± 2.9	74.6 ± 0.3	99.0 ± 10.3	−4.7 ± 0.3

ния отмечалось в сентябре до наступления отрицательных температур и в конце апреля при возобновлении формообразовательных процессов. Значительно уменьшалось содержание жирных кислот в декабре и начале марта, что обусловлено снижением содержания линолевой и линоленовой кислот, хотя доля их в составе жирных кислот была высокой. В целом на протяжении всего времени наблюдения доля ненасыщенных жирных кислот в почках возобновления *H. triphyllum* в два–три раза превышала долю насыщенных жирных кислот. Изменение степени ненасыщен-

Таблица 3. Сезонные изменения содержания жирных кислот в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*
Table 3. Seasonal changes in the fatty acid content in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum*

Жирные кислоты Fatty acids	Дата отбора проб Date of sampling			
	13.09	22.12	2.03	26.04
C14:0	<u>99</u> 0.4	<u>11</u> 0.5	<u>10</u> 0.5	<u>93</u> 0.5
C16:0	<u>5435</u> 20.9	<u>364</u> 17.6	<u>362</u> 16.8	<u>3892</u> 19.9
C18:0	<u>274</u> 1.1	<u>243</u> 11.8	<u>149</u> 6.9	<u>361</u> 1.8
C20:0	<u>90</u> 0.3	<u>13</u> 0.6	<u><10</u> 0.5	<u>201</u> 1.0
C22:0	<u>162</u> 0.6	<u>35</u> 1.7	<u>21</u> 1.0	<u>323</u> 1.7
C24:0	<u>135</u> 0.5	<u>14</u> 0.6	<u>27</u> 1.2	<u>193</u> 1.0
C16:1(9)	<u>923</u> 3.6	<u><10</u> 0.5	<u><10</u> 0.5	<u>42</u> 0.2
C18:1(9)	<u>150</u> 0.6	<u>42</u> 2.1	<u>24</u> 1.1	<u>319</u> 1.6
C18:2(9, 12)	<u>2668</u> 10.3	<u>846</u> 41.0	<u>928</u> 43.1	<u>7817</u> 39.9
C18:3(9, 12, 15)	<u>16008</u> 61.7	<u>485</u> 23.5	<u>610</u> 28.4	<u>6349</u> 32.4
ΣSFA	<u>6195</u> 23.9	<u>680</u> 32.9	<u>579</u> 26.9	<u>5063</u> 25.9
Σ UFA	<u>19749</u> 76.1	<u>1383</u> 67.1	<u>1572</u> 73.1	<u>14527</u> 74.1
Σ FA	25944	2063	2151	19590
UFA / SFA	3.2	2.0	2.7	2.9
SDR	0.35	0.15	0.14	0.47
ODR	0.99	0.97	0.98	0.98
LDR	0.86	0.36	0.40	0.45

Примечание: Σ FA – сумма жирных кислот (ЖК); Σ SFA – сумма насыщенных ЖК; Σ UFA – сумма ненасыщенных ЖК. В числителе – мкг/г сухой массы, в знаменателе – % от суммы ЖК. SDR – соотношение стеароил-десатуразы; ODR – соотношение олеоил-десатуразы; LDR – соотношение линолеоил-десатуразы.

В таблице указаны средние арифметические значения. Погрешность измерения содержания кислот для доверительной вероятности $P = 0.95$ составляет 10–15%.

Note: Σ FA – total fatty acids (FA); Σ SFA – total saturated FA; Σ UFA – total unsaturated FA. In numerators – μg/g DW, in denominators – % of the total FA. SDR – stearoyl-desaturase ratio; ODR – oleoyl-desaturase ratio; LDR – linoleyl-desaturase ratio.

The table shows mean values. The error of acid content measurement for confidence probability $P = 0.95$ is 10–15%.

ности жирных кислот происходит за счет участия ω -3, ω -6 и ω -9-десатураз (Shanklin, Cahoon, 1998; Los', 2014). Об их активности можно судить по коэффициентам стеароил-десатуразного (*SDR*), олеоил-десатуразного (*ODR*) и линолеил-десатуразного (*LDR*) отношений (см. табл. 3). Исследование изменения сезонной динамики активности десатураз показало, что значения *SDR* находились в пределах 0.15–0.47, при этом минимальные значения наблюдались в конце ноября – начале марта. Более высокие показатели стеароил-десатуразного отношения в конце апреля (0.47) связаны с резким увеличением содержания олеиновой и линолевой кислот в период активных формообразовательных процессов. Показатели *ODR* находились в пределах 0.97–0.99 и мало изменялись в период наблюдений. Значения линолеил-десатуразного отношения (*LDR*) в период исследования находились в пределах 0.40–0.86. Самые высокие значения *LDR* наблюдались осенью, когда содержание линоленовой кислоты было более 60%.

Калориметрические определения количества запасаемой энергии в почках *H. triphyllum*, находящихся в состоянии вынужденного покоя, показали, что в период ноябрь–декабрь меристематические ткани почек характеризовались интенсивным метаболизмом. Количество запасаемой энергии в почках *H. triphyllum* в зимний период составляло в среднем около 14 мкВт/мг сухой массы, в конце апреля количество запасаемой энергии снизилось до 10–12 мкВт/мг сухой массы (рис. 2в). В осенне-зимний период (ноябрь, декабрь) интенсивность дыхания почек возобновления при температуре 20°C составляла 0.06–0.07 нмоль/мг сухой массы (или 9–11 мг CO₂/г сухой массы в час) (рис. 2б). В целом в зимний период (декабрь) почки характеризовались повышенной скоростью тепловыделения и дыхания (рис. 2а, б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Почки возобновления многолетние растения умеренного и холодного климата ежегодно образуют в конце вегетационного периода. С сокращением длины дня и снижением температуры воздуха они переходят в состояние вынужденного или глубокого покоя. При прерывании вынужденного покоя рост многолетников возобновляется при температуре не ниже 20°C (Heide,

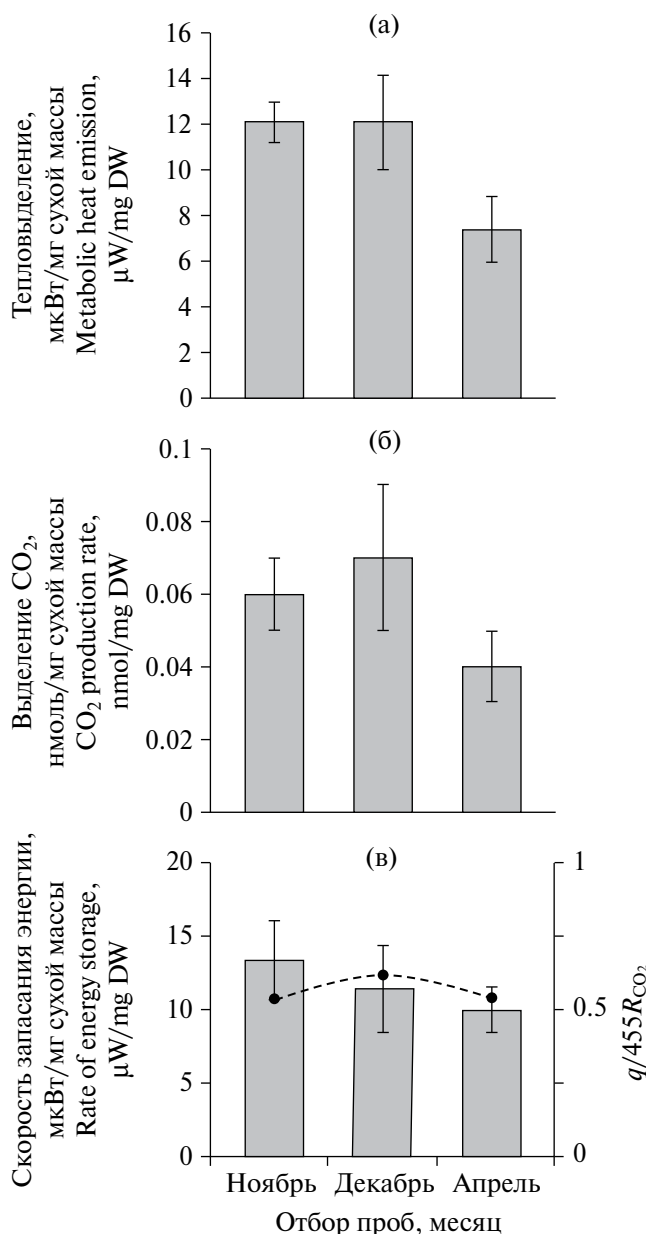


Рис. 2. Интенсивность метаболического тепловыделения (а), дыхания (б), скорости запасаания энергии (в) и $q/455R_{CO_2}$ (---) в почках возобновления *Hylotelephium triphyllum*.

Fig. 2. The intensity of metabolic heat emission (a), respiration (б), rate of energy storage (в), and $q/455R_{CO_2}$ (---) in renewable buds of *Hylotelephium triphyllum*.

On the graph horizontally – sampling time, month: November, December, April.

2001; Golovko et al., 2007). Многими авторами показано, что состояние как глубокого, так и вынужденного покоя сопровождается комплексом структурных и функциональных перестроек, обеспечивающих сохранение почек возобновления

в осенне-зимний период (Sakai, 1979; Tumanov, 1979; Feurtado et al., 2004; Duan et al., 2007).

Сформированные в процессе вегетации почки возобновления *H. triphyllum* характеризуются в осенне-зимний период (период вынужденного покоя) небольшим количеством фотосинтетических пигментов, причем соотношение хл. *a*/хл. *b* близко к 1, что свидетельствует о несформированности фотосинтетического аппарата. Содержание пигментов в зимующих почках до начала марта изменяется незначительно (см. табл. 1). Вероятно, это связано с тем, что растения в это время находятся в состоянии вынужденного покоя, выход из которого сдерживается низкими температурами. Весной (апрель) содержание хлорофиллов составляет 0.311 мг/г сухой массы, что более чем в 2 раза больше, чем в осенне-зимний период. Причем в большей степени происходит увеличение фонда хл. *a*, чем хл. *b*, что отражает становление фотосистем и увеличение числа реакционных центров в процессе формирования фотосинтетического аппарата. Подобная закономерность ранее отмечалась и для почек корневищных растений (Maslova et al., 2019). Содержание каротиноидов в еще не развернувшихся почках увеличилось весной, по сравнению с зимним периодом, почти в 2 раза. Вероятно, это связано с тем, что каротиноиды участвуют в сборке трубчатых элементов проламеллярных тел в этиопластах, что способствует быстрому зелению почек при увеличении интенсивности света (Cuttriss et al., 2007). Кроме того, каротиноиды являются важными составляющими комплексной системы защитных механизмов, которые помогают избегать фотоингибирования в условиях высокой инсоляции (Oguist, Huner, 2003; Maslova et al., 2009a), что позволяет в определенной степени защитить формирующийся фотосинтетический аппарат от деструкции высокой инсоляцией, характерной в весенний период.

Выделение тепла клетками — интегральный показатель активности метаболизма. Источниками тепловой диссипации в биологическом объекте являются в совокупности все метаболические процессы, главный из которых — дыхание. Известно, что до 90% метаболического тепла образуется в процессе дыхания (Zholkevich, 1968; Норкин, 1991). Сведения о тепловыделении почек возобновления в основном относятся к древесным растениям (Gardea et al., 2000;

Barigah et al., 2013; Malyshev et al., 2016). В немногочисленных работах по тепловыделению многолетних травянистых растений (Maslova et al., 2009b; Maslova, Malyshev, 2016; Maslova et al., 2022) показана характерная для верхушек корневищ *Achillea millefolium* и *Mentha arvensis* высокая теплопродукция. Калориметрическое определение теплопродукции почек возобновления *H. triphyllum* показало, что в период вынужденного покоя (ноябрь, декабрь) тепловыделение составляло около 12 мкВт/мг сухой массы (см. рис. 2), что почти в 2 раза меньше, чем у этиолированных верхушек корневищ *A. millefolium* в летний период (Maslova et al., 2019). Весной почки возобновления *H. triphyllum* характеризовались снижением скорости тепловыделения и уменьшением количества запасенной энергии (см. рис. 2), используемой на формирование фотосинтетического аппарата и рост побегов. Расчет отношения $q/455R_{CO_2}$ показал, что независимо от сезона года в почках *H. triphyllum* доля запасаемой энергии от образованной при дыхании составляет около 40%. В осенне-зимний период (ноябрь, декабрь) по сравнению с периодом плодоношения в августе (Golovko et al., 2007) почки возобновления отличаются сравнительно высокой интенсивностью дыхания (см. рис. 2а, б), что может свидетельствовать об отсутствии глубокого покоя и низкой морозоустойчивости тканей. Таким образом, нами показана прямая связь между интенсивностью дыхания, тепловыделением и запасанием энергии в почках возобновления *H. triphyllum*, что характерно для растений со сбалансированным метаболизмом (Hansen et al., 1994, 1995; Smith et al., 1996).

Подготовка к перезимовке в осенний период сопровождается образованием ряда соединений, необходимых для сохранения клеточных структур при действии низких температур (Alaudinova et al., 2007; 2010). К числу таких соединений относятся низкомолекулярные углеводы. Выполняя энергетическую функцию, они играют главную роль во многих процессах жизнедеятельности фотосинтезирующих растений и рассматриваются как важные сигнальные молекулы, регулирующие метаболизм и развитие растений. В качестве криопротекторов низкомолекулярные углеводы во многом обуславливают устойчивость растений к низким температурам (Trunova, 2007; Markovskaya et al., 2013; Deryabin, Trunova, 2022). В нашем исследовании показано, что растения *H.*

triphyllum характеризуются относительно невысоким содержанием сахаров. Так, в фазу плодоношения в листьях количество углеводов составляло около 100 мг/г сухой массы (Golovko et al., 2021), а в почках возобновления в начале сентября их содержание не превышало 60 мг/г сухой массы. В осеннее-зимний период наблюдается постепенное увеличение содержания низкомолекулярных углеводов (см. табл. 2). На стадии вынужденного покоя почки *H. triphyllum* содержали около 90 мг/г сухой массы растворимых углеводов, в основном в форме моносахаридов, что значительно меньше, чем в озимых злаковых культурах пшеницы, ржи, ячменя, тритикале (Kolupaev et al., 2015; Deryabin, Trunova, 2022) и в корневищах *A. millefolium* (Maslova et al., 2015). Весной (апрель) происходило значительное снижение (более чем в 2 раза) по сравнению с декабрем содержания водорастворимых углеводов, что свидетельствует о происходящих интенсивных ростовых процессах. Нами установлена прямая корреляция между содержанием углеводов и интенсивностью дыхания в почках возобновления *H. triphyllum*.

Известно, что снижение температуры приводит к уменьшению текучести клеточных мембран (Vereshchagin, 2007; Los et al., 2013; Berestovoy et al., 2019). Для поддержания определенного уровня их текучести необходимы ненасыщенные жирные кислоты (Los et al., 2013; Berestovoy et al., 2019). Как показал анализ жирнокислотного состава почек возобновления *H. triphyllum*, 76% суммы всех жирных кислот приходилось на ненасыщенные кислоты, в основном на линолевую (C18:2) и линоленовую (C18:3) (см. табл. 3). Более высокое содержание ненасыщенных жирных кислот при снижении температуры (середина сентября) связано с тем, что ненасыщенные жирные кислоты имеют более низкую температуру плавления и содержащие их фосфолипиды остаются жидкими при низких положительных температурах. Эти результаты согласуются с данными, которые показали, что рост уровня линолената всегда коррелирует с закаливанием (Vereshchagin, 2007; Naraykina et al., 2020). Набухание почек в конце апреля сопровождалось увеличением содержания (до 20%) насыщенных жирных кислот, особенно пальмитиновой (C16 : 0), что свидетельствует об активизации их синтеза при пробуждении почек. Кроме того, отмечалось увеличение содержания ненасыщенных

жирных кислот в основном за счет линолевой и линоленовой кислот, которые являются необходимыми компонентами мембран хлоропластов и способствуют формированию фотосинтетического аппарата (Los et al., 2013; Markovskaya et al., 2013). Увеличение содержания жирных кислот совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов и каротиноидов.

В растениях вода составляет до 90% массы. Одним из свойств воды является ее способность к переохлаждению, т.е. к охлаждению до температуры ниже температуры кристаллизации в естественных условиях, что играет важную роль для формирования криорезистентности в процессе подготовки растения к неблагоприятному зимнему периоду. Существуют представления о разных механизмах морозостойкости у зимующих травянистых многолетников, кустарников и древесных растений, связанные с состоянием воды в клетках (Trunova, 2007). Оводненность тканей — величина не постоянная, изменяется в течение времени и под действием факторов среды. У древесных растений в период глубокого покоя содержание воды в почках не превышает 50% (Mironov et al., 2001; Alaudinova et al., 2007), что позволяет обеспечивать их устойчивость к температурам до -35°C . Температура замерзания воды в тканях растений находится в диапазоне от -4 до -15°C (Malyshev, Atoyan, 2018; Dal'ke et al., 2019). Столь широкий диапазон замерзания воды в растительных тканях связан как со способностью воды к переохлаждению, так и с наличием в тканях инициаторов льдообразования и криопротекторов. Для клеток меристем почек хвойных растений была показана положительная корреляция между концентрацией растворимых веществ в цитоплазме и количеством незамерзающей воды (Alaudinova et al., 2010). Низкая температура замерзания воды существенно увеличивает диапазон времени постепенного и безопасного обезвоживания клеток в процессе закаливания и формирования криорезистентности (Mironov, Levin, 1985; Alaudinova, et al., 2007; Mironov et al., 2017). У зимующих злаковых растений морозостойкость связана с водоудерживающей способностью клеток, они чувствительны к обезвоживанию при отрицательных температурах (Trunova, 2007). В целом для растительных тканей и органов, не защищенных от воздействия низкой отрицательной температуры (например, снежным покровом), температура кристаллизации воды

в тканях приобретает особое значение в период подготовки растения к зиме.

Изменение оводненности тканей растений в процессе закаливания неминуемо сопряжено с изменением фракционного состава воды. Соотношение фракций свободной и связанной воды в растении не постоянно. Увеличение доли связанной воды в тканях к моменту наступления неблагоприятного периода способствует сохранению функциональной целостности биологических структур (Gusev, 1974; Mironov et al., 2001; Трунова, 2007). Следовательно, негативное воздействие низких отрицательных температур в значительной степени зависит не только от оводненности тканей растений, но и от соотношения фракций свободной и связанной воды.

Hylotelephium triphyllum — листовой суккулент, содержание воды в функционально зрелых листьях которого в фазу вегетативного роста составляет в среднем 90–92% (Golovko et al., 2021). Высокой оводненностью характеризуются и почки возобновления: в среднем она составляет около 80% (см. табл. 2), что близко к оводненности верхушек корневищ *A. millefolium* и почек возобновления у *Heracleum sosnowskyi* (Maslova et al., 2015; Dal'ke et al., 2019) и значительно больше, чем в почках зимующих древесных растений (Alaudinova et al., 2007; Malyshev, Atoyan, 2018). Основными причинами гибели клетки при низких отрицательных температурах является льдообразование, в результате чего происходит обезвоживание клеток, денатурация белков и механическое повреждение клеточных структур кристаллами льда (Levitt, 1980; Charra-Vaskou et al., 2015). В почках возобновления *H. triphyllum* доля воды, которая переходила в кристаллическое состояние, варьировала от 73 до 99%. Причем максимальная доля свободной воды наблюдалась в летний и весенний периоды. В сентябре до наступления отрицательных температур доля свободной воды в почках возобновления составляла 89% при максимальном содержании жирных кислот в основном за счет высокой активности линолеил-десатураз (*LDR*) и накоплении линоленовой кислоты (см. табл. 3). Биосинтез линоленовой кислоты, по мнению А.Г. Верещagina (Vereshchagin, 2007), служит необходимым компонентом процесса криозакаливания тканей. Увеличение содержания линоленовой кислоты обеспечивает поддержку текучести мембран и по-

нижает восприимчивость растений к холоду (Shi et al., 2018). В состоянии вынужденного покоя (ноябрь–декабрь) доля свободной воды в почках уменьшалась (см. табл. 2), что обусловлено ростом концентрации сахаров, связывающих значительное количество воды и, соответственно, снижением температуры замерзания, что в целом оказывает защитное действие на сохранность почек возобновления при низких температурах. Отмечена высокая отрицательная (-0.95) корреляция между долей свободной воды и содержанием в почках *H. triphyllum* растворимых углеводов и положительная корреляция между долей свободной воды и содержанием в почках суммы жирных кислот.

Данные дифференциальной сканирующей калориметрии свидетельствуют, что в почках возобновления *H. triphyllum* температура перехода вода–лед в отличие от верхушек корневищ *A. millefolium* (Maslova et al., 2022) определялась временем года. В конце летнего периода (август) фазовый переход происходит при температуре около -6.0°C , весной (апрель) при -4.7°C , но при этом в обоих случаях замерзает около 99% свободной воды. Это свидетельствует о возможности сильного повреждения почек возобновления при ранних осенних и поздних весенних заморозках. Несмотря на то что с установлением отрицательных температур воздуха в ноябре–декабре оводненность почек снижалась, доля свободной воды составляла значительную величину (см. табл. 3), что в целом может влиять на жизнеспособность популяции. Можно полагать, что почки возобновления *H. triphyllum*, характеризующиеся высокой оводненностью тканей и отсутствием глубокого покоя, обладают слабой морозоустойчивостью. Ранее сходная закономерность была установлена на почках возобновления лука порея и борщевика Сосновского (Palkin et al., 2017; Chadin et al., 2018; Dal'ke et al., 2019).

В районе проведенных нами исследований в годовой динамике температур четко выражен продолжительный холодный период, когда активная жизнедеятельность растений невозможна (октябрь–апрель). Важным фактором выживания многолетних травянистых растений в зимний период является высота снежного покрова, которая определяет температуру в верхних слоях почвы, где располагаются почки возобновления. Как показали исследования, при высоте снежного по-

крова более 10 см температура почвы на глубине 15 см колебалась около -1°C и лишь изредка опускалась до -3°C (Dal'ke et al., 2019), т.е. оставалась выше температуры замерзания свободной воды. Следовательно, при высоких оводненности и доле свободной воды наличие устойчивого снежного покрова предотвращает вымерзание почек возобновления *H. triphyllum*, тем самым способствуя сохранению ценопопуляции этих сукулентов.

Таким образом, для почек возобновления *H. triphyllum* характерно отсутствие в течение осенне-зимнего периода глубокого органического покоя, о чем свидетельствует сравнительно высокая интенсивность дыхания, оводненность и высокое (до 90%) содержание в них свободной воды. Подготовка к перезимовке (сентябрь) почек возобновления *H. triphyllum* сопровождается активным биосинтезом линоленовой кислоты, снижением интенсивности дыхания и увеличением скорости запасаения энергии при высоких значениях оводненности и доли свободной воды в них. Показана прямая связь между интенсивностью дыхания, тепловыделением и запасанием энергии. С наступлением отрицательных температур растение *H. triphyllum* переходит в состояние вынужденного покоя, при этом отмечаются небольшое снижение общей оводненности почек и доли в них свободной воды, накопление растворимых сахаров. В период отрицательных температур (с декабря по начало марта) наблюдается снижение активности десатураз (*SDR* и *LDR*) и, как следствие, уменьшение содержания жирных кислот, особенно линоленовой. Весной в процессе формирования фотосинтетического аппарата почек возобновления отмечалось снижение скорости тепловыделения и количества запасенной энергии. Набухание почек сопровождалось увеличением содержания жирных кислот, что свидетельствует об активизации их синтеза, и совпадало с весенним максимумом содержания хлорофиллов и каротиноидов. Общая оводненность составила около 75%, доля воды, переходящей в кристаллическое состояние, была более 99%. Температура фазового перехода вода–лед составила -4.7°C . Это значение температуры, видимо, является предельной минимальной температурой, при которой происходят необратимые повреждения клеточных структур. Высокая оводненность почек возобновления *H. triphyllum* способствует поддержанию метаболических про-

цессов и, как следствие, реализации морфофизиологических и структурных перестроек в них, но при этом существенно повышает риск повреждения отрицательными температурами в малоснежные зимы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы госбюджетных НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (регистрационный номер 122040600021-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alaudinova et al.] Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Мионов П.В. 2007. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и ее распределение в клетках. — Хвойные бореальной зоны. XXIV. 4–5: 487–491.
- [Alaudinova et al.] Алаудинова Е.В., Симкина С.Ю., Мионов П.В. 2010. Водорастворимые вещества меристем почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L.: содержание, состав и свойства при формировании состояния низкотемпературной устойчивости. — Сибирский экологический журнал. 2: 227–333.
- [Babak] Бабак Т.В. 2011. Распространение и жизненные формы видов семейства Crassulaceae на европейском Северо-Востоке. — Бот. журн. 7: 869–880.
- Barigah T.S., Bonhomme M., Lopez D., Traore A., Douiris M., Venisse J.S., Cochard H., Badel E. 2013. Modulation of bud survival in *Populus nigra* sprouts in response to water stress-induced embolism. — Tree Physiology. 1–13.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt002>
- [Berestovoy et al.] Берестовой М.А., Павленко О.С., Голденкова-Павлова И.В. 2019. Десатуразы жирных кислот растений: роль в жизнедеятельности растений и биотехнологический потенциал. — Успехи современной биологии. 139(4): 338–351.
<https://doi.org/10.1134/S0042132419040045>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. — Analytical Biochemistry. 72(1–2): 248–254.
- [Chadin et al.] Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В. 2018. Оценка морозостойкости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) после удаления снежного покрова в ранневесенний период. — Российский журнал биологических инвазий. 4: 105–116.
- Charra-Vaskou K., Badel E., Charrier G., Ponomarenko A., Bonhomme M., Foucat L. et al. 2015. Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. — J. Exp. Bot. 67: 739–750.

- Cuttriss A.J., Chubb A.C., Alawady A., Grimm B., Pogson B.J. 2007. Regulation of lutein biosynthesis and prolamellar body formation in *Arabidopsis*. — *Funct. Plant Biol.* 34: 663–72.
<https://doi.org/10.1071/FP07034>
- [Dal'ke et al.] Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Солюдов Е.Г., Шайкина М.Н., Попова М.Ю., Полюденчиков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В. 2019. Морозоустойчивость борщевика сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов. — *Российский журнал биологических инвазий*. 4: 12–25.
- [Deryabin, Trunova] Дерябин А.Н., Трунова Т.И. 2022. Коллигативные эффекты растворов низкомолекулярных сахаров и их роль у растений при гипотермии. — *Известия РАН. Серия биологическая*. 1: 26–36.
<https://doi.org/10.31857/S1026347021060044>
- [Dodueva et al.] Додуева И.Е., Творогова В.Е., Азрахш М., Лебедева М.А., Лутова Л.А. 2016. Стволовые клетки растений: единство и многообразие. — *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 20(4):441–458.
<https://doi.org/10.18699/VJ16.172>
- Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Beringer F. 2007. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*. — *J. Exp. Bot.* 58: 302–305.
- Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J., Ross A.R.S., Abrams S.R., Kermode A.R. 2004. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism. — *Planta*. 218: 630–639.
- Gardea A.A., Carvajal-Millan E., Orozco J.A., Guerrero V.M., Llamas J. 2000. Effect of chilling on calorimetric responses of dormant vegetative apple buds. — *Thermochimica Acta*. 349(1–2): 89–94.
[https://doi.org/10.1016/S0040-6031\(99\)00500-6](https://doi.org/10.1016/S0040-6031(99)00500-6)
- [Golovkin] Головкин Б.А. 1973. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Л. 266 с.
- [Golovko et al.] Головкин Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С., Бабак Т.В., Захожий И.Г. 2007. Толстянковые в холодном климате. СПб. 205 с.
- [Golovko et al.] Головкин Т.К., Далькэ И.В., Бачаров Д.С. 2008. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате. — *Физиология растений*. 55(5): 671–680.
- [Golovko et al.] Головкин Т.К., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. 2021. Индукция САМ-фотосинтеза у *Hylotelephium triphyllum* (Нав.) Holub (Crassulaceae) в условиях европейского Северо-Востока. — *Физиология растений*. 68(1): 93–102.
<https://doi.org/10.31857/s0015330320060044>
- [Graskova et al.] Граскова И.А., Дударева Л.В., Живетьев М.А., Столбикова А.В., Соколова Н.А., Войников В.К. 2011. Динамика сезонных изменений жирнокислотного состава, степени ненасыщенности жирных кислот и активности ацил-липидных десатураз в тканях некоторых лекарственных растений, произрастающих в условиях Предбайкалья. — *Химия растительного сырья*. 4: 223–230.
- [Gusev] Гусев Н.А. 1974. Состояние воды в растении. М. 134 с.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach W.R., Criddle R.S. 1994. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model. — *Planta*. 194: 77–85.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Taylor D.K., Anekonda T.S., Rank D.R., Breidenbach W.R., Criddle R.S. 1995. Plant calorimetry. Part 2. Modeling the differences between apples and oranges. — *Thermochimica Acta*. 250(2): 215–232.
- Heide O.M. 2001. Photoperiodic control of dormancy in *Sedum trephillum* and some other herbaceous perennial plants. — *Physiologia Plantarum*. 113(3): 332–337.
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054>
- Hopkin M.S. Calorimetric Studies of Plant Physiology. 1991. Rh. D. Dissertation. Provo. 90 p.
- [Kolupaev et al.] Колупаев Ю.В., Рябчук Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И. 2015. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе. — *Физиология растений*. 62(4): 533–541.
<https://doi.org/10.7868/s0015330315030112>
- Laux T., Mayer K.F.X., Berger J., Jurgens G. 1996. The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis*. — *Development*. 122: 87–96.
<https://doi.org/10.1242/dev.122.1.87>
- [Lelekova et al.] Лелекова Е.В., Шаклеина М.Н., Савиных Н.П. 2020. Побегообразование у *Selene tatarica* (Caryophyllaceae) на песчаных отмелях р. Вятки. — *Бот. журн.* 105(7): 697–704.
<https://doi.org/10.31857/s0006813620070066>
- Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. — New York. 497 p.
- Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J. 2016. Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications. — *Lipids in Plant and Algae Development*. 1: 1–18.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_1
- Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. 2013. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. — *Photosynthesis Research*. 2–3(116): 489–509.
<https://doi.org/10.1007/S11120-013-9823-4>
- [Los'] Лось Д.А. 2014. Десатуразы жирных кислот. М. 372 с.
- [Lotova] Лотова Л.И. 2000. Морфология и анатомия высших растений. М. 528 с.

- [Malyshev] Малышев Р.В. 2021. Определение свободной и связанной воды в растительных тканях с различным осмотическим давлением, сравнительный анализ метода высушивания над водоотнимающей средой и дифференциальной сканирующей калориметрии. — Успехи современной биологии. 141(2): 64–171.
<https://doi.org/10.31857/s004213242102006X>
- [Malyshev, Atoyan] Малышев Р.В., Атоян М.С. 2018. Оводненность и температура фазового перехода вода–лед в почках древесных растений. — Вестник ИБ НЦ УрО РАН. 2: 2–7.
<https://doi.org/10.31140/j.vestnikib>
- [Malyshev et al.] Малышев Р.В., Шелякин М.А., Головкин Т.К. 2016. Нарушение покоя почек влияет на дыхание и энергетический баланс побегов черники обыкновенной на начальном этапе роста. — Физиология растений. 63(3): 434–442.
<https://doi.org/10.7868/S001533031603009X>
- [Markovskaya et al.] Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Шерудилов Е.Г. 2013. Кратковременная гипотермия и растение. Петрозаводск. 194 с.
- [Maslova, Golovko] Маслова С.П., Головкин Т.К. 2017. Тропизмы подземных побегов, столонов и корневищ. — Журнал общей биологии. 7(2): 47–60.
- [Maslova, Malyshev] Маслова С.П., Малышев Р.В. 2016. Строение и функции корневищ *Mentha arvensis* (Lamiaceae) — Бот. журн. 101(10): 1201–1212.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616100057>
- [Maslova et al.] Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А. 2009а. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимне-вегетирующих хвойных растений в различные сезоны года. — Физиология растений. 56(5): 672–681.
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Малышев Р.В., Головкин Т.К. 2009б. Дыхание и рост двух корневищных травянистых многолетних растений с разным типом экологической стратегии. — Бот. журн. 95(4): 581–591.
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Табаленкова Г.Н., Плюснина С.Н., Головкин Т.К. 2015. Морфология и экология подземного метамерного комплекса длиннокорневищных растений. М. 158 с.
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Дымова О.В., Плюснина С.Н. 2019. Изменение ультраструктуры пластид и пигментного комплекса в процессе морфогенеза подземных побегов *Achillea millefolium* (Asteraceae). — Бот. журн. 104(11–12): 1727–1739.
<https://doi.org/10.1134/s0006813619110127>
- [Maslova et al.] Маслова С.П., Шелякин М.А., Силина Е.В., Малышев Р.В. 2022. Дыхание, запасание энергии и про/антиоксидантный метаболизм в верхушке подземного побега *Achillea millefolium* в процессе фотоморфогенеза. — Физиология растений. 69(6): 665–674.
<https://doi.org/10.31857/s0015330322060203>
- [Mihovich et al.] Михович Ж.Э., Пунегов В.В., Груздев И.В., Рубан Г.А., Зайнуллина К.С. 2017. Биохимическая характеристика растений свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.) при культивировании на Севере. — Известия Самарского научного центра РАН. 19(2–3): 478–481.
- [Mironov et al.] Миронов П.В. Алаудинова Е.В., Репях С.М. 2001. Низкотемпературная устойчивость живых тканей хвойных. Красноярск. 221 с.
- [Mironov et al.] Миронов П.В. Алаудинова Е.В., Лоскутов С.Р. 2017. Низкотемпературная устойчивость тканей меристем почек хвойных: особенности распределения связанной воды в клетках. — Хвойные бореальной зоны. 35(1–2): 117–122.
- [Mironov, Levin] Миронов П.В., Левин Е.Д. 1985. Переохлаждение и обезвоживание хвойных зачатков в зимующих почках лиственницы сибирской. — Физиология растений. 32(4): 695–701.
- [Naraykina et al.] Нарайкина Н.И., Пчелкин В.П., Цыдендамбаев В.Д., Трунова Т.И. 2020. Изменение в жирнокислотном составе и в содержании липидов листьев картофеля при низкотемпературном закаливании: роль $\Delta 12$ -ацил-липидной десатуразы. — Физиология растений. 47(2): 149–156.
<https://doi.org/10.31857/s0015330320020116>
- [Nokhsorov et al.] Нохсоров В.В., Дударева Л.В., Чепалов В.А., Софронова В.Е., Верхотуров В.В., Перк А.А., Петров К.А. 2015. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии. — Вестник БГСХА им. В.Р. Филиппова. 38(1): 127–134.
- Oquist G., Huner N.P.A. 2003. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. — Annu. Rev. Plant Biol. 54: 329–55.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741>
- [Palkin et al.] Палкин Ю.Ф., Мокшенова И.М., Родченко М.Н. 2017. Морозоустойчивость лука-порей Восточной Сибири. — Вестник российской сельскохозяйственной науки. 4: 23–24.
- Polyushkevich L.O., Gancheva M.S., Dodueva I.E., Lutova L.A. 2020. Receptors of CLE peptides in plants. — Russian Journal of Plant Physiology. 67(1): 3–19.
<https://doi.org/10.1134/S1021443720010288>
- Shanklin J., Cahoon E.B. 1998. Desaturation and related modification of fatty acids. — Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49: 611–641.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant>
- Sakai A. 1979. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. — Plant and Cell Physiol. 20(7): 1381–1390.
- [Serebryakova et al.] Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. 2006. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учеб. для вузов. М. 543 с.
- Shi Y., Yue X., An L. 2018. Integrated regulation triggered by a cryophyte ω -3 desaturase gene confers multi-

- ple-stress tolerance tobacco. — J. Exp. Bot. 69(8): 2131–2148.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ery050>
- [Shlyk] Шлык А.А. 1971. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. — Биохимические методы в физиологии растений. М. С. 154–170.
- [Smith et al.] Смит Б.Н., Монако Т.А., Хемминг Д.Б., Хансен Л.Д., Кридлл Р.С. 1996. Связь дыхания и скорости роста у растений большого бассейна США. — Физиология растений. 43(6): 821–825.
- [Sofronova et al.] Софронова Г.И., Трубино Г.И., Шредерс С.М., Макаревский М.Ф. 1978. К методике количественного определения углеводов в вегетативных органах сосны. — Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск. С. 119–133.
- [Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1963. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л. 125 с.
- [Trunova] Трунова Т.И. 2007. Растение и низкотемпературный стресс. М. 54 с.
- [Tumanov] Туманов И.И. 1979. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М. 352 с.
- [Vereshchagin] Верещагин А.Г. 2007. Липиды в жизни растений. М. 78 с.
- Voitsekhovskaja O.V. 2019. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. — Russ. J. of Plant Physiol. 66(3): 351–364.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030154>
- [Zholkevich] Жолкевич В.Н. 1968. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М. 206 с.

WATER CONTENT, FRACTIONAL COMPOSITION OF WATER, CARBOHYDRATE AND FATTY ACID COMPOSITION OF LIPIDS IN RENEWAL BUDS OF *HYLOTELEPHIUM TRIPHYLLUM* (CRASSULACEAE) DURING OVERWINTERING

G. N. Tabalenkova¹, R. V. Malyshev^{1, *}, M. S. Atoyan¹

¹*Institute of Biology, Komi Scientific Center of the Ural Branch of RAS
 Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar, 167000, Russia*

**e-mail: malrus@ib.komisc.ru*

Renewal buds are a good model for studying growth, metabolism and bioenergetics under the influence of environmental factors (light, temperature). Such studies can provide new information about physiological, biochemical and molecular mechanisms of shoot growth at the stage of growth inside the bud under the influence of exogenous and endogenous factors. The paper contains the data on seasonal changes in energy metabolism, fractional composition of water, content of photosynthetic pigments, soluble carbohydrates, protein, and fatty acids in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub. In the renewal buds formed in August, the total water content is about 85%, the share of water passing into the crystalline state — more than 90%, the temperature of the water-to-ice phase transition — -6°C . The intensity of respiration decreases, and the rate of energy storage, accumulation of soluble carbohydrates and unsaturated fatty acids increases gradually against the high water content and high proportion of unbound water in plant tissues as long as the average daily temperatures decrease. There is a direct relationship between the respiration intensity, heat release, and energy storage. During the autumn-winter-spring period, the proportion of stored energy from the energy produced by respiration is about 40%. The formation of the photosynthetic apparatus of renewal buds is accompanied by a decrease in the rate of heat release and in the amount of stored energy. The swelling of buds proceeds simultaneously with an increase in the content of fatty acids, which indicates the activation their synthesis and coincides with the spring maximum content of chlorophylls and carotenoids. At this period, the total water content is about 75%, the proportion of water passing into the crystalline state — about 99%.

The temperature of the water-to-ice phase transition is -4.7°C . This temperature value of ice formation is probably the minimum possible temperature at which irreversible damages to cellular structures occur in renewal buds. Consequently, the high water saturation in renewal buds of *Hylotelephium triphyllum* maintains metabolic processes and, as a result, favors the implementation of morphophysiological and structural rearrangements in them but also significantly increases the risk of damage by negative temperatures in low-snow winters.

Keywords: renewal buds, *Hylotelephium triphyllum*, water content, water-ice phase transition, soluble carbohydrates, protein, fatty acids, chlorophylls, carotenoids

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was supported by the project “Photosynthesis, respiration and bioenergetics of plants and phototrophic organisms (physiological-biochemical, molecular-genetic and ecological aspects)” (No. 122040600021-4).

REFERENCES

- Alaudinova E.V., Simkina S.Yu., Mironov P.V. 2007. Sezonnye izmeneniya soderzhaniya vody v meristimatischeskikh tkanyakh pohek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L. i eyo raspredelenie v kletkakh. — Khvoynye boreal'noy zony. [Seasonal changes in water content in the meristematic tissues of the buds of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L. and its distribution in the cells. — Conifers of the boreal zone]. XXIV. 4–5: 487–491 (In Russ.).
- Alaudinova E.V., Simkina S.YU., Mironov P.V. 2010. Vodorastvorimye veshchestva meristem pohek *Picea obovata* L. i *Pinus sylvestris* L.: soderzhanie, sostav i svoystva pri formirovaniy sostoyaniya nizkotemperaturnoy ustoychivosti. [Water-soluble substances of the bud meristems of *Picea obovata* L. and *Pinus sylvestris* L.: content, composition and properties in the formation of a state of low-temperature resistance]. — Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal. 2: 227–333 (In Russ.).
- Babak T.V. 2011. Distribution and life forms of species of the family Crassulaceae in the European Northeast. — Bot. Zhurn. 7: 869–880 (In Russ.).
- Berestovoy M.A., Pavlenko O.S., Goldenkova-Pavlova I.V. 2019. Desaturazy zhirnykh kislot rasteniy: rol' v zhiznedeystel'nosti rasteniy i biotekhnologicheskiy potentsial [Plant fatty acid desaturases: a role in plant life and biotechnological potential]. — Uspekhi sovremennoy biologii. 139(4): 338–351 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0042132419040045>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. — Analytical Biochemistry. 72(1–2): 248.
- Chadin I.F., Dal'ke I.V., Malyshev R.V. 2018. Assessment of the frost resistance of Sosnowskyi hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) after removing snow cover in early spring. — Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy. 4: 105–116 (In Russ.).
- Charra-Vaskou K., Badel E., Charrier G., Ponomarenko A., Bonhomme M., Foucat L. et al., 2015. Cavitation and water fluxes driven by ice water potential in *Juglans regia* during freeze-thaw cycles. — J. Exp. Bot. 67: 739–750.
- Cuttriss A.J., Chubb A.C., Alawady A., Grimm B., Pogson B.J. 2007. Regulation of lutein biosynthesis and prolamellar body formation in *Arabidopsis*. — Funct. Plant Biol. 34: 663–72.
<https://doi.org/10.1071/FP07034>
- Dal'ke I.V., Chadin I.F., Malyshev R.V., Zakhzhizh I.G., Tishin D.V., Kharevskiy A.A., Solod E.G., Shajkina M.N., Popova M.YU., Polyudchenkov I.P., Tagunova I.I., Lyazev P.A., Belyaeva A.V. 2019. Frost resistance of Sosnowsky hogweed based on the results of laboratory and field experiments. — Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy. 4: 12–25 (In Russ.).
- Deryabin A.N., Trunova T.I. 2022. Colligative effects of low-molecular sugar solutions and their role in plants under hypothermia. — Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. 1: 26–36 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S1026347021060044>
- Dodueva I.E., Tvorogova V.E., Azarakhsh M., Lebedeva M.A., Lutova L.A. 2016. Stvolovye kletki rasteniy: edinstvo i mnogoobrazie [Plant stem cells: unity and diversity]. — Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. 20(4): 441–458 (In Russ.).
<https://doi.org/10.18699/VJ16.172>
- Duan B., Yang Y., Lu Y., Li C., Korpelainen H., Berninger F. 2007. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*. — Journal of Experimental Botany. 58: 302–305.
- Feurtado J.A., Ambrose S.J., Cutler A.J., Ross A.R.S., Abrams S.R., Kermode A.R. 2004. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* DOUGL. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism. — Planta. 218: 630–639.
- Gardea A.A., Carvajal-Millan E., Orozco J.A., Guerrero V.M., Llamas J. 2000. Effect of chilling on calorimetric responses of dormant vegetative apple buds. — Thermochimica Acta. 349(1–2): 89–94.
[https://doi.org/10.1016/S0040-6031\(99\)00500-6](https://doi.org/10.1016/S0040-6031(99)00500-6)
- Golovkin B.A. 1973. Pereselenie travyanistyykh mnogoletnikov na Polyarnyy Sever. [Relocation of herbaceous perennials to the Polar North]. Leningrad. 266 p. (In Russ.).
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Bacharov D.S., Babak T.V., Zakhzhizh I.G. 2007. Tolstyankovye v kholodnom klimate. [Plant respiration. Physiological aspects] St. Petersburg. 205 p. (In Russ.).
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Bacharov D.S. 2008. Mesostucture and activity of the photosynthetic apparatus of three species of sem plants. Crassulaceae in cold climates. — Fiziologiya rasteniy. 55(5): 671–680 (In Russ.).
- Golovko T.K., Zakhzhizh I.G., Tabalenkova G.N. 2021. Induction of CAM photosynthesis in *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub (Crassulaceae) under conditions of the European Northeast. — Fiziologiya rasteniy. 68(1): 93–102 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/s0015330320060044>
- Graskova I.A., Dudareva L.V., ZHivet'ev M.A., Stolbikova A.V., Sokolova N.A., Vojnikov V.K. 2011. Dinamika sezonnykh izmeneniy zhirnokislotoy sostava, stepeni nenasyshchennosti zhirnykh kislot i aktivnosti atsil-lipidnykh desaturaz v tkanyakh nekotorykh lekarstvennykh rasteniy, proizrastayushchikh v usloviyakh Predbaikal'ya. [Dynamics of seasonal changes in fatty acid composition, the degree of unsaturation of fatty acids and the activity of acyl-lipid desaturases in the tissues of some medicinal plants growing in the conditions of Cisbaikalia]. — Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 4: 223–230 (In Russ.).

- Gusev N.A. 1974. Sostoyanie vody v rasteniyakh [Water condition in plants]. Moscow. 134 p. (In Russ.).
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach W.R., Criddle R.S. 1994. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model. — *Planta*. 194: 77–85.
- Hansen L.D., Hopkim M.S., Taylor D.K., Anekonda T.S., Rank D.R., Breidenbach R.W., Criddle R.S. 1995. Plant calorimetry. Part 2. Modeling the differences between apples and oranges. — *Thermochimica Acta*. 250(2): 215–232.
- Heide O.M. 2001. Photoperiodic control of dormancy in *Sedum triphyllum* and some other herbaceous perennial plants. — *Physiologia Plantarum*. 113(3): 332–337. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054>
- Hopkin M.S. Calorimetric Studies of Plant Physiology. 1991. Rh. D. Dissertation. Provo. 90 p.
- Kolupaev Yu.V., Ryabchuk N.I., Vajner A.A., Yastreb T.O., Oboznyi A.I. 2015. Aktivnost' antioksidantnykh fermentov i sodержanie osmolitov v prorostkakh ozimyykh zlakov pri zakalivani i kriostresse [Activity of antioxidant enzymes and osmolyte content in winter cereal seedlings during hardening and cryostress]. — *Fiziologiya rasteniy*. 62(4): 533–541 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/s0015330315030112>
- Laux T., Mayer K.F.X., Berger J., Jurgens G. 1996. The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis*. — *Development*. 122: 87–96. <https://doi.org/10.1242/dev.122.1.87>
- Lelekova E.V., Shakleina M.N., Savinykh N.P. 2020. Sprouting in *Selene tatarica* (Caryophyllaceae) on the sandbanks of the Vyatka River. — *Bot. Zhurn.* 105(7): 697–704 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/s0006813620070066>
- Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. — New York. 497 p.
- Li-Beisson Y., Nakamura Y., Harwood J. 2016. Lipids: from chemical structures, biosynthesis, and analyses to industrial applications. — *Lipids in Plant and Algae Development*. 1: 1–18. https://doi.org/10.1007/978-3-319-25979-6_1
- Los D.A., Mironov K.S., Allakhverdiev S.I. 2013. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. — *PhotosynthResearch*. 2–3(116): 489–509. <https://doi.org/10.1007/S11120-013-9823-4>
- Los' D.A. 2014. Desaturazy zhirnykh kislot [Fatty acid desaturases]. — *Nauchnyy mir*. P. 18–30 (In Russ.).
- Lotova L.I. 2000. Morfologiya i anatomiya vysshikh rasteniy [Morphology and anatomy of higher plants]. Moscow. 528 p. (In Russ.).
- Malyshev R.V., Shelyakin M.A., Golovko T.K. 2016. Narushenie pokoya pochetk vliyaet na dykhanie i energeticheskiy balans pobegov cherniki obyknovennoy na nachal'nom etape rosta [Impaired kidney dormancy affects respiration and energy balance of common blueberry shoots during initial growth]. — *Fiziologiya rasteniy*. 63(3): 434–442 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S001533031603009X>
- Malyshev R.V., Atoyana M.S. 2018. Ovodnennost' i temperatura fazovogo perekhoda voda–lyod v pochkhakh drevesnykh rasteniy [Water content and temperature of the water-ice phase transition in the buds of woody plants]. — *Vestnik IB NTS UrO RAN*. 2: 2–7 (In Russ.). <https://doi.org/10.31140/j.vestnikib>
- Malyshev R.V. 2021. Opredelenie svobodnoy i svyazannoy vody v rastitel'nykh tkanyakh s razlichnym osmoticheskim davleniem, sravnitel'nyy analiz metoda vysushivaniya nad vodootnimayushhey sredoy i differentsial'noy skaniruyushchey kalorimetrii [Determination of free and bound water in plant tissues with different osmotic pressure, comparative analysis of the method of drying over a water-removing medium and differential scanning calorimetry]. — *Uspekhi sovremennoy biologii*. 141(2): 64–171 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/s004213242102006X>
- Markovskaya E.F., Sysoeva M.I., Sherudilo E.G. 2013. Kratkovremennaya gipotermiya i rastenie [Short-term hypothermia and plant]. *Petrozavodsk*. 194 p. (In Russ.).
- Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A. 2009a. Strukturno-funktsional'nye izmeneniya fotosinteticheskogo apparata u zimnevegetiruyushchikh khvojnykh rasteniy v razlichnye sezony goda [Structural and functional changes in the photosynthetic apparatus in winter-growing coniferous plants in different seasons of the year]. — *Fiziologiya rasteniy*. 56(5): 672–681 (In Russ.).
- Maslova S.P., Malyshev R.V., Golovko T.K. 2009b. Respiration and growth of two rhizomatous herbaceous perennials with different type of ecological strategy. — *Bot. Zhurn.* 95(4): 581–591 (In Russ.).
- Maslova S.P., Tabalenkova G.N., Plyusnina S.N., Golovko T.K. 2015. Morfologiya i ekologiya podzemnogo metamernogo kompleksa dlinnokornevishchnykh rasteniy [Morphology and ecology of the underground metameric complex of long-rhizome plants]. Moscow. 158 p. (In Russ.).
- Maslova S.P., Malyshev R.V. 2016. Structure and functions of rhizomes *Mentha arvensis* (Lamiaceae). — *Bot. Zhurn.* 101(10): 1201–1212 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813616100057>
- Maslova S.P., Golovko T.K. 2017. Tropizmy podzemnykh pobegov, stolonov i kornevishch [Tropisms of underground shoots and rhizomes]. — *Zhurnal obshchey biologii*. 7(2): 47–60 (In Russ.).
- Maslova S.P., Dymova O.V., Plyusnina S.N. 2019. Changes in the ultrastructure of plastids and the pigment complex during the morphogenesis of underground shoots of *Achillea millefolium* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 104(11–12): 1727–1739 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/s0006813619110127>
- Maslova S.P., Shelyakin M.A., Silina E.V., Malyshev R.V. 2022. Dykhanie, zapasanie energii i pro/antioksidantnyy metabolizm v verkhushke podzemnogo pobega *Achillea*

- millefolium* v protsesse fotomorfogeneza [Respiration, energy storage and pro/antioxidant metabolism in the apex of underground shoots of *Achillea millefolium* during photomorphogenesis]. — Fiziologiya rasteniy. 69(6): 665–674 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/s0015330322060203
- Mihovich Zh.Eh., Punegov V.V., Gruzdev I.V., Ruban G.A., Zajnullina K.S. 2017. Biokhimicheskaya kharakteristika rasteniy sverbigi vostochnoy (*Bunias orientalis* L.) pri kul'tivirovanii na Severe [Biochemical characteristics of eastern sverbigi plants (*Bunias orientalis* L.) during cultivation in the North]. — Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. 19(2–3): 478–481 (In Russ.).
- Mironov P.V., Alaudinova E.V., Repyakh S.M. 2001. Nizkotemperaturnaya ustoychivost' zhivyykh tkaney khvoynykh [Low-temperature stability of living tissues of conifers]. Krasnoyarsk. 221 p. (In Russ.).
- Mironov P.V., Levin E.D. 1985. Pereokhlazhdenie i obezvozhivanie khvoynykh zachatkov v zimuyushchikh pochkakh listvennitsy sibirskoy [Supercooling and dehydration of conifers in wintering Siberian larch buds]. — Fiziologiya rasteniy. 32(4): 695–701 (In Russ.).
- Mironov P.V., Alaudinova E.V., Loskutov S.R. 2017. Nizkotemperaturnaya ustoychivost' tkaney meristem pochek khvoynykh: osobennosti raspredeleniya svyazannoy vody v kletkakh [Low-temperature resistance of tissues of coniferous kidney meristems: distribution features of bound water in cells]. — Khvoynye boreal'noy zony. 35(1–2): 117–122 (In Russ.).
- Narajkina N.I., Pchelkin V.P., Tsydendambaev V.D., Trunova T.I. 2020. Izmenenie v zhirnokislotnom sostave i v sodержanii lipidov list'ev kartofelya pri nizkotemperaturnom zakalivanii: rol' $\Delta 12$ —atsil-lipidnoj desaturazy [Changes in the fatty acid composition and lipid content of potato leaves during low-temperature hardening: the role of $\Delta 12$ -acyl-lipid desaturase]. — Fiziologiya rasteniy. 47(2): 149–156 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/s0015330320020116
- Nokhsorov V.V., Dudareva L.V., Chepalov V.A., Sofronova V.E., Verkhoturov V.V., Perk A.A., Petrov K.A. 2015. Svobodnye zhirnye kisloty i adaptatsiya organizmov k kholodnomu klimatu Yakutii [Free fatty acids and adaptation of organisms to the cold climate of Yakutia]. — Vestnik BGSKHA im. V.R. Filippova. 38(1): 127–134 (In Russ.).
- Oguist G., Huner N.P.A. 2003. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. — Annu. Rev. Plant Biol. 54: 329–55.
https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.54.072402.115741
- Palkin Yu.F., Mokshonova I.M., Rodchenko M.N. 2017. Morozoustoychivost' luka-poreya Vostochnoy Sibiri [Frost resistance of leeks in Eastern Siberia]. — Vestnik Rossiyskoy sel'skokhozyaystvennoy nauki. 4: 23–24 (In Russ.).
- Polyushkevich L.O., Gancheva M.S., Dodueva I.E., Lutova L.A. 2020. Receptors of CLE peptides in plants. — Russian Journal of Plant Physiology. 67(1): 3–19.
https://doi.org/10.1134/S1021443720010288
- Shanklin J., Cahoon E.B. 1998. Desaturation and related modification of fatty acids. — Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 49: 611–641.
https://doi.org/10.1146/annurev.arplant
- Sakai A. 1979. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. — Plant and Cell Physiol. 20(7): 1381–1390.
- Serebryakova T.I., Voronin N.S., Elenevskij A.G., Batygina T.B., Shorina N.I., Savinykh N.P. 2006. Botanika s osnovami fitotsenologii: Anatomiya i morfologiya rasteniy [Botany with the basics of phytocenology: anatomy and plant morphology]. — Ucheb. dlya vuzov. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Shlyk A.A. 1971. Opredelenie khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev [Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts]. — Biokhimicheskie metody v fiziologii rasteniy. Moscow. P. 154–170 (In Russ.).
- Smit B.N., Monako T.A., Hemming D.B., Hansen L.D., Kridl R.S. 1996. Svyaz' dykhaniya i skorosti rosta u rasteniy bol'shogo basseyna SSHA [Association of respiration and growth rate of large basin plants SSHA]. — Fiziologiya rasteniy. 43(6): 821–825 (In Russ.).
- Shi Y., Yue X., An L. 2018. Integrated regulation triggered by a cryophyte ω -3 desaturase gene confers multiple-stress tolerance tobacco. — J. Exp. Bot. 69(8): 2131–2148.
https://doi.org/10.1093/jxb/ery050
- Sofronova G.I., Trubino G.I., Shreders S.M., Makarevskij M.F. 1978. K metodike kolichestvennogo opredeleniya uglevodov v vegetativnykh organakh sosny. Fiziologo-biokhimicheskie issledovaniya sosny na Severe. [Towards a method for the quantitative determination of carbohydrates in the vegetative organs of pine. — Physiological and biochemical studies of pine in the North]. Petrozavodsk. P. 119–133 (In Russ.).
- Tikhomirov B.A. 1963. Ocherki po biologii rasteniy Arktiki. [Essays on Arctic plant biology]. Moscow; Leningrad. 125 p. (In Russ.).
- Trunova T.I. 2007. Rastenie i nizkotemperaturnyy stress [Plant and low temperature stress]. Moscow. 54 p. (In Russ.).
- Tumanov I.I. 1979. Fiziologiya zakalivaniya i morozostoykosti rasteniy [Physiology of hardening and frost resistance of plants]. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Vereshchagin A.G. 2007. Lipidy v zhizni rasteniy [Lipids in plant life]. Moscow. 78 p. (In Russ.).
- Voitsekhovskaja O.V. 2019. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. — Russ. J. Plant Physiol. 66(3): 351–364.
https://doi.org/10.1134/S1021443719030154
- Zholkevich V.N. 1968. Energetika dykhaniya vysshikh rasteniy v usloviyakh vodnogo defitsita [Energy of respiration of higher plants in conditions of water deficit]. Moscow. 206 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ДОЛГОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СПЕКТРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

© 2024 г. О. В. Созинов^{1,*}, К. В. Щукина^{2,**}, Д. С. Кессель², Н. С. Ликсакова²,
Д. М. Мирин³, М. В. Нешатаев², А. Г. Хмарик²

¹Гродненский государственный университет им. Янки Купалы
пер. Доватора, 3/1–143, Гродно, 230000, Беларусь

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

³Санкт-Петербургский государственный университет
Средний пр-т В.О., 41/43, Санкт-Петербург, 199178, Россия

*e-mail: o.sozinov@grsu.by

**e-mail: schukina@binran.ru

Поступила в редакцию 20.12.2023 г.

Получена после доработки 08.07.2024 г.

Принята к публикации 09.07.2024 г.

Проведены исследования изменений видового состава и спектра биоморф луговой растительности на территории научно-опытной станции “Отрадное” (Ленинградская область, Россия), произошедших за 60-летний постагрогенный период: временной отрезок — с момента прекращения интенсивного луговодства в 1955–1960 гг. до 2018–2022 гг. Показана относительная стабильность спектра жизненных форм при значительной долговременной видовой изменчивости сообществ за рассматриваемый временной отрезок. По прошествии 60 лет, в последние 20 из которых хозяйственное использование сохранившихся луговых участков прекращено, произошло увеличение видового богатства сообществ за счет роста количества длиннокорневишных видов. Дерновинные злаки и осоки демонстрируют относительную стабильность участия.

Начальные стадии зарастания луга лесом характеризуются появлением кустарничков, кустарников и деревьев. На уровне тенденций усилилось доминирование многолетних летнезеленых трав и повысилась роль тонко-длиннокорневишных растений. На первой стадии зарастания лугов лесной растительностью отмечен рост участия одно-двулетних летнезеленых трав.

Ключевые слова: луг, динамика растительности, биоморфа, станция Отрадное, корневая система, видовой состав, Ленинградская область, экологический градиент, закустаривание, растительные инвазии

DOI: 10.31857/S0006813624070025, **EDN:** PSUSXA

Жизненные формы отражают адаптации растений ко всему комплексу факторов внешней среды, как абиотических, так и фитоценологических (Serebryakov, 1962), достаточно точно характеризую функциональную структуру ценоза. Именно поэтому биоморфологический анализ широко применяется в фитоценологии при комплексном рассмотрении луговых ценофлор (Marakulina, Degteva, 2008; Parinova, 2010; Egorova, 2013).

Исследования луговой растительности в условиях экстенсивного сельского хозяйства яв-

ляются актуальным направлением в современной геоботанике. Это дает возможность сравнить полученные нами данные с результатами других исследователей. Изучение изменчивости видового состава лугов, восстанавливающихся после использования, дает разные, иногда противоположные, результаты. Масштабное исследование сукцессий на заброшенных сельхозугодьях Европы (Prévosto et al., 2011) продемонстрировало сильное влияние перехода к более поздним (30–35 лет с момента прекращения хозяйственной

деятельности) стадиям сукцессии на флористический состав лугов и пустошей. В ходе сукцессии общее количество “устойчивых” видов (тех, чья численность изменилась менее, чем на 40%) уменьшилось, а также произошло значительное изменение видового состава при заселении деревьев и кустарников. Однако изучение залежей в Ярославской области (Mirin et al., 2023) показало, что при зарастании сельхозугодий лесом в период с 10 до 30 (35) лет существенных изменений в травостое не происходит. При исследовании разновозрастных залежей (от 1 до 40 и более лет) островной поймы Северной Двины (Архангельская обл.) установлено, что в период 20–40 лет после забрасывания количество видов приближается к естественным пойменным угодьям (индекс Жаккара — 0.49), однако и через 40 лет состав ценофлоры не становится идентичен естественным сообществам (Porova et al., 2019).

Луг, на котором проводились исследования, расположен на территории Научно-опытной станции “Отрадное” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) (Дендрологический парк им. С.Я. Соколова, далее — НОС “Отрадное”). Станция находится в Приозерском районе Ленинградской области (60°50' с.ш. и 30°15' в.д.) на северном берегу крупного (~70 км²) озера Отрадное. Изучаемые луга расположены на пологом склоне южной экспозиции (вторая озерная терраса, сложенная безвалунными средними и тяжелыми суглинками, которые на глубине 30–50 см подстилаются ленточными глинами) (Svyazeva et al., 2011). От озера луговой массив отграничен полосой прибрежного леса — черноольхово-вязовника (*Ulmus laevis* + *Alnus glutinosa*). В верхней части склона луга граничат с сосновым лесом с опушкой из подроста ольхи серой на водораздельной равнине.

До 1939 г. на этой части Карельского перешейка большинство не занятых лесом земель находились под искусственно созданными сеянными лугами и пашнями (Makarevich, 1963). Со второй половины 1950-х гг. территория НОС “Отрадное” стала полигоном экспериментальных геоботанических исследований луговой растительности — здесь располагался геоботанический опытный участок “Шенниковский луг” (Shennikov, 1963; Makarevich, 1963, 1970). Геоботаники БИН РАН под руководством А.П. Шенникова изучали влияние удобрений, режимов

косьбы на состав и структуру луговых сообществ; внутривидовые и межвидовые взаимоотношения луговых растений (Shennikov, Makarevich, 1963). К тому времени растительность рассматриваемой территории уже некоторое время находилась в стадии смены травостоев сравнительно простого по строению и однородного посевного ценоза природными, которые характеризуются богатством видового состава. Из видов, оставшихся от сообществ сеяных лугов, в составе присутствовали *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Trifolium pratense* L., *T. repens* L. При закладке опытов (1955 г.) в злаково-разнотравном травостое лугов преобладали: *Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum* L., *Alopecurus pratensis* и *Alchemilla monticola* Opiz (Makarevich, 1963). При этом видовой состав был однородным по всему профилю луга, от основания склона до его вершины, тогда как по биомассе в нижней части склона преобладали злаки, а в верхней — разнотравье (Shennikov, Makarevich, 1963).

Экспериментальные работы, в которые входили различные режимы кошения и внесения удобрений, осуществлялись на луговом стационаре НОС “Отрадное” вплоть до 1980-х гг. В конце 1990-х — начале 2000-х гг. на этих лугах проводился активный выпас скота (овец). Интенсивное хозяйственное использование данных лугов прекратилось в начале 2000-х гг. На части территории НОС “Отрадное”, занятой в прошлом лугами, после прекращения хозяйственной деятельности начались сукцессионные процессы формирования вторичной лесной растительности (сероольшанников, березняков и осинников).

В 2018 г. сотрудниками лаборатории общей геоботаники БИН РАН на данном участке заложен эколого-ценотический профиль по орographicкому градиенту на склоне юго-западной экспозиции к северному берегу оз. Отрадное (луговой фрагмент катены) (Sozinov et al., 2022). В 2022 г. в 600 м к ЮВ от профиля в расположенном выше по склону луговом массиве заложена серия пробных площадей (ПП) для исследования процессов формирования лесной растительности на участке зарастающих вторичных плакорных лугов (рис. 1).

Целью настоящего исследования было выявление особенностей долговременной изменчивости видового состава и спектра биоморф травянистых

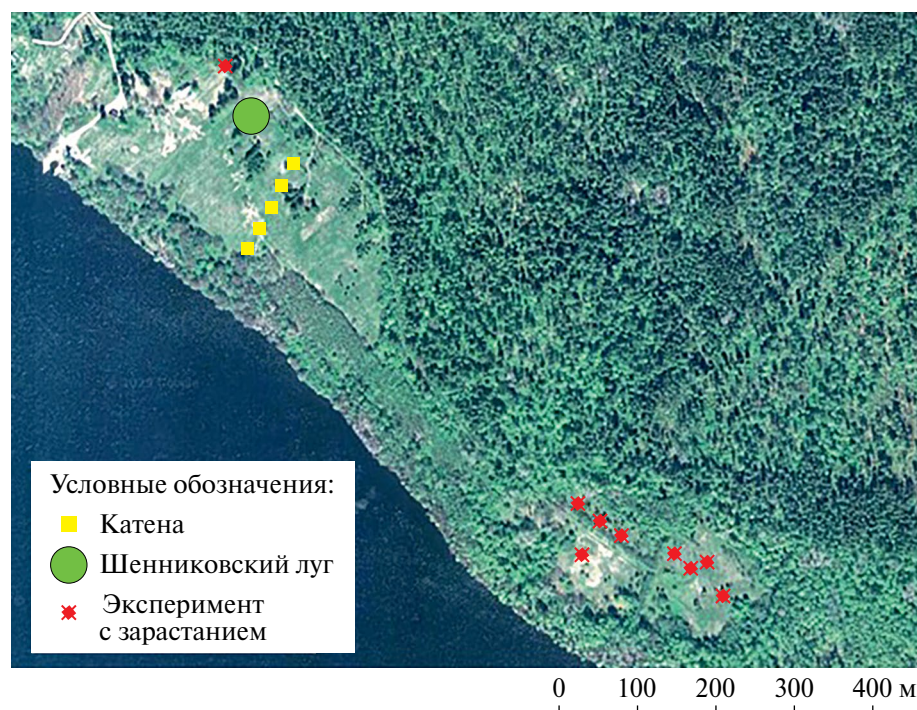


Рис. 1. Схема размещения пробных площадей на территории НОС “Отрадное” (основа Google Map).

Fig. 1. The layout of the sample plots on the territory of the Otradnoye RES (the base is taken from Google Map).

растений луговой растительности после прекращения сельскохозяйственной деятельности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Геоботанические описания 1955–1960 гг. в луговом массиве, частью которого является “Шенниковский луг”, заимствованы из статьи А.П. Шенникова и В.Н. Макаревич (Shennikov, Makarevich, 1963). Большая часть этих описаний сделана на экспериментальных участках в верхней, более возвышенной, части лугового массива (~0.5 га). Для полного охвата видового разнообразия данного луга на катене заложен геоботанический профиль из пяти мониторинговых ПП, 100 м² каждая, пересекающий луговой массив с юго-запада на северо-восток, с ежегодной повторностью описаний (2018–2021.) (Sozinov et al., 2022).

Также в 2022 г. заложена серия из 18 ПП (100 м²), включающая четыре варианта по градиенту зарастания (в каждом варианте по четыре-пять повторностей (*n*)) (см. рис. 1). Для выявления изменений, произошедших в биоморфологической структуре сообществ, выбраны

описания ПП первых двух вариантов зарастания лугов лесом. Вариант 1 (*n* = 4): чистый или почти чистый луг (всходы и подрост деревьев и кустарников отсутствуют или их покрытие не превышает 5%); вариант 2 (*n* = 5): начальная стадия зарастания луга, проективное покрытие кустарников и подрост деревьев от 5 до 20% с высотой подрост до 1.5 м.

В пределах ПП проведены геоботанические описания растительных сообществ (Ipatov, Mirin, 2008). Названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995). Гербарные образцы хранятся в LE и GRSU. Классификация жизненных форм проведена отдельно по двум вариантам системы: по И.Г. Серебрякову (Serebryakov, 1962, 1964) и сводке М.Ю. Тихоходевой, В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015), основанной на материалах Н.И. Науменко (Naumenko, 2008) и Л.П. и Г.П. Рысиных (Rysin, Rysina, 1987).

Статистическая обработка материала осуществлялась с помощью критерия Манна–Уитни в PAST 4.10 (Hammer et al., 2001); вычислен индекс Жаккара (Denisova, 1999).

Биоморфологический анализ ценофлоры лугов НОС “Отрадное” проводился на основе своего списка из 123 видов, отмеченных в описаниях из архивных данных, а также в современных описаниях сообществ катены и лугов, зарастающих лесом.

В классификации жизненных форм трав по И.Г. Серебрякову (Serebryakov, 1964) используются морфологические особенности их подземных органов. Поэтому, кроме анализа спектра жизненных форм ценофлоры лугов НОС “Отрадное”, нами изучена изменчивость участия биоморф по типам корневой системы в сложении луговой растительности. Еще Б.А. Быков (Быков, 1970) отмечал, что познать законы формирования растительных сообществ, пути их становления, взаимосвязей со средой обитания, изменений и смен растительных группировок возможно только при глубоком знании подземных частей растений (цит. по: Oleynikova, 2018). Поскольку существует много разных вариантов классификаций травянистых растений по типам корневых систем (Serebryakov, 1962, 1964; Zhmylev et al., 2021; Tikhodeeva, Lebedeva, 2015 и т.д.), и, кроме того, в зависимости от условий среды, один и тот же вид может иметь разный тип биоморфы, мы использовали для анализа видов две классификации: исходная — И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) и модифицированная по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015). Это было сделано также для подтверждения тенденций, обнаруженных в ходе изучения долговременной изменчивости спектра биоморф травянистых растений лугов после прекращения на них сельскохозяйственной деятельности. Используемые классификации типов корневых систем несколько отличаются друг от друга. В сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) больше градаций, кроме того, дерновинные формы включены в классификацию на равных с остальными типами, тогда как в использованном нами варианте системы И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) образование дернины у растений трактуется как самостоятельный признак.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ долгосрочной изменчивости спектра жизненных форм (без учета типов корневых систем) травянистых растений на лугах (включая

и начальные стадии зарастания лесом) за период в 60 лет показал его относительную устойчивость ($p > 0.05$) (табл. 1). Стабильность в составе жизненных форм в ходе сукцессии лугов отмечали и другие исследователи (Pospelov, Pospelova, 2001; Egorova, 2013). Например, колебания числа видов отдельных жизненных форм в луговых сообществах поймы р. Оки в течение первой половины XX в. (период в 30–50 лет) составляли от двух до пяти видов (Egorova, 2013).

Наши исследования показали, что на лугах НОС “Отрадное” выявленная устойчивость формируется при значительной долговременной видовой изменчивости сообществ: индекс Жаккара для архивных и актуальных данных для сообществ катены составил 0.33. При сравнении луговых сообществ, находящихся на начальных стадиях зарастания, с архивными описаниями луговых ценозов получены значения индекса Жаккара 0.35 и 0.41 (для архивного списка видов и видовых спектров описаний вариантов зарастания 1 и 2 соответственно). Опушечно-луговые и опушечно-сорно-луговые виды, среди которых *Steris viscaria* (L.) Rafin., *Cerastium holosteoides* Fries, *Dianthus deltoides* L., *Omalotheca sylvatica* (L.) Sch. Bip. & F. Schultz, *Plantago lanceolata* L. и др., сменились за 60 лет на опушечно-лесные и опушечные виды: *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Centaurea phrygia* L. Появились болотно-луговые (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Poa palustris* L.), а также инвазивные (*Lupinus polyphyllus* Lindl., *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl) виды. Общими для всех четырех анализируемых списков видов (архивные данные, катена, два варианта зарастания) остались 26 видов растений (21.2% полного видового списка).

В списке видов 1960-х гг. насчитывается 61 вид. В видовом списке сообществ катены отмечено 68 видов. Ценофлора лугов варианта 1 содержит 60 видов трав, а варианта 2 — 70 видов трав.

Наши исследования луговой катены показали, что травостой и, в целом, травяные ценозы за прошедшие 60 лет сильно изменились, как и предсказывал А.П. Шенников (Shennikov, Makarevich, 1963). Произошла смена видового состава участвующих в сложении травостоя растений, сформировались новые сообщества (табл. 2). Актуальная растительность ценотически дифференцирована по склону: в нижней части склона располагаются сообщества болотистых

Таблица 1. Спектр групп жизненных форм видов в травостое (число видов, шт.) (жизненные формы приведены по системе И.Г. Серебрякова, 1962, 1964)

Table 1. The spectrum of groups of life forms of species in the herbage (number of species) (life forms are given according to the system of I.G. Serebryakov, 1962, 1964)

Жизненная форма Life form	“Шенниковский” луг “Shennikovskiy” meadow		1-я стадия зарастания луга лесом First stage of overgrowing the meadow with forest	2-я стадия зарастания луга лесом Second stage of overgrowing the meadow with forest
	1955–1960	2018–2021	2022	
Многолетние летнезеленые травы, mlT Perennial summergreen herbs, mlT	51	63	49	58
Многолетние зимнезеленые травы, mzT Perennial wintergreen herbs, mzT	5	2	4	6
Одно-двулетние летнезеленые травы, odlT Annual and biennial summergreen herbs, odlT	5	3	7	6
Летнезеленый кустарник, IK Summergreen shrub, IK	0	0	1	1
Летнезеленый кустарничек, IKk Summergreen dwarf shrub, IKk	0	0	0	1
Bcero / Total	61	68	61	72

гигромезофитных (таволговых и двукисточнико-вых) лугов, выше находятся настоящие мезофит-ные луга с доминированием *Alopecurus pratensis* L. и *Arrhenatherum elatius*, а в верхней части склона — злаковые луга с *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.

Сообщества катены и варианта 1 зарастания лугов лесом относятся к одной сукцессионной стадии. Однако их ценотическая принадлежность неодинакова (см. табл. 2).

В луговом массиве, зарастающем лесной рас-тительностью, на котором заложены постоянные пробные площадки вариантов 1 и 2, встречаются настоящие мезофитные и гигромезофитные луга (см. табл. 2). Обильными видами здесь являются: *Lupinus polyphyllus*, *Alopecurus pratensis*, *Calamagros-tis epigeios*, *Aegopodium podagraria*, *Chamaenerion an-gustifolium* (L.) Scop., *Dactylis glomerata*, *Filipendu-la ulmaria*.

“Шенниковский” луг (луговая катена). На лу-говой катене НОС “Отрадное” доминирова-ние многолетних летнезеленых трав усилилось и стало подавляющим (см. табл. 1). Сходные ре-зультаты получены для лугов и пустошей Евро-пы в ходе масштабного исследования сукцессий на заброшенных сельхозугодьях: число летнезе-

леных видов значительно увеличилось в каждом местообитании (Prévosto et al., 2011). Остальные жизненные формы (многолетние зимнезеленые травы и одно-двулетние летнезеленые травы) на “Шенниковском” лугу в среднем вдвое снизили свое присутствие.

Анализ спектра групп травяных видов по типам строения корневых систем по системе И.Г. Се-ребрякова (Serebryakov, 1962, 1964) на террито-рии “Шенниковского” луга показал изменения, произошедшие за 60 лет (табл. 3). Незначи-тельно сократилась доля короткокорневищно-кистекорневых трав. Если в 1960-х гг. они в процентном отношении по количеству ви-дов являлись лидирующей группой биоморф, то в настоящее время доминирующей био-морфой в составе фитоценозов стали тонко-длиннокорневищные растения (в том числе за счет сокращения доли всех прочих жизнен-ных форм). Число тонко-длиннокорневищных видов увеличилось более, чем в 1.5 раза (см. табл. 3). Уменьшилась доля стержнекорневых травянистых растений. Отмечено, что ранее здесь было зафиксировано увеличение обилия корневищных растений — в 1970-х гг., на участ-ке луга без хозяйственного использования (в от-

Таблица 2. Фрагмент синоптической таблицы сравниваемых луговых сообществ

Table 2. Fragment of a synoptic table of compared meadow communities

Сравниваемые варианты лугов Compared variants of meadows	Начальные стадии зарастания луга лесом: вариант 1 (1-1 – 1-4) и вариант-2 (2-1 – 2-5) Initial stages of overgrowing the meadow with forest: variant 1 (1-1 – 1-4) and variant-2 (2-1 – 2-5)									Луговая catena Meadow catena					*Архив *Archive
	1-2	1-4	2-3	1-1	2-5	2-2	1-3	2-1	2-4	1	2	3	4	5	
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	V ⁵	V ⁴	V ³	V ³	IV ²	IV ²	V ⁴	V ²	V ³	IV ³	V ⁴	V ⁴	V ²	V ²	V ³
<i>Geum rivale</i> L.	V ³	I ⁺	I ^R	I ²				II ⁺	I ⁺	V ²	III ¹	V ²	V ⁺	IV ¹	V ¹
<i>Galium album</i> Mill.	II ²	V ³	IV ²	II ²	V ²	I ⁺	III ²	II ⁺	III ¹	V ²	II ⁺	IV ²	IV ²	IV ²	
<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.		III ⁴	V ⁵	V ⁵	V ⁵	V ⁵		IV ³		I ⁺	V ³	V ¹		V ²	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	IV ³	IV ³	II ²	I ²	IV ²	V ³	V ³	IV ²	I ⁺	V ³	V ²	IV ²	V ³	II ¹	V ³
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		II ²				I ^R	V ⁴	IV ⁴		I ⁺		IV ¹		II ¹	
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	II ³	II ²	I ³			I ²		I ^R	V ³	V ⁵	V ⁴	IV ²	I ⁺	V ²	
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.				III ³		IV ²	V ⁴	V ⁴	V ²						
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth						I ¹		V ⁴	V ⁴					V ⁵	
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert											V ⁵				
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		I ⁺				I ⁺				II ²	V ²	V ⁴	V ²	IV ²	V ¹
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl					I ¹					I ⁺	I ⁺	IV ²	IV ⁵	V ²	
<i>Festuca rubra</i> L.				I ⁺	V ²							I ⁺			V ⁴
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.					III ²								I ⁺		V ⁴
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	IV ²	III ²	IV ²	II ¹	V ³	V ²	I ²		I ¹	IV ¹	V ¹	IV ²	IV ²	V ²	V ⁴
<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l.	III ²	IV ²	II ²		III ²	III ¹	I ¹	III ¹	I ⁺	II ⁺		V ¹	IV ¹		V ⁵
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	V ²	II ⁺	III ⁺	I ⁺	IV ⁺	II ⁺	V ²	I ⁺	II ¹	IV ⁺	II ⁺	IV ²	III ⁺	IV ²	V ³
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	V ²	V ²	II ¹	III ⁺		V ³	IV ²	V ²	III ¹	V ²			V ²	IV ¹	III ⁺
<i>Trifolium medium</i> L.		I ¹	II ²	II ⁺	I ⁺		II ¹	V ³	IV ²		I ⁺			V ²	I ⁺
<i>Achillea millefolium</i> L.		I ¹	I ^R		V ²						II ¹	II ⁺	II ¹	II ⁺	V ⁴
<i>Carex pallescens</i> L.	I ⁺	I ⁺	I ⁺		I ⁺			I ⁺				I ⁺			V ³
<i>Rumex acetosa</i> L.	I ⁺				II ⁺			I ⁺				I ⁺	II ⁺		V ³
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski		I ²		V ²		III ²	V ³	II ⁺	III ³	IV ²	IV ⁺	V ²	II ⁺		
<i>Agrostis gigantea</i> Roth					V ³	II ²	I ¹	I ⁺		I ⁺	I ⁺				
<i>Rubus idaeus</i> L.				III ³		I ^R		I ²	I ²						
<i>Geranium pratense</i> L.										II ⁺	III ⁺	III ²	III ³	II ¹	
<i>Centaurea jacea</i> L.										I ⁺		I ⁺			V ³
<i>Ranunculus auricomus</i> L.											I ¹			I ⁺	V ³
<i>Rhinanthus minor</i> L.															V ³
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.															V ³
<i>Trifolium pratense</i> L.															V ³
<i>Trifolium repens</i> L.															V ⁴

Примечания. Серой заливкой выделены доминирующие виды. Римскими цифрами I–V даны классы константности (встречаемости): I – вид присутствует, менее чем в 20% описаний; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – в более 80% описаний. Арабскими цифрами в степени даны баллы обилия по шкале Браун–Бланке (Neshtayev, 2001). *архив – средние значения константности и обилия для 5 ПП (архивные данные за 1955–1960 гг.).

Notes. Dominating species are highlighted with gray filling. Roman numerals I–V: the classes of (frequency): I – the species is present in less than 20% relevés; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – over 80% relevés. Superscript Arabic numerals: points of abundance according to Braun–Blanquet's scale (Neshtayev, 2001). *archive – average values of the constancy and abundance for 5 sample plots (archive data of 1955–1960).

сутствии кошения и внесения удобрений). По сравнению с исходным состоянием сеяного луга за 10 лет более чем вдвое уменьшилось проективное покрытие дерновинных растений при разрастании корневищных (Makarevich, 1970). Наши исследования показывают, что за 60 лет доминирование в сообществах частично перешло от короткокорневищно-кистекорневых видов (*Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*) к длиннокорневищным (*Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*), что противоречит классической концепции смен на лугах В.Р. Вильямса (Wil'yams, 1922). Исследование изменений, произошедших на западноевропейских лугах, выведенных из хозяйственного использования (прекращение кошения и выпаса), также свидетельствует об увеличении в их составе видов, размножающихся с помощью корневищ и корневых отпрысков (Prévosto et al., 2011). Следует отметить, что среди современных доминантов присутствуют и короткокорневищно-кистекорневые растения. В части сообществ по-прежнему обильна лисохвост луговой, в нижней части катены доминирует таволга вязолистная.

Анализ спектра видов по строению корневых систем по классификации, приведенной в работе М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015), показал сходные тенденции. Доля короткокорневищных и кистекорневых форм осталась практически неизменной, число длиннокорневищных видов увеличилось более чем в два раза (табл. 4). Еще резче проявляется разница в количестве видов со стержневой корневой системой: их на лугах катены стало практически вдвое меньше, чем в 1950–1960-х гг. Уменьшилась и доля наземноползучих растений. Возможно, из-за ухудшения светового режима на фоне сильного задернения почвы выпали из состава травостоя *Veronica officinalis* L., *V. serpyllifolia* L., *Trifolium repens* L.

Однако в целом спектр биоморф исследуемого луга на НОС “Отрадное” по типам корневой системы достоверно не изменился ($p > 0.05$), изменения отмечаются лишь на уровне тенденций (рис. 2).

В отсутствие хозяйственного использования за последние 30 лет (период прекращения

Таблица 3. Изменчивость участия биоморф по типам корневой системы (число видов, шт.) в сложении луговой растительности (типы корневых систем приведены по системе И.Г. Серебрякова, 1962, 1964)

Table 3. Variability of the participation (number of species) of biomorphs (based on root system types) in the composition of meadow vegetation (types of root systems are given according to the system of I.G. Serebryakov, 1962, 1964)

Тип корневой системы Type of root system	“Шенниковский” луг “Shennikovsky” meadow				1-я стадия зарастания луга лесом First stage of overgrowing the meadow with forest		2-я стадия зарастания луга лесом Second stage of overgrowing the meadow with forest	
	1955—1960		2018—2021		2022			
	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)
Стержнекорневые, tr Taprooted, tr	13	21.3	9	13.2	14	23.3	13	18.6
Короткокорневищные, sr Short-rhizomatous, sr	7	11.5	4	5.9	5	8.3	7	10
Короткокорневищно-кистекорне- вые, srbr Short-rhizomatous-fibrous-rooted, srbr	20	32.8	24	35.3	18	30	23	32.9
Тонко-длиннокорневищные, tlr Thin-long-rhizomatous, tlr	16	26.2	29	42.7	20	33.4	23	32.9
Комбинированный тип, ct Combined type, ct	5	8.2	2	2.9	3	5	4	5.6
Bcero / Total	61	100	68	100	60	100	70	100

Таблица 4. Изменчивость участия биоморф по типам корневой системы (число видов, шт.) в сложении луговой растительности (типы корневых систем даны по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (2015))

Table 4. Variability of the participation (number of species) of biormorphs (based on root system types) in the composition of meadow vegetation (types of root systems are given according to M.Yu. Tikhodeeva and V.H. Lebedeva (2015))

Тип корневой системы Type of root system	“Шенниковский” луг “Shennikovsky” meadow				1-я стадия зарастания луга лесом First stage of overgrowing the meadow with forest		2-я стадия зарастания луга лесом Second stage of overgrowing the meadow with forest	
	1955–1960		2018–2021		2022			
	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)	Число видов (шт.) Number of species	Доля (%) Share (%)
Короткокорневищные Short-rhizomatous	14	23	13	19.1	13	21.7	16	22.9
Длиннокорневищные Long-rhizomatous	8	13.1	19	27.9	14	23.3	15	21.4
Стержнекорневые Taprooted	11	18	6	8.9	11	18.3	11	15.7
Стержнекистекорневые Tap-fibrous-rooted	3	4.9	4	5.9	3	5	2	2.9
Наземноползучие Ground creepers	6	9.9	2	2.9	2	3.3	4	5.7
Рыхлодерновинные Loose-cespitose	11	18	14	20.6	10	16.7	14	20
Плотнодерновинные Dense-cespitose	2	3.3	2	2.9	1	1.7	1	1.4
Кистекорневые Fibrous-rooted	3	4.9	4	5.9	2	3.3	3	4.3
Корневой полупаразит Root semi-parasite	1	1.6	0	0	1	1.7	1	1.4
Другие Other	2	3.3	4	5.9	3	5	3	4.3
Всего / Total	61	100	68	100	60	100	70	100

кошения) на луговой катене появились единичные особи древесных видов *Salix phylicifolia* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L., *Quercus robur* L., *Sorbus aucuparia* L., которые еще не сформировали на проанализированных участках древесный и кустарниковый ярусы.

Жизненная форма многих видов зависит также от строения зоны кущения, длины образующихся побегов и направления их роста (Wil'yams, 1922; Serebryakova, 1971). По этим признакам выделяют виды, образующие дернину. Дерновинные

растения распространены в целом ряде семейств однодольных и двудольных: Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, изредка Asteraceae и др. (Shennikov, 1941). Соотношение видов, формирующих дернину — ключевой признак лугового фитоценоза (Rabotnov, 1984, 1985), — демонстрирует незначимое увеличение за период 60 лет. На сохранившихся участках “Шенниковского” луга доля дерновинных видов по классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) возросла с 21.3 до 25% (соответственно, число видов увеличилось с 13 до 17). Аналогичная тенденция вы-

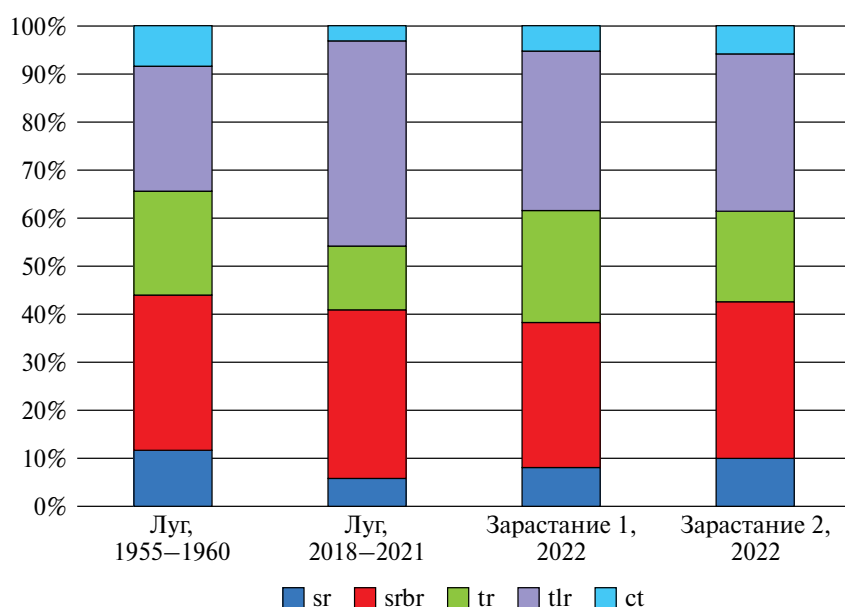


Рис. 2. Изменчивость участия биоморф по типам корневых систем в сложении луговой растительности: sr — короткокорневищные; srbr — короткокорневищно-кистекорневые; tr — стержнекорневые; tlr — тонко-длиннокорневищные; ct — комбинированный тип.

Fig. 2. Variability of the participation of biomorphs (based on root system types) in the composition of meadow vegetation: sr — short-rhizomatous; srbr — short-rhizomatous-fibrous-rooted; tr — taprooted; tlr — thin-long-rhizomatous; ct — combined type.

явлена и при анализе видов по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) (см. табл. 4). Многие из выявленных изменений в соотношении биоморф можно объяснить более широким спектром сообществ, сформировавшихся за 60 лет под влиянием разнообразных эдафических факторов вдоль луговой катены (Sozinov et al., 2022). Если луга в 1950–1960-е гг. имели достаточно выровненный видовой состав, то сейчас на луговой катене сформировались сообщества широкого экологического диапазона от влажных до сухих лугов, в которых больше представлены виды семейств Роасеае, Сурегасеае, Липсасеае, формирующие дернину.

Луга, зарастающие лесом (вариант 1 и вариант 2). В верхней части склона и на бровке (1–2 стадии зарастания луга лесом) образовался комплекс луговых фрагментов с сообществами, находящимися на различных стадиях зарастания березой и ольхой серой. Луговые ценозы, находящиеся на начальных стадиях зарастания деревьями и кустарниками, по спектру многолетних трав флористически ближе к луговой растительности 60-летней давности, чем к современным сообществам “Шенниковских” лугов (см. табл. 1). Здесь (в варианте 2) абсолютное число видов, относящихся

к жизненной форме многолетних летнезеленых трав, возросло по сравнению с описаниями лугов в 1960-х гг., но их доля в суммарном видовом богатстве незначительно снизилась. Сохранилось присутствие многолетних зимнезеленых трав (тогда как на “Шенниковском” лугу оно сократилось). Появились кустарнички (*Vaccinium myrtillus* L.) и кустарники (*Rubus idaeus* L.), а также возросла доля одно-двулетних летнезеленых трав как индикаторов нарушения дернины (на “Шенниковском” лугу их количество уменьшилось). Современные нарушения дернины на этих лугах являются не антропогенными, а зоогенными, вызванными, преимущественно, деятельностью кабанов.

На первых стадиях зарастания луговых сообществ спектр биоморф по типам корневых систем достоверно не изменился за 60 лет ($p > 0.05$), но при анализе по системе И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) отмечены тенденции к усилению роли тонко-длиннокорневищных видов на фоне более плавного, чем на луговой катене, снижения доли короткокорневищных, комбинированных и короткокорневищно-кистекорневых видов растений на первой стадии зарастания и стабилизации на второй стадии

(см. табл. 3). Число и доля стержнекорневых видов на лугах, зарастающих лесом, практически не изменились, однако, существенно меняется их состав. Из 13 видов со стержневой корневой системой архивного списка на современных лугах сохранились два: *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. и *Pimpinella saxifraga* L. Виды преимущественно лугового и опушечно-лугового ценотипа (*Leontodon autumnalis* L., *Plantago lanceolata*, *Dianthus deltoides*, *Trifolium pratense* L.) замещаются опушечно-лесными и сорно-луговыми видами (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Galeopsis speciosa* Mill., *Melampyrum nemorosum* L. и др.). Среди последних и инвазивный вид — люпин многолистный.

Анализ видов по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) подтверждает тенденцию увеличения числа длиннокорневищных форм при относительном сохранении позиций растений с прочими типами корневых систем (см. табл. 4). Слабо представленные на первой стадии зарастания наземноползучие виды появляются на второй стадии зарастания лугов лесом, но не достигают количества, отмеченного на лугу в 1950–1960-е гг.

На первых стадиях зарастания луга лесом участие дерновинных видов (преимущественно, злаков и осок) очень незначительно падает с 21.3% в архивном списке видов до 18% — в сообществах варианта 1 и не меняется (21.1%) — в сообществах варианта 2. При этом в спектре дерновинных видов лугов первых стадий восстановления лесной растительности доля плотнодерновинных злаков, осок и ситников слегка уменьшается (с 6.6% в архивном видовом списке до 3.3% в списке видов варианта 1 и 2.9% — в списке видов варианта 2). Схожие тенденции проявились при анализе видового состава по сводке М.Ю. Тиходеевой и В.Х. Лебедевой (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015) (см. табл. 4).

В процессе зарастания лугов варианта 2 в сообществах устойчиво появляются единичные экземпляры подроста древесных видов: *Acer platanoides* L., *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea* L.

ВЫВОДЫ

Биоморфологический состав луговых сообществ на постагрикультурной стадии (20 лет с момента прекращения хозяйственного использования) практически не изменился. Отличия от

исходного состояния проявляются в виде тенденций усиления роли в ценозах многолетних летне-зеленых тонко-длиннокорневищных трав.

Начальные стадии зарастания луга лесом сопровождаются появлением кустарничков, кустарников и деревьев, снижением числа наземноползучих видов трав, а также, на первой стадии зарастания, повышением участия одно-двулетних летнезеленых трав.

Применение двух классификаций типов строения корневых систем травянистых растений показало их эффективность в биоморфологическом анализе фитоценозов и позволило подтвердить основные тенденции изменения состава и спектра биоморф видов лугов после прекращения сельскохозяйственного использования.

Многолетняя изменчивость луговой растительности НОС “Отрадное” (Ленинградская область) при хозяйственном использовании и при его отсутствии показала достаточно устойчивый спектр жизненных форм на фоне повышения видового богатства и изменчивости видового состава.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках плановой темы Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”, № 121032500047-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Вуков] Быков Б.А. 1970. Введение в фитоценологию. Алма-Ата. 225 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- [Denisova] Денисова С.И. 1999. Полевая практика по экологии. Учеб. пособие. Минск. 120 с.
- [Egorova] Егорова В.Н. 2013. Пойменные луга Средней Оки: мониторинг, проблемы сохранения и восстановления биоразнообразия и генофонда. Научное издание. М. С. 412.
- Hammer Øyvind Harper, David A.T., Paul D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. 4(1): art. 4: 9 p.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мишин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: методические рекомендации. СПб. 71 с.
- [Makarevich] Макаревич В.Н. 1963. Влияние на луговую травостой способов его использования. — В кн.:

- Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л. С. 39–103.
- [Макаревич] Макаревич В.Н. 1970. Растительный покров. — В кн.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Л. С. 24–28.
- [Marakulina, Degteva] Маракулина С.Ю., Дегтева С.В. 2008. Ценофлоры суходольных лугов средней и южной тайги Кировской области. — Бот. журн. 93(6): 840–851.
- [Mirin et al.] Мирин Д.М., Русаков А.В., Симонова Ю.В. 2023. Связь растительности и почв на примере залежных земель Ярославской области. — Российская ботаника в меняющемся мире: Тезисы докладов XV Делегатского съезда РБО и конференции “Российская ботаника в меняющемся мире”, посвященной 300-летию РАН (г. Санкт-Петербург, 10–13 сентября 2023 года). СПб. С. 70–71.
- [Naumenko] Науменко Н.И. 2008. Флора и растительность южного Зауралья. Курган. 512 с.
- [Neshatayev] Нешатаев Ю.Н. 2001. О некоторых задачах и методах классификации растительности. — Растительность России. 1: 57–61.
- [Oleynikova] Олейникова Е.М. 2018. Оценка структурного разнообразия травянистых растений. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 27(2): 161–182.
<https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10027>
- [Parinova] Паринова Т.А. 2010. Флористический анализ лугов островной поймы низовий р. Северной Двины. — Вестник Казанского ГАУ. 3(17): 130–135.
- [Porova et al.] Попова А.А., Паринова Т.А., Наквасина Е.Н. 2019. Биоэкологический анализ фитоценозов в динамике самовосстановления постарогенных экосистем в пойме р. Северная Двина. — Вестник Оренбургского гос. педагогического ун-та. 1(29): 30–40.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.29.4>
- [Pospelov, Pospelova] Пospelов И.Н., Пospelова Е.Б. 2001. Повторная инвентаризация флоры низовий р. Бакады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет. — Бот. журн. 86(5): 13–29.
- Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., Van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S., Brandl R., 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. — *Folia Geobotanica*. 46: 303–325.
<https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1984. Луговедение. М. 320 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1985. Экология луговых трав. М. 175 с.
- [Rysin, Rysina] Рысин Л.П., Рысина Г.П. 1987. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М. 208 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 146–205.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М. 360 с.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1941. Луговедение. Л. 511 с.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1963. Задачи лаборатории экспериментальной геоботаники Ботанического института Академии наук СССР. — В кн.: Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л. С. 6–11.
- [Shennikov, Makarevich] Шенников А.П., Макаревич В.Н. 1963. Краткий очерк природной флоры и растительности территории научно-опытной станции “Отрадное”. — В кн.: Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М.; Л. С. 33–38.
- [Sozinov et al.] Созинов О.В., Щукина К.В., Корблев А.П., Кессель Д.С., Ликсакова Н.С., Пукинская М.Ю. 2022. Флуктуации эколого-ценотических характеристик растительности луговой катены (Карельский перешеек). — Бот. журн. 107(11): 43–58.
<http://doi.org/10.31857/S0006813622110060>
- [Svyazeva et al.] Связева О.А., Лукс Ю.А., Латманизова Т.М. 2011. Интродукционный питомник Ботанического института им. В.Л. Комарова на северо-востоке Карельского перешейка (Ленинградская область). СПб. 343 с.
- [Tikhodeeva, Lebedeva] Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х. 2015. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ): Учеб. пособие. СПб. 166 с.
- [Wil'yams] Вильямс В.Р. 1922. Естественнo-научные основы луговoдства, или луговoведение. Общee земледелие. Ч. 2. М. 298 с.
- [Zhmylev et al.] Жмылев П.Ю., Уланова Н.Г. Чердынченко О.В. 2021. Биоразнообразие флористического состава фитоценозов. Подходы и методы: Уч. пособие. М. 112 с.
- [Vereshchagin] Верещагин А.Г. 2007. Липиды в жизни растений. М. 78 с.
- Voitsekhovskaja O.V. 2019. Phytochromes and Other (Photo) Receptors of Information in Plants. — *Russ J Plant Physiol*. 66(3): 351–364.
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030154>
- [Zholkevich] Жолкевич В.Н. 1968. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М. 206 с.

LONG-TERM CHANGES IN THE SPECTRUM OF PLANT LIFE FORMS OF MEADOW PHYTOCENOSES

O. V. Sozinov^{1,*}, K. V. Shchukina^{2,**}, D. S. Kessel², N. S. Liksakova²,
D. M. Mirin³, M. V. Neshataev², A. G. Khmarik²

¹Grodno State University named after Yanka Kupala
Dovator Lane, 3/1–143, Grodno, 230000, Republic of Belarus

²V.L. Komarov Botanical Institute of RAS
Professor Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

³St. Petersburg State University
Sredniy Ave. Vasilyevskiy Isl., 41/43, St. Petersburg, 199178, Russia

*e-mail: o.sozinov@grsu.by

**e-mail: schukina@binran.ru

On the territory of the Otradnoye research and experimental station (Leningrad Region, Russia), the changes in the species composition and spectrum of biotopes of meadow vegetation were studied which occurred over a 60-year postagrogenic period: from the termination of intensive meadow farming in 1955–1960 to 2018–2022. A relative stability of the spectrum of life forms along with a significant long-term species variability of communities over the considered time period is shown. After 60 years, in the last 20 of which the economic use of the preserved meadow areas was terminated, there has been an increase in the species richness of the communities due to an increase in the number of long-rhizomatous species. Turf grasses and sedges show a relative stability of participation.

The initial stages of overgrowing the meadow with forest are characterized by the appearance of dwarf shrubs, shrubs and trees. At the trend level, the dominance of perennial summergreen herbs has increased and the role of thin-long-rhizomatous plants has increased. At the first stage of overgrowing the meadows with forest vegetation, an increase in the participation of annual and perennial summergreen herbs was noted.

Keywords: meadow, vegetation dynamics, biotope, Otradnoye research station, Schennikovskiy meadow, life form, root system, species composition, Karelian Isthmus, Leningrad Region, ecological gradient, shrub invasion, plant invasions

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the research project of the V.L. 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

- Bykov B.A. 1970. Vvedeniye v fitotsenologiyu [Introduction to Phytocenology]. Alma-Ata. 225 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and adjacent states. St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Denisova S.I. 1999. Polevaya praktika po ekologii. Uchebnoye posobiye [Field practice in ecology. Study guide]. Minsk. 120 p. (In Russ.).
- Egorova V.N. 2013. Poymennyye luga Sredney Oki: monitoring, problemy sokhraneniya i vosstnovleniya bioraznoobraziya i genofonda. Nauchnoye izdaniye [Floodplain meadows of the Middle Oka: monitoring, problems of conservation and restoration of biodiversity and gene pool. Scientific publication]. Moscow. P. 412 (In Russ.).
- Hammer Øyvind Harper, David A.T., Paul D.Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — Palaeontologia Electronica. 4(1): art. 4: 9 p.
http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisaniye fitotsenoza: metodicheskiye rekomendatsii [Description of phytocenosis: methodological recommendations]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Makarevich V.H. 1963. Vliyaniye na lugovoy travostoy sposobov ego ispol'zovaniya [Influence of the ways of its use on meadow grass]. — In: Kompleksnyye eksperimental'nyye geobotanicheskiye issledovaniya [Comprehensive experimental geobotanical studies]. Moscow; Leningrad. P. 39–103 (In Russ.).
- Makarevich V.H. 1970. Rastitel'nyy pokrov [Vegetation cover]. — In: Lugovoy fitotsenoz I ego dinamika v zavisimosti ot razlichnykh mer vozdeystviya [Meadow phytocenosis I its dynamics depending on various measures of influence]. Moscow; Leningrad. P. 104–110 (In Russ.).

- cenosis and its dynamics depending on various measures of influence]. Leningrad. P. 24–28 (In Russ.).
- Marakulina S.Yu., Degteva S.V. 2008. Cenofloras of dry meadows of the middle and southern taiga of the Kirov region. — *Bot. Zhurn.* 93(6): 840–851 (In Russ.).
- Mirin D.M., Rusakov A.V., Simonova Yu.V. 2023. The relationship of vegetation and soils on the example of fallow lands of the Yaroslavl region. — *Materialy nauchnoy konferentsii “Rossiyskaya botanika v menyayushchemsya mire”* [Materials of the scientific conference “Russian Botany in a changing world”], 10–12 September 2023. St. Petersburg. P. 70–71 (In Russ.).
- Naumenko N.I. 2008. Flora i rastitel’nost’ yuzhnogo Zaural’ya [Flora and vegetation of the southern Trans-Urals]. Kurgan. 512 p. (In Russ.).
- Neshatayev Yu.N. 2001. On some goals and methods of vegetation classification. — *Vegetation of Russia*. 1: 57–61 (In Russ.).
- Oleynikova Ye.M. 2018. Otsenka strukturnogo raznobraziya travyanistyykh rasteniy [Assessment of the structural diversity of herbaceous plants]. — *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*. 27(2): 161–182 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10027>
- Parinova T.A. 2010. Floristicheskiy analiz lugov ostrovnogo poymy nizoviy reki Severnoy Dviny [Floristic analysis of meadows of the island floodplain of the lower reaches of the Northern Dvina River]. — *Bulletin of the Kazan State Agrarian University*. 3(17): 130–135 (In Russ.).
- Popova A.A., Parinova T.A., Nakvasina Ye.N. 2019. Bioekologicheskiy analiz fitotsenozov v dinamike samovosstanovleniya postagrogennykh ekosistem v poyme reki Sebernaya Dvina [Bioecological analysis of phytocenoses in the dynamics of self-healing of postagrogenic ecosystems in the floodplain of the Severnaya Dvina River]. — *Bulletin of the Orenburg State Pedagogical University*. 1(29): 30–40 (In Russ.).
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2019.29.4>
- Pospelov I.N., Pospelova Ye.B. 2001. A new revision of Bikada (Yamu-Neru) River vascular flora after 70 years. — *Bot. Zhurn.* 86(5): 13–29 (In Russ.).
- Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., Van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S., Brandl R. 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. — *Folia Geobotanica*. 46: 303–325.
<https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
- Rabotnov T.A. 1984. *Lugovedenie* [Meadow science]. Moscow. 320 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1985. *Ekologia lugovykh trav* [Ecology of meadow grasses]. Moscow. 175 p. (In Russ.).
- Rysin L.P., Rysina G.P. 1987. Morfostruktura podzemnykh organov lesnykh travyanistyykh rasteniy [Morphostructure of underground organs of forest herbaceous plants]. Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennyye formy pokrytosemnykh i khvoynykh* [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1964. *Zhiznennyye formy vysshikh rasteniy i ikh izuchenie* [Life forms of higher plants and their study]. — In: *Field Geobotany*, Vol. 3. Moscow, Leningrad. P. 146–205 (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1971. *Morfogenez pobegov i evolutsiya zhiznennykh form zlakov* [Morphogenesis of shoots and evolution of life forms of cereals]. Moscow. 360 p. [In Russ.].
- Shennikov A.P. 1941. *Lugovedenie* [Meadow studies]. Leningrad. 511 p. [In Russ.].
- Shennikov A.P. 1963. *Zadachi laboratorii eksperimental’noy geobotaniki Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* [Tasks of the Laboratory of Experimental Geobotany of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences]. — In: *Kompleksnyye eksperimental’nye geobotanicheskie issledovaniya* [Comprehensive experimental geobotanical studies]. Moscow; Leningrad. P. 6–11 (In Russ.).
- Shennikov A.P., Makarevich V.N. 1963. *Kratkiy ocherk prirodnoy flory i rastitel’nosti territorii nauchno-opytной stanitsy “Otradnoye”* [A brief outline of the natural flora and vegetation of the territory of the Otradnoye Research and Experimental Station]. — In: *Kompleksnyye eksperimental’nye geobotanicheskie issledovaniya* [Comprehensive experimental geobotanical studies]. Moscow; Leningrad. P. 33–38 (In Russ.).
- Sozinov O.V., Shchukina K.V., Korabev A.P., Kessel D.S., Likakova N.S., Pukinskaya M.Yu. 2022. Changes in ecological and coenotic characteristics of meadow vegetation on the slope of a lake terrace (Karelian Isthmus). — *Bot. Zhurn.* 107(11): 43–58 (In Russ.).
<http://doi.org/10.31857/S0006813622110060>
- Svyazeva O.A., Luks Yu.A., Latmanizova T.M. 2011. *Introduktsionnyy pitomnik Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova na severo-vostoke Karel’skogo peresheyka (Leningradskaya oblast’)* [Introduction nursery of the V.L. Komarov Botanical Institute in the north-east of the Karelian Isthmus (Leningrad region)]. St. Petersburg. 343 p. (In Russ.).
- Tikhodeeva M.Yu., Lebedeva V.Kh. 2015. *Prakticheskaya geobotanika (analiz sostava pastitel’nykh soobshchestv): uchebnoe posobie*. [Practical geobotany (analysis of the composition of plant communities): study guide]. Saint-Petersburg. 166 p. (In Russ.).
- Wil’ams V.R. 1922. *Estestvenno-nauchnye osnovy lugovodstva, ili lugovedenie* [The natural science foundations of meadow farming, or meadow science. General agriculture. Part 2]. Moscow. 298 p. (In Russ.).
- Zhmylov P.Yu., Ulanova N.G., Cherednichenko O.V. 2021. *Bioraznoolazhie floristicheskogo sostava fitotsenozov. Podkhody i metody: Uchebnoe posobie* [Biodiversity of the floral composition of phytocenoses. Approaches and methods: textbook]. Moscow. 112 p. (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬНИКА
И ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У РЯДА ВИДОВ *DIOSCOREA*
СЕКЦИИ *STENOPHORA* (DIOSCOREACEAE)

© 2024 г. А. А. Торшилова^{1,*}

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

*e-mail: altorsh62@mail.ru

Поступила в редакцию 25.03.2024 г.
Получена после доработки 07.05.2024 г.
Принята к публикации 09.07.2024 г.

Сравнительный анализ развития пыльника и пыльцевого зерна у шести видов рода *Dioscorea* L. из секции *Stenophora* Uline (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*) выявил общие и индивидуальные признаки у видов. Показано, что видам характерно наличие симультанного типа микроспорогенеза, тетраэдрального типа тетрад. У *D. villosa*, *D. nipponica* и *D. deltoidea* обнаружен также изобилатеральный тип тетрады. Строение сформированной и зрелой стенок пыльника сходно у видов. По совокупности индивидуальных особенностей строения и продолжительности функционирования тапетума, срокам появления запасных веществ в пыльцевом зерне изученные виды подразделяются на две группы: 1) *D. caucasica*, *D. balcanica* с более ранним (до мейоза микроспороцитов) началом развития крупных 3–4-ядерных клеток тапетума и более коротким периодом их функционирования (до стадии сильно вакуолизированной микроспоры), а также с более ранними сроками начала накопления запасных веществ в пыльцевом зерне — на момент завершения митотического деления ядра; 2) *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea* с 2-ядерными клетками тапетума, коротким (*D. villosa*, *D. tokoro*) и длинным (*D. nipponica*, *D. deltoidea*) периодом его функционирования и с более поздним началом накопления запасных веществ в пыльцевом зерне — на момент перемещения генеративной клетки внутри вегетативной. Пыльцевые зерна у всех видов однобороздные, 2-клеточные, с хорошо развитой экзиной и 2-слойной интиной в области открытой апертуры.

Ключевые слова: *Dioscorea*, пыльник, тапетум, пыльцевое зерно, секция *Stenophora*, Dioscoreaceae

DOI: 10.31857/S0006813624070038, EDN: PSOGSR

Род *Dioscorea* L. является самым крупным в семействе Dioscoreaceae, которое включает 644 вида в четырех родах: *Dioscorea*, *Tacca*, *Stenomeris* и *Trichopus* (Govaerts et al., 2007). Виды рода — это травянистые двудомные лианы, произрастающие в основном в тропиках и субтропиках, только единичные виды заходят в область умеренного климата. Большая часть видов *Dioscorea* известна как ямс, который имеет большое экономическое значение как пищевая культура во многих тропических регионах (Asiedu, Sartie, 2010); ряд корневищных видов используется в фармакологической индустрии как источник стероидных соединений (Liu et al., 2008; Shah, Lele, 2012; Price et al., 2016). Несмотря на большое эконо-

мическое и социально-культурное значение видов *Dioscorea*, остаются ограниченными сведения о систематике, филогении, разнообразии и генетике диких видов (Mignouna et al., 2007). Актуальность исследования продиктована еще и тем, что виды *Dioscorea*, произрастающие на территории РФ (*D. nipponica* и *D. caucasica*), являются редкими и занесены в Красную книгу РФ (Krasnaya..., 2008). Поэтому всестороннее изучение особенностей репродуктивной биологии у представителей рода продолжает оставаться актуальным.

Настоящее исследование процессов микроспорогенеза, развития пыльцевых зерен и пыльника охватывает 6 из 25 корневищных видов секции *Stenophora*, которая занимает базальное положение

ние во всех молекулярно-филогенетических системах рода из Старого Света (Burkill, 1960; Kawabe et al., 1997; Wilkin et al., 2005; Hsu et al., 2013; Couto et al., 2018 и др.). Виды этой секции характеризуются большим разнообразием по целому ряду признаков: тип зародышевого мешка, массивность семязачатка, морфолого-анатомическое строение семян, степень дифференциации зародыша, характер уплощения семени, строение тычиночных и пестичных цветков, морфология пыльцевых зерен, строение вегетативных органов и др. (Prain, Burkill, 1936; Petrova, Safina, 1985; Schols et al., 2003, 2005; Chung, Chung, 2015; Titova, Torshilova, 2015; Vinogradova et al., 2022). Такое разнообразие значительно усложняет установление филогенетических взаимоотношений внутри секции. Молекулярные методы в целом позволяют это сделать, однако эмбриологические признаки также не потеряли своего значения, поскольку они наиболее консервативны и не подвержены фенотипической изменчивости (Kamelina, 2000, 2009; Poddubnaya-Arnoldi, 1982 и др.).

Анализ литературных данных показывает, что более широко у видов *Dioscorea* (sec. *Stenophora*) изучена женская сфера, при этом в мужской сфере остается не все известно. Показано, что у видов тычиночные цветки образуются в колосовидных соцветиях на мужских экземплярах, цветки 3-членные, актиноморфные, андроцей свободный, состоит из 6 тычинок в двух кругах по 3. Кроме того, выявлена видоспецифичность строения тычинок, их связников и расположение тек в наружном и внутреннем кругах околоцветника (Chung, Chung, 2015; Vinogradova et al., 2022). Пыльники тетраспorangийные, 2-тековые. Микроспорогенез фрагментарно изучен у видов из различных секций (*Xylinocapsa*, *Opsophyton*, *Lasiophyton*, *Testudinaria*, *Stenophora* (*D. oppositifolia*, *D. caucasica* и *D. balcanica*)). Он протекает сходно и описан как симультанный, тетрады тетраэдрального типа с толстой каллозной оболочкой, пыльцевые зерна однобороздные (Rao, 1953; Yurtsev, Yurtseva, 1973, 1982; Caddick et al., 1998). Что касается стенки гнезда пыльника, то ее формирование подробно описано у вида *D. nipponica* (sec. *Stenophora*) с внешней стороны гнезда и со стороны связника, начиная с примордиальных стадий, тип ее развития центростремительный (Torshilova, Batygina, 2005). Несмотря на наличие фрагментарных данных по отдельным видам, остается в стороне полный цикл развития

пыльника вместе с микроспорогенезом и развитием пыльцевого зерна в сравнительном плане, а также ряд вопросов, касающихся морфогенетических корреляций в развитии гнезда пыльника.

Большое значение в развитии пыльцевого зерна имеет процесс вакуолизации, поскольку вакуоли выполняют важную роль хранилища растворенных веществ, регуляции тургора, передачи сигналов и др. (Liu et al., 2008; Firon et al., 2012). Кроме того, размер вакуоли в развивающемся пыльцевом зерне влияет на его будущую форму. Так, у зрелых гидратированных пыльцевых зерен видов *Dioscorea* форма становится округлой с отсутствием четко выраженных границ апертур, что не всегда позволяет четко определить их размер и количество (Schols et al., 2003). Поэтому важно проследить процессы заложения апертур и их дальнейшую трансформацию при усилении вакуолизации в процессе формирования пыльцевых зерен.

Таким образом, целью работы является сравнительное изучение развития пыльника, хода микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у нескольких видов из секции *Stenophora* — *D. caucasica*, *D. balcanica*, *D. deltoidea*, *D. nipponica*, *D. villosa* и *D. tokoro* (*Dioscoreaceae*).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бутоны и цветки видов *Dioscorea balcanica*, *D. caucasica*, *D. deltoidea* и *D. villosa* были собраны с растений, выращенных из семян и интродуцированных в открытом грунте Ботанического сада Петра Великого БИН РАН (Санкт-Петербург). Семена *D. balcanica* были получены из University Botanic Garden Ljubljana (Slovenia); *D. villosa* — из BG Ontario: CDN, Wentworth Co. Hamilton (Ontario, Canada); *D. deltoidea* — из ВИЛАР (Москва, Россия); семена *D. caucasica* были собраны в естественных условиях обитания в Абхазии.

Бутоны и цветки *D. nipponica* были собраны в естественных местах обитания в Уссурийском и Шкотовском районах Приморского края (2000–2001), а также с растений из коллекции открытого грунта Ботанического сада Петра Великого БИН РАН (Санкт-Петербург). Аналогичный материал *D. tokoro* был собран в июле 2009 г. в Atsugi Campus, Tokyo University of Agriculture, а также в нескольких местах на острове Хонсю в районах Kanagawa и Shizuoka (Japan).

Для приготовления постоянных препаратов тычиночные цветки и бутоны фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в соотношении 100 : 7 : 7). Препараты изготавливали по общепринятой цитоэмбриологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 8 мкм были сделаны на микротоме Microm 325 (Carl Zeiss, Германия), окрашивали сафранином с подкраской алциановым синим.

Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа Axioplan 2ie (Carl Zeiss, Германия), фотографии бутонов и цветков были сделаны на стереоскопическом микроскопе Stemi 2000-C камерой AxioCam MRC-5 (Carl Zeiss, Германия).

Типизация тапетума произведена по О.П. Камелиной (Kamelina, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формирование пыльников начинается в бутонах тычиночных цветков в начальный период бутонизации, когда размер бутонов не превышает 1 мм (рис. 1, 1), и проходит этапы примордиального развития с образованием эндотеция, среднего слоя и тапетума. Эти самые ранние этапы здесь не исследуются, описание начинается со стадии спорогенной ткани, когда стенка гнезд пыльника уже сформирована и у всех исследованных видов представлена четырьмя слоями одинаковых слабо вакуолизированных и тонкостенных клеток — эпидермисом, эндотецием, средним слоем и тапетумом.

Деления спорогенных клеток, расположенных небольшой группой в центре гнезда, приводят к увеличению их количества в каждом микроспороангии и укрупнению гнезда пыльника. После активных делений спорогенные клетки преобразуются в микроспороциты. Происходит увеличение размеров клеток, а также ядер и уплотнение цитоплазмы.

С укрупнением гнезда и трансформацией спорогенных клеток в микроспороциты развиваются также примыкающие к ним клетки тапетума. Они становятся более широкими, но пока одноядерными у *D. villosa* и *D. tokoro*, и двоядерными у *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica* и *D. balcanica*. Клетки эпидермиса небольшие, узкие, с утолщенной, слегка выпуклой наружной стенкой. Эндотеций и средний слой состоят из узких слабо вакуолизированных клеток,

а тапетум к этой стадии представлен уже более широкими клетками с одним или двумя ядрами (рис. 1, 2–7). У видов *D. caucasica* и *D. balcanica* наряду с увеличением размеров клеток тапетума происходит также уплотнение цитоплазмы и уменьшение объема вакуолей.

Вступление микроспороцитов в профазу I мейотического деления сопровождается началом отложения каллозы. Завершение первого мейотического деления не сопровождается заложением клеточных перегородок у всех изученных видов (рис. 1, 8–12). После мейоза I происходит мейоз II, в конце которого после образования перегородок образуются тетрады гаплоидных микроспор. Тип микроспорогенеза — симультанный.

Специализация клеток тапетума секреторного типа в ходе мейоза усиливается, клетки становятся еще более крупными и 2-ядерными у всех видов, цитоплазма уплотняется, но кое-где еще остаются мелкие вакуоли, у *D. balcanica* вакуоли внешне не выявляются. Остальные слои стенки гнезда не претерпевают значительных видимых изменений.

Изменения в гнезде пыльника осуществляются одновременно с увеличением размеров бутонов (рис. 2, 1). В гнезде пыльника в результате микроспорогенеза формируются тетрады гаплоидных микроспор. Они окружены толстой каллозной оболочкой, которая к этому моменту достигает максимального развития. Тетрады тетраэдральные и изобилатеральные у *D. villosa*, *D. nipponica* и *D. deltoidea*, а у *D. tokoro*, *D. caucasica* и *D. balcanica* был обнаружен только тетраэдральный тип тетрад (рис. 2, 2–7).

Изменения в стенке гнезда пыльника касаются только среднего слоя и тапетума. Средний слой утончается, а тапетум наоборот становится крупным и образует плотный слой клеток вокруг тетрад. Клетки широкие, удлинённые, с плотной цитоплазмой, без видимых вакуолей и с двумя ядрами у *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. deltoidea* и *D. nipponica*. У *D. caucasica* и *D. balcanica* клетки тапетума содержат 3, иногда 4 ядра, размер клеток и количество ядер со стороны связника наибольшее, при этом у них в тапетуме начинают появляться мелкие и крупные вакуоли (рис. 2, 2–7). У вида *D. deltoidea* вакуоли в тапетуме были во время мейоза и сохранились после него к стадии тетрад.

Ко времени растворения каллозной оболочки вокруг тетрад у каждой микроспоры тетрады происходит заложение апертуры — борозды на ее

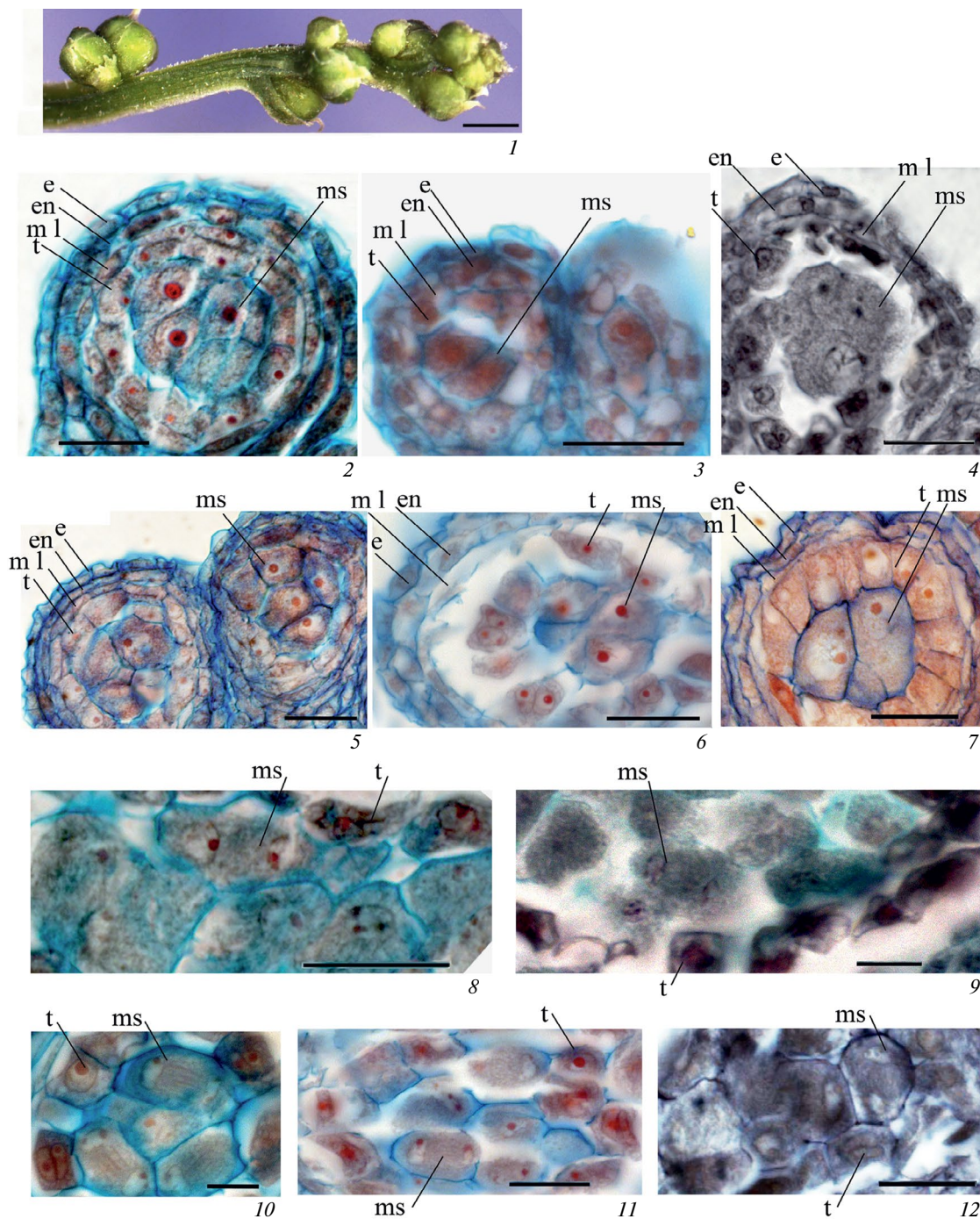


Рис. 1. Строение гнезд пыльников у видов *Dioscorea* на стадиях микроспороцитов и мейоза: 1 – фрагмент соцветия *D. nipponica* на начальных стадиях бутонизации; 2–7 – фрагменты гнезд на стадии микроспороцитов, сформированная стенка пыльника; 8–12 – фрагменты гнезд на стадии мейоза I.

2, 8 – *D. villosa*; 3 – *D. tokoro*; 4, 9 – *D. nipponica*; 5, 10 – *D. deltoidea*; 6, 11 – *D. caucasica*; 7, 12 – *D. balcanica*; е – эпидермис; ен – эндотеций; ml – средний слой; ms – микроспороцит; t – тапетум.

Масштабная линейка: 1 – 1 мм; 2–4, 6–8, 11, 12 – 20 мкм; 5, 9, 10 – 10 мкм.

Fig. 1. The structure of anther locules in *Dioscorea* species at the stages of microsporocytes and meiosis: 1 – fragment of *D. nipponica* inflorescence at initial stages of budding; 2–7 – fragments of locules at the microsporocyte stage, formed anther wall; 8–12 – fragments of locules at the stage of meiosis I.

2, 8 – *D. villosa*; 3 – *D. tokoro*; 4, 9 – *D. nipponica*; 5, 10 – *D. deltoidea*; 6, 11 – *D. caucasica*; 7, 12 – *D. balcanica*; e – epidermis; en – endothecium, ml – middle layer, ms – microsporocyte, t – tapetum.

Scale bars: 1 – 1 mm; 2–4, 6–8, 11, 12 – 20 μm; 5, 9, 10 – 10 μm.

наружной стороне. В гнезде появляется локулицидная жидкость, благодаря которой микроспоры, высвободившись из тетрад, получают возможность свободно перемещаться и поворачи-

ваться бороздой в сторону клеток тапетума, приближаясь к нему на близкое расстояние. Микроспоры мелкие, овальные. Ядро, первоначально располагающееся в центре, начинает смещать-

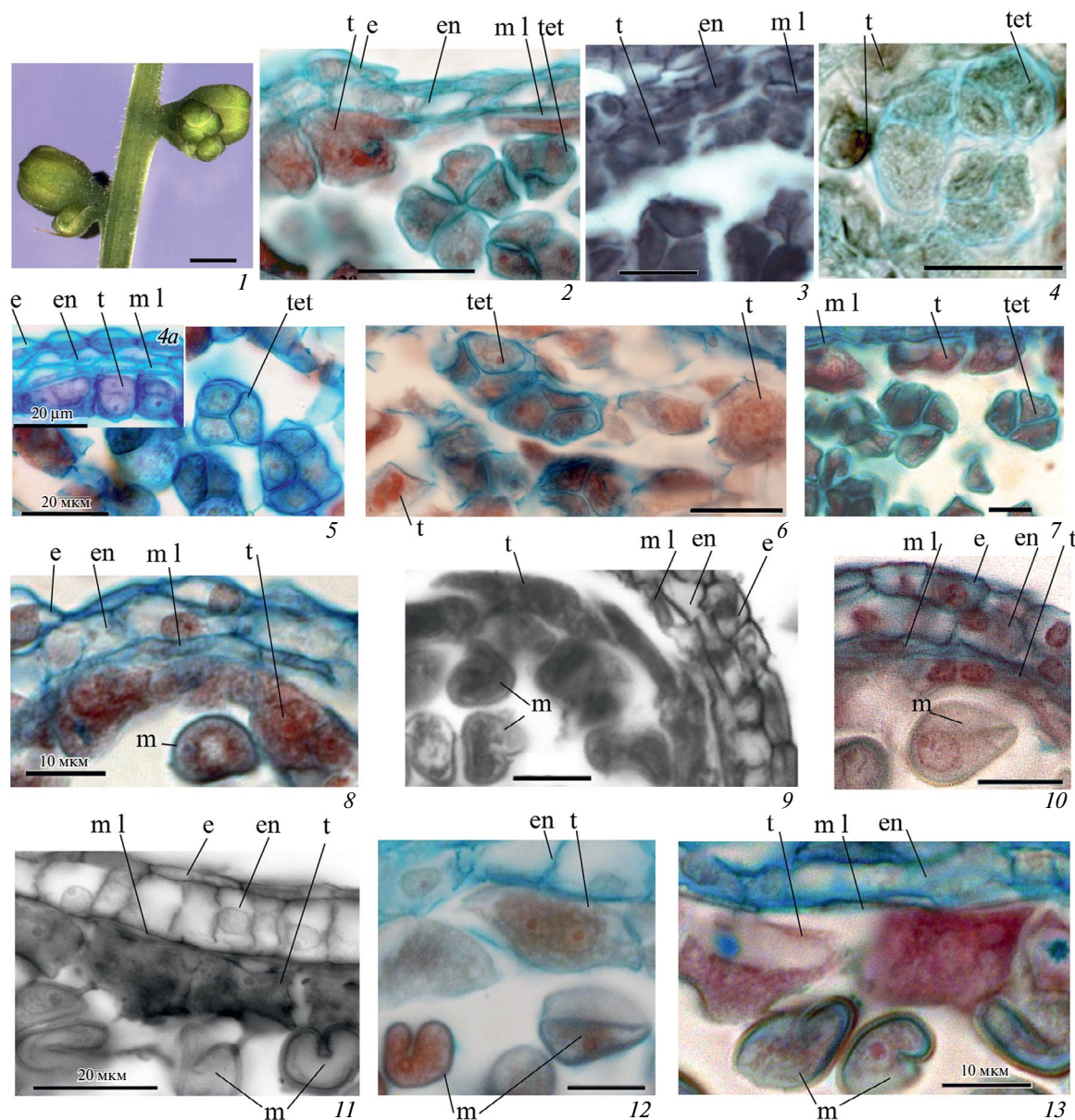


Рис. 2. Строение гнезд пыльников у видов *Dioscorea* на стадиях тетрад и слабо вакуолизированных микроспор: 1 – фрагмент соцветия *D. nipponica* на стадии бутонов; 2–7 – фрагменты гнезд на стадии тетрад; 8–13 – фрагменты гнезд на стадии слабо вакуолизированных микроспор.

2, 8 – *D. villosa*; 3, 9 – *D. tokoro*; 4, 10 – *D. nipponica*; 5, 11 – *D. deltoidea*; 6, 12 – *D. caucasica*; 7, 13 – *D. balcanica*; е – эпидермис, ен – эндотеций, м – микроспора, ml – средний слой, t – тапетум, tet – тетрада.

Масштабная линейка: 1 – 1 мм; 2, 4, 6 – 20 мкм; 3, 7, 9, 10, 12 – 10 мкм.

Fig. 2. The structure of anther locules in *Dioscorea* species at the stages of tetrads and weakly vacuolated microspores: 1 – fragment of *D. nipponica* inflorescence at the stage of budding; 2–7 – fragments of locules at the stage of tetrads; 8–13 – fragments of locules at the stage of weakly vacuolated microspores.

2, 8 – *D. villosa*; 3, 9 – *D. tokoro*; 4, 10 – *D. nipponica*; 5, 11 – *D. deltoidea*; 6, 12 – *D. caucasica*; 7, 13 – *D. balcanica*; е – epidermis, ен – endothecium, m – microspore, ml – middle layer, t – tapetum, tet – tetrad.

Scale bars: 1 – 1 mm; 2, 4, 6 – 20 μm; 3, 7, 9, 10, 12 – 10 μm.

ся в сторону от борозды, поскольку в микроспоре формируется сеть небольших вакуолей — стадия слабо вакуолизированной микроспоры (рис. 2, 8–13). В оболочке микроспоры начинают выделяться два тонких слоя: светлый наружный слой — первичная экзина, и тонкий полисахаридный внутренний слой — интина с характерным голубым окрашиванием алциановым синим, что наиболее отчетливо выявляется у *D. balcanica*.

В стенке гнезда пыльника, а именно в клетках эпидермиса и эндотеция, особых изменений не наблюдается, кроме *D. deltoidea* и *D. caucasica*, у которых клетки эндотеция становятся более крупными. Средний слой совсем истончается, но еще присутствует в гнезде у всех видов. Тапетум крупный, с плотной цитоплазмой, у *D. deltoidea*, *D. caucasica* и *D. balcanica* в нем уже имеются вакуоли, количество и объем которых возрастает, особенно у *D. balcanica* (рис. 2, 8–13).

Набухание бутонов с последующим их раскрытием (рис. 3, 1) свидетельствует о появлении в пыльниках 2-клеточных пыльцевых зерен. Митотическому делению в микроспоре предшествует процесс значительного увеличения ее размеров за счет роста вакуоли — стадия сильно вакуолизированной микроспоры (рис. 3, 2–14). Мелкие вакуоли, находящиеся в протопласте микроспоры, начинают сливаться в одну крупную центральную вакуоль, размер которой постепенно увеличивается, пока она не займет больше половины объема клетки, при этом ядро с частью цитоплазмы концентрируются на максимальном удалении от борозды. Цитоплазма расположена вдоль стенки тонким слоем. Поскольку объем вакуоли возрастает, то вогнутая внутрь борозда, проходящая вдоль всей микроспоры овальной формы и буквально разделяющая ее на две половинки (рис. 3, 8, 9), сначала выпрямляется под давлением вакуоли, а затем начинает раскрываться навстречу клеткам тапетума, к которым она примыкает (рис. 3, 2–7, 10–12). В районе апертур свободным от экзины оказывается образованный ранее слой интины, который начинает накапливать вещества (полисахариды), поступающие из тапетума. Это проявляется в возникновении на этом месте четкого синего пятна как результат окраски алциановым синим (рис. 3, 13). Одновременно с этим происходит увеличение объема микроспоры за счет синтеза цитоплазмы, при этом микроспора принимает округлую форму. Во время этого одна крупная вакуоль разбивается на

несколько более мелких вакуолей, объем каждой из которых постепенно сокращается. Одновременно с этим происходит усиление полисахаридного слоя в районе апертур, развитие интины (рис. 3, 14) и утолщение экзины.

В стенке пыльника также отмечаются определенные изменения: эпидермис становится более выпуклым, рельефным, клетки эндотеция также становятся более широкими, но пока сохраняют ядра у всех видов кроме *D. balcanica*, у которой в отдельных клетках появляются фиброзные утолщения. Средний слой отсутствует. Клетки тапетума сжимаются, принимают деструктивный вид, но пока присутствуют у видов *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica* и *D. deltoidea*. У *D. caucasica* и *D. balcanica* клетки тапетума подверглись почти окончательной деструкции и в гнезде присутствуют лишь их остатки (см. рис. 3, 2–7).

Митотическое деление ядра микроспоры происходит на максимальном удалении от апертур. В результате деления ядра и последующего цитокинеза образуются две клетки разных размеров: меньшая — генеративная, и большая — вегетативная. Образуется 2-клеточное пыльцевое зерно (рис. 3, 15). Генеративная клетка линзовидной формы, в ней имеется ядро с одним ядрышком, которое по размеру меньше ядра вегетативной клетки. Вокруг ядра имеется небольшой слой цитоплазмы. Генеративная клетка одной стороной плотно прилегает к оболочке пыльцевого зерна и расположена на максимальном удалении от апертур. Вегетативная клетка округлая, с более крупным ядром, занимает большую часть объема пыльцевого зерна. Обе клетки с плотной цитоплазмой без вакуолей, за исключением *D. villosa*, у которой небольшие вакуоли еще сохраняются в вегетативной клетке, отделены друг от друга тонкой оболочкой. У *D. caucasica* и *D. balcanica* на данной стадии отмечается появление запасных веществ в цитоплазме вегетативной клетки, особенно в области апертур, а также усиливается полисахаридный слой.

В стенке пыльника изменения касаются только видов *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica* и *D. deltoidea*, у которых клетки тапетума к данной стадии подверглись окончательной деструкции и в гнезде присутствуют их лизированные остатки.

Пыльцевые зерна, по-прежнему примыкающие областью апертур к тому, что раньше было

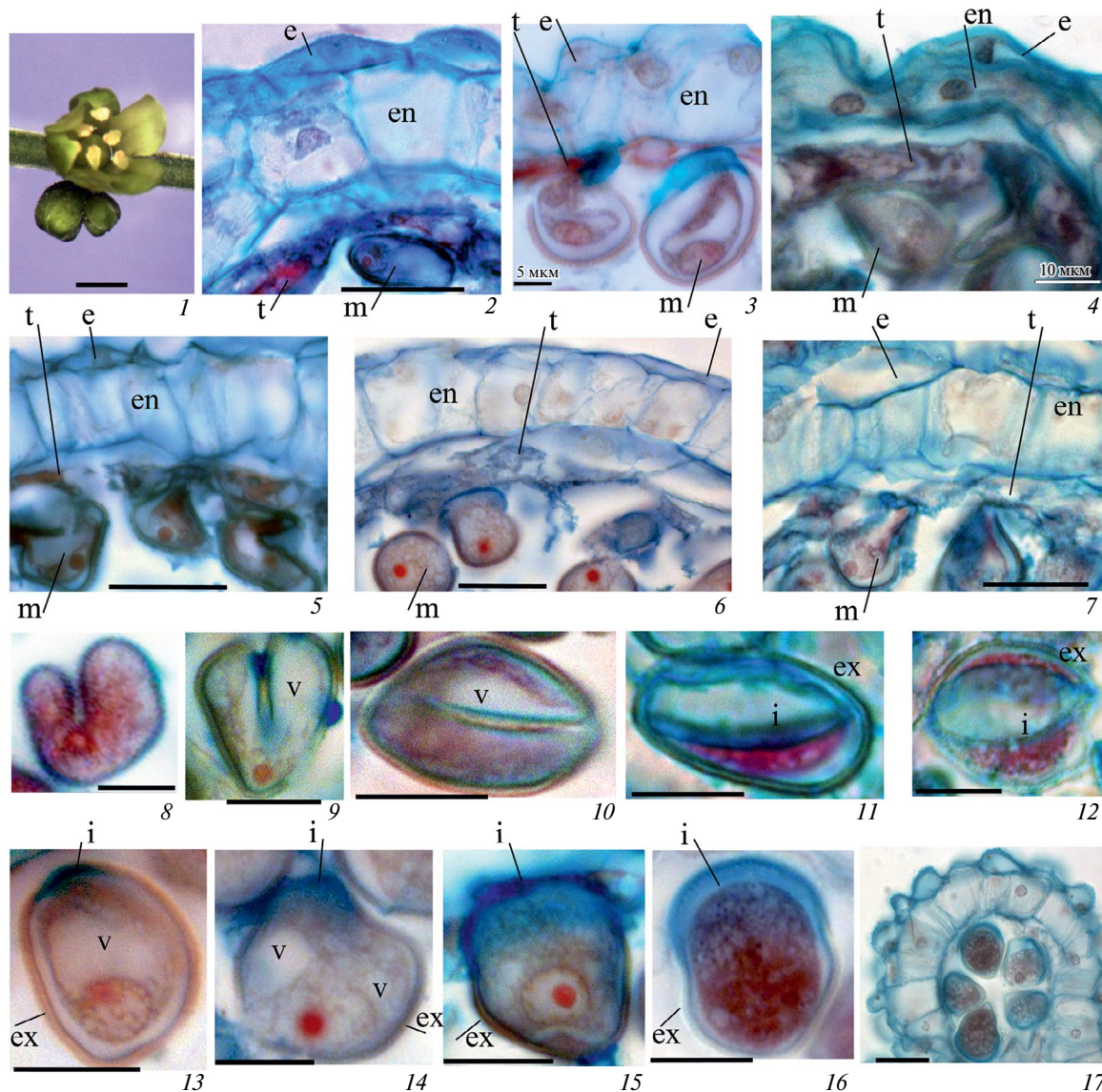


Рис. 3. Строение гнезд пыльников у видов *Dioscorea* на стадии сильно вакуолизированных микроспор. Последовательные стадии развития микроспоры и пыльцевого зерна: 1 – фрагмент соцветия *D. nipponica* на стадии раскрытия бутонов; 2–7 – фрагменты гнезд на стадии сильно вакуолизированных микроспор; 8–14 – последовательные стадии развития микроспоры (8 – невакуолизированная микроспора сразу после распада тетрады; 9, 10 – слабо вакуолизированная микроспора; 11–14 – сильно вакуолизированная микроспора); 15, 16 – стадии развития 2-клеточного пыльцевого зерна; 17 – гнездо зрелого пыльника с пыльцевыми зёрнами, демонстрирующее расположение пыльцевых зёрен. 2, 15 – *D. villosa*; 3, 13 – *D. tokoro*; 4, 16, 17 – *D. nipponica*; 5, 9, 11, 12 – *D. deltoidea*; 6, 8, 14 – *D. caucasica*; 7, 10 – *D. balcanica*; e – эпидермис, en – эндотеций, ex – экзина, i – интина, m – микроспора, t – тапетум, v – вакуоль. Масштабная линейка: 1 – 1 мм; 2, 5–7, 17 – 20 мкм; 8 – 5 мкм; 9–16 – 10 мкм.

Fig. 3. The structure of anther locules in *Dioscorea* species at the stage of highly vacuolated microspores. Successive stages of microspore and pollen grain development: 1 – fragment of *D. nipponica* inflorescence at the stage of bud opening; 2–7 – fragments of locules at the stage of highly vacuolated microspores; 8–14 – successive stages of microspore development (8 – non-vacuolated microspore immediately after the tetrad disintegration, 9, 10 – weakly vacuolated microspores, 11–14 – highly vacuolated microspores); 15, 16 – stages of development of 2-celled pollen grain; 17 – a locule of mature anther with pollen grains, showing the arrangement of pollen grains.

2, 15 – *D. villosa*; 3, 13 – *D. tokoro*; 4, 16, 17 – *D. nipponica*; 5, 9, 11, 12 – *D. deltoidea*; 6, 8, 14 – *D. caucasica*; 7, 10 – *D. balcanica*; e – epidermis, en – endothecium, ex – exine, i – intine, m – microspore, t – tapetum, v – vacuole.

Scale bars: 1 – 1 mm; 2, 5–7, 17 – 20 µm; 8 – 5 µm; 9–16 – 10 µm.

клетками тапетума — к их остаткам и, вероятно, продолжающие поглощать эти остатки (рис. 3, 16, 17), начинают накапливать запасные вещества у всех остальных видов. Генеративная клетка отделяется от оболочки зерна и перемещается в цитоплазму вегетативной клетки. Продолжающееся поступление веществ в пыльцевое зерно через район апертур приводит к образованию второго слоя интины, покрывающего мощный первый слой, свободный от экзины, при этом сама зона экзины оказывается значительно сдвинутой в противоположную сторону и образует небольшие загибы, более отчетливо заметные у *D. deltoidea*.

На стадии полного раскрытия цветка в пыльниках уже находятся зрелые пыльцевые зерна (рис. 3, 16, 17; рис. 4, 1). Зрелое пыльцевое зер-

но округлое, двуклеточное. Вегетативная клетка крупная, ее цитоплазма содержит запасные питательные вещества. Генеративная клетка меньших размеров, с более мелким ядром, расположена внутри вегетативной клетки, вблизи ядра последней. Оболочка пыльцевого зерна состоит из экзины и интины, причем экзина покрывает лишь часть зерна, не доходя до района апертур. В районе апертур пыльцевое зерно покрыто двуслойной интиной, нижней более толстой, и верхней более тонкой.

Стенка зрелого пыльника представлена эпидермисом и эндотецием. Эпидермис пыльника становится высокоспециализированной покровной тканью, эндотеций представлен крупными клетками с фиброзными утолщениями (рис. 4, 2–7).

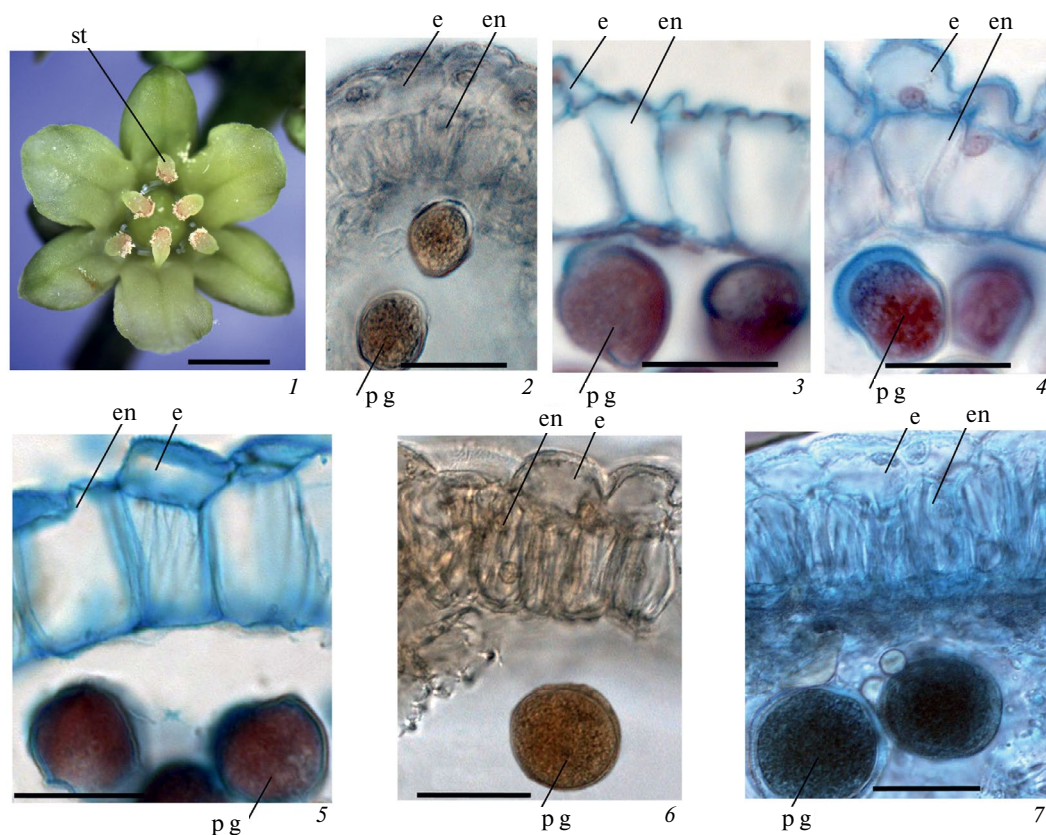


Рис. 4. Строение гнезд зрелых пыльников у видов *Dioscorea* с пыльцевыми зёрнами: 1 — цветок *D. nipponica*; 2–7 — фрагменты гнезд зрелого пыльника.

2 — *D. villosa*; 3 — *D. tokoro*; 4 — *D. nipponica*; 5 — *D. deltoidea*; 6 — *D. caucasica*; 7 — *D. balcanica*; е — эпидермис, ен — эндотеций, р g — пыльцевое зерно, st — тычинка.

Масштабная линейка: 1 — 1 мм; 2, 6 — 25 мкм; 3 — 10 мкм; 4, 5, 7 — 20 мкм.

Fig. 4. The structure of locules of mature anthers in *Dioscorea* species with pollen grains: 1 — flower of *D. nipponica*; 2 — 7 — fragments of locules of mature anther.

2 — *D. villosa*; 3 — *D. tokoro*; 4 — *D. nipponica*; 5 — *D. deltoidea*; 6 — *D. caucasica*; 7 — *D. balcanica*; e — epidermis, en — endothecium, pg — pollen grain, st — stamen.

Scale: bars 1 — 1 mm; 2, 6 — 25 μm; 3 — 10 μm, 4, 5, 7 — 20 μm.

Вскрытие тек пыльников происходит продольными щелями.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено сравнительное исследование развития стенки гнезда пыльника со стадии спорогенных клеток, микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у шести видов *Dioscorea* из секции *Stenophora*: *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*. Развитие в целом протекает сходно, выявлен ряд общих признаков для всех изученных видов, таких как строение сформированной стенки пыльника на стадии спорогенных клеток, состоящей из четырех слоев: эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума; существование среднего слоя до стадии слабо вакуолизированной микроспоры; строение зрелой стенки перед вскрытием пыльника, состоящей из эпидермиса и эндотеция; симультанный тип микроспорогенеза; формирование 2-клеточных пыльцевых зерен с хорошо развитой экзиной и 2-слойной интиной. Результаты по микроспорогенезу согласуются с имеющимися литературными данными (Yurtsev, Yurtseva, 1973, 1982; Caddick et al., 1998).

Наряду с общими чертами, выявлен и ряд особенностей. У видов *D. caucasica*, *D. balcanica*, *D. nipponica* и *D. deltoidea* ядра в клетках тапетума начинают делиться до мейоза, при этом у *D. caucasica* и *D. balcanica* деления продолжаются и во время мейоза, а у *D. villosa* и *D. tokoro* только начинаются во время мейоза. Так, раннее начало специализации клеток тапетума у *D. caucasica* и *D. balcanica* с образованием полиплоидных 3–4-ядерных клеток к стадии тетрад и появление в них признаков деструкции уже к началу распада тетрад свидетельствуют об их коротком периоде функционирования (до стадии сильно вакуолизированной микроспоры). У других видов — *D. nipponica* и *D. deltoidea*, наоборот, выявлено более длительное функционирование 2-ядерных клеток тапетума до стадии деления в пыльцевом зерне. У *D. villosa* и *D. tokoro* так же, как и у *D. caucasica* и *D. balcanica* период функционирования короткий, при этом начало деления сдвинуто на стадию мейоза, а деструкция клеток — на стадию деления в пыльцевом зерне.

Интересно, что ситуация с ускоренными темпами развития и сроками функционирования тапетума как питательной ткани и элемента стен-

ки пыльника в тычиночном цветке гармонирует с женской сферой у *D. caucasica* и *D. balcanica*. Ранее было показано (Vinogradova et al., 2022), что у этих видов развивается тетраспорический зародышевый мешок, при этом время существования париетальной ткани укорочено. Она разрушается раньше — во время мейоза, чем у видов с моноспорическим зародышевым мешком (который присутствует у ряда других видов, париетальная ткань там функционирует до стадии 2–4-ядерного зародышевого мешка).

Ускоренные темпы развития тапетума у *D. caucasica* и *D. balcanica*, более короткое время его существования и быстрая деструкция клеток к стадии сильно вакуолизированной микроспоры коррелируют с более ранним созреванием пыльцевых зерен у данных видов. У них появление запасных веществ в пыльцевом зерне отмечается сразу после митотического деления ядра, тогда как у остальных видов это происходит только с началом перемещения генеративной клетки внутри вегетативной. Кроме того, быстрая деструкция клеток тапетума у *D. balcanica* коррелирует также с началом формирования фиброзных утолщений в клетках эндотеция. Зависимость начала специализации эндотеция от тапетума была описана, например, у некоторых видов *Euphorbiaceae* (Anisimova, 2019; Shamrov et al., 2019). Таким образом, выявленные морфогенетические корреляции в развитии пыльника у видов *D. caucasica* и *D. balcanica* позволяют четко отделить эти два вида от остальных четырех, имея ввиду темпы созревания структур стенки пыльника и пыльцевых зерен.

У изученных видов *Dioscorea* из секции *Stenophora* пыльцевые зерна однобороздные, что согласуется с литературными данными (Schols et al., 2003, 2005). Единственная борозда закладывается на наружной стороне микроспоры в тетрадах перед самым их распадом. Установлено, что борозда под давлением растущей вакуоли постепенно раскрывается, при этом вакуоль, не переставая расти, частично выталкивает наружу содержимое зерна, покрытое двойной интиной в районе апертуры. При этом границы апертуры становятся неочевидными. Сам процесс вакуолизации микроспор у изученных видов одноразовый, синтез цитоплазмы способствует раздроблению вакуоли на несколько более мелких, объем каждой из которых постепенно сокращается, пока они не ис-

чезнут совсем к стадии 2-клеточного пыльцевого зерна. Но есть исключение: у *D. villosa* вакуоли на этой стадии еще пока сохраняются как остатки прежних вакуолей. Есть данные, что у некоторых растений — *Lycopersicum peruvianum* и *Prunus avium* — происходят не одно, а два события вакуолизации в пыльцевом зерне, первое — на стадии микроспоры, и второе — на двухклеточной стадии (в незрелом зерне) (Firon et al., 2012). Вероятно, это связано с необходимостью контроля объема зерна и процессов обмена веществ.

Изученные процессы развития показали, что морфолого-анатомическое разнообразие различных признаков, присущее видам секции в женской сфере (Prain, Burkill, 1936; Burkill, 1960; Petrova, Safina, 1985; Titova, Torshilova, 2015; Vinogradova et al., 2022), а также частично в мужской сфере (Chung, Chung, 2015; Vinogradova et al., 2022), в основном, не распространяется на конфигурацию структур гнезда пыльника, за исключением тапетума, микроспор и пыльцевых зерен, что показано на примере шести видов секции *Stenophora* (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*). Поскольку процессы развития у видов протекают более или менее сходно, разнообразие касается лишь частных особенностей строения структур и времени их функционирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ развития пыльника и пыльцевого зерна у шести видов рода *Dioscorea* из секции *Stenophora* (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*) позволил выявить различие видов по ряду признаков: строение тапетума, период функционирования тапетума, сроки появления запасных веществ в пыльцевом зерне. На основании этих признаков изученные виды подразделяются на две группы: 1) *D. caucasica* и *D. balcanica* с более ранним (до мейоза микроспороцитов) началом развития крупных 3–4-ядерных клеток тапетума и более коротким периодом их функционирования (до стадии сильно вакуолизированной микроспоры), а также более ранними сроками начала накопления запасных веществ в пыльцевом зерне — на момент завершения митотического деления ядра; 2) *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea* с 2-ядерными клетками тапетума, коротким (*D. villosa*, *D. tokoro*) и длинным (*D. nip-*

ponica, *D. deltoidea*) периодом его функционирования, и более поздним началом накопления запасных веществ в пыльцевом зерне — на момент перемещения генеративной клетки внутри вегетативной. Также выявлены общие для всех изученных видов признаки: строение сформированной и зрелой стенок пыльника, симультанный тип микроспорогенеза, тетраэдральный тип тетрад. У *D. villosa*, *D. nipponica* и *D. deltoidea* выявлен также изобилатеральный тип тетрады. Пыльцевые зерна однобороздные, 2-клеточные, с хорошо развитой экзиной и 2-слойной интиной в области открытой апертуры.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 124013100862-0 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопроцессов *in vivo* и *in vitro*”.

Автор выражает благодарность с.н.с. Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН Г.Ю. Виноградовой за ценные советы в написании статьи, а также ботаникам кафедры Высших растений Московского университета им. М.В. Ломоносова проф. Д.Д. Соколову, ст. преподавателю М.В. Ремизовой и К. Кондо за предоставленный материал для исследований вида *D. tokoro*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2019. Строение и развитие пыльника некоторых видов подрода *Esula* рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae). — Бот. журн. 104(2): 3–22. <https://doi.org/10.1134/S0006813619020017>
- Asiedu R., Sartie A. 2010. Crops that feed the World 1. Yams. — Food Security. 2: 305–315. <https://doi.org/10.1007/s12571-010-0085-0>
- Burkill I.H. 1960. The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of the yams. — Bot. J. Linn. Soc. 56: 319–412. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1960.tb02508.x>
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. — Grana. 37: 321–336.
- Chung D.H., Chung G.Y. 2015. A taxonomic study of the genus *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae) in Korea based

- on morphological characters. *Korean J. Pl. – Taxon* 45: 380–390.
<https://doi.org/10.11110/kjpt.2015.45.4.380>
- Couto R.S., Martins A.C., Bolson M., Lopes R.C., Smidt E.C., Braga J.M.A. 2018. Time calibrated tree of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) indicates four origins of yams in the Neotropics since the Eocene. – *Bot. J. Linn. Soc.* 188: 144–160.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy052>
- Firon N., Nepi M., Pacini E. 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning. – *Annals of Botany*. 109: 1201–1213.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>
- Hsu K.M., Tsai J.L., Chen M.Y., Ku H.M., Liu S.C. 2013. Molecular phylogeny of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) in East and Southeast Asia. – *Blumea*. 58: 21–27.
<https://doi.org/10.3767/000651913X669022>
- Govaerts R., Wilkin P., Saunders R.M.K. 2007. World checklist of Dioscoreales, yams and their allies. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1994. Новый подход к классификации типов тапетума. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка. СПб. С. 56–60.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2000. Эмбриологические признаки в филогенетической систематике цветковых растений. – *Бот. журн.* 85(7): 22–33.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений Т. 1. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Kawabe A., Myiashita N.T., Terauchi R. 1997. Phylogenetic relationship among the section *Stenophora* in the genus *Dioscorea* based on the analysis of nucleotide sequence variation in the phosphoglucose isomerase (Pgi) locus. – *Genes genet syst.* 72: 253–262.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 885 с.
- Liu X.T., Wang Z.Z., Xiao W., Zhao H.W., Hu J., Yu B. 2008. Cholestane and spirostane glycosides from the rhizomes of *Dioscorea septemloba*. – *Phytochemistry*. 69: 1411–1418.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.12.014>
- Mignouna H.D., Abang M.M., Asiedu R. 2007. Yams. – In: Kole C(ed) *Genome mapping and molecular breeding in plants*. Vol. 3. Pulses, sugar and tuber crops. Springer, Heidelberg. P. 271–296.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- [Petrova, Safina] Петрова Л.Р., Сафина Л.К. 1985. Семейство Dioscoreaceae. Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л. С. 133–135.
- [Poddubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1982. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М. С. 352.
- Prain D., Burkill I.H. 1936. An account of the genus *Dioscorea* in the East. Part 1: The species which twine to the left. – *Ann Roy Bot Gard. Calcutta*. 14: 1–210.
- Price E.J., Wilkin P., Sarasan V., Fraser P.D. 2016. Metabolite profiling of *Dioscorea* (yam) species reveals underutilized biodiversity and renewable sources for high-value compounds. – *Sci. Rep.* 6: 29136.
<https://doi.org/10.1038/srep29136>
- Rao A.W. 1953. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L. – *Phytomorphology*. 3(1, 2): 121–126.
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Smets E., Cielen V., Huysmans S. 2003. Pollen morphology of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) and its relation to systematics. – *Bot. J. Linn. Soc.* 43: 375–390.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2003.00227.x>
- Schols P., Wilkin P., Furness C.A., Huysmans S., Smets E. 2005. Pollen evolution in yams (*Dioscorea*: Dioscoreaceae). – *Syst. Bot.* 30: 750–758.
- Shah H.J., Lele S.S. 2012. *In vitro* propagation of *Dioscorea alata* var. *purpurea*. – *Appl. Biochem. Biotechnol.* 167: 1811–1817.
<https://doi.org/10.1007/s12010-012-9658-z>
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. – *Бот. журн.* 104(7): 1001–1032.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- [Titova, Torshilova] Титова Г.Е., Торшилова А.А. 2015. К вопросу об эволюции морфологического типа семени у видов секции *Stenophora* рода *Dioscorea* (Dioscoreaceae). – *Бот. журн.* 100: 761–786.
<https://doi.org/10.1134/s0006813615080013>
- [Torshilova, Batygina] Торшилова А.А., Батыгина Т.Б. 2005. Развитие стенки пыльника тычиночного цветка *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae). – *Бот. журн.* 90(8): 1208–1215.
- Vinogradova G., Torshilova A., Machs E. 2022. Flower morphology and phylogenetic analysis of some *Dioscorea* species of the section *Stenophora* (Dioscoreaceae). – *Plant. Syst. Evol.* 308: 42.
<https://doi.org/10.1007/s00606-022-01834-y>
- Wilkin P., Schols P., Chase M.W., Chayamarit K., Furness C.A., Huysmans S., Rakotonasolo F., Smets E., Thapayai C. 2005. A plastid gene phylogeny of the Yam genus, *Dioscorea*: roots, fruits and Madagascar. – *Systematic Botany*. 30(4): 736–749.
- [Yurtsev, Yurtseva] Юрцев В.Н., Юрцева Н.С. 1973. Цитозембриологическое изучение диоскорей кавказской (*Dioscorea caucasica* Lipsky). – *Доклады ТСХА*. 195: 187–195.
- [Yurtsev, Yurtseva] Юрцев В.Н., Юрцева Н.С. 1982. Цитозембриологические особенности диоскорей балканской. – *Биология, селекция и семеноводство лекарственных культур*. С. 31–33.

COMPARATIVE STUDY OF THE DEVELOPMENT OF ANTHER AND POLLEN GRAIN IN SOME *DIOSCOREA* SPECIES, SECTION STENOPHORA (DIOSCOREACEAE)

A. A. Torshilova^{1, *}

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

*e-mail: altorsh62@mail.ru

A comparative analysis of the development of anther and pollen grain in 6 species of the genus *Dioscorea* L. from the section Stenophora Uline (*D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, *D. deltoidea*, *D. caucasica*, *D. balcanica*) revealed common and individual characteristics in the species. It is shown that the species are characterized by the simultaneous microsporogenesis, and the tetrahedral tetrads. In *D. villosa*, *D. nipponica* and *D. deltoidea* the isobilateral type of tetrads was also found. The structure of the formed and mature anther walls is similar among the species. Based on the aggregate of individual structural features and duration of the tapetum functioning, the time of appearance of reserve substances in the pollen grain, the studied species are subdivided into 2 groups: 1) *D. caucasica*, and *D. balcanica* with an earlier (before meiosis of microsporocytes) start of the development of large 3–4-nucleated tapetum cells and a shorter period of their functioning (up to the stage of a highly vacuolated microspore), as well as with an earlier time of accumulation of reserve substances in the pollen grain, namely at the time of completion of mitotic division of the nucleus; 2) *D. villosa*, *D. tokoro*, *D. nipponica*, and *D. deltoidea* with 2-nucleated tapetum cells, short (*D. villosa*, *D. tokoro*) and long (*D. nipponica*, *D. deltoidea*) periods of its functioning, and with a later onset of accumulation of reserve substances in the pollen grain – at the time of movement of the generative cell inside the vegetative one. Pollen grains in all the species are monosulcate, 2-celled, with a well-developed exine and 2-layer intine in the area of the open aperture.

Keywords: *Dioscorea*, anther, tapetum, pollen grain, section Stenophora, Dioscoreaceae

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses her gratitude to the senior researcher of the Laboratory of Embryology and Reproductive Biology of the Komarov Botanical Institute RAS G.Yu. Vinogradova for valuable advice when writing the article, as well as to the botanists of the Department of Higher Plants of Lomonosov Moscow State University: Prof. D.D. Sokolov, Senior Lecturer M.V. Remizova, and K. Kondo for providing material for research on *D. tokoro*.

REFERENCES

- Anisimova G.M. 2019. Anther structure and development in some species of subgenera *Esula* of genera *Euphorbia* (Euphorbiaceae). – Bot. Zhurn. 104(2): 3–22 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619020017>
- Asiedu R., Sartie A. 2010. Crops that feed the World 1. Yams. – Food Security. 2: 305–315. <https://doi.org/10.1007/s12571-010-0085-0>
- Burkill I.H. 1960. The organography and the evolution of the Dioscoreaceae, the family of the yams. – Bot. J. Linn. Soc. 56: 319–412. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1960.tb02508.x>
- Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. 1998. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa. – Grana. 37: 321–336.
- Chung D.H., Chung G.Y. 2015. A taxonomic study of the genus *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae) in Korea based on morphological characters. Korean J. Pl. – Taxon. 45: 380–390. <https://doi.org/10.11110/kjpt.2015.45.4.380>
- Couto R.S., Martins A.C., Bolson M., Lopes R.C., Smidt E.C., Braga J.M.A. 2018. Time calibrated tree of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) indicates four origins of yams in the Neotropics since the Eocene. – Bot. J. Linn. Soc. 188: 144–160. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy052>
- Firon N., Nepi M., Pacini E. 2012. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning. – Annals of Botany. 109: 1201–1213. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs070>
- Hsu K.M., Tsai J.L., Chen M.Y., Ku H.M., Liu S.C. 2013. Molecular phylogeny of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) in East and Southeast Asia. – Blumea. 58: 21–27. <https://doi.org/10.3767/000651913X669022>
- Govaerts R., Wilkin P., Saunders R.M.K. 2007. World checklist of Dioscoreales, yams and their allies. – Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Kawabe A., Myiashita N.T., Terauchi R. 1997. Phylogenetic

- ic relationship among the section *Stenophora* in the genus *Dioscorea* based on the analysis of nucleotid sequence variation in the phosphoglucose isomerase (Pgi) locus. — Genes. Genet. Syst. 72: 253–262.
- Kamelina O.P. 1994. A new approach to the classification of tapetum types. Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. St. Petersburg. P. 56–60 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2000. Embryological features in phylogenetic systematics of flowering plants. — Bot. Zhurn. 85: 22–33 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2009. Systematicheskaya embriologiya tsvetkovykh rasteny [Systematic embryology of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons]. — Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rastenia i griby). 2008. Moscow. 885 p. (In Russ.).
- Liu X.T., Wang Z.Z., Xiao W., Zhao H.W., Hu J., Yu B. 2008. Cholestane and spirostane glycosides from the rhizomes of *Dioscorea septemloba*. — Phytochemistry. 69: 1411–1418.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.12.014>
- Mignouna H.D., Abang M.M., Asiedu R. 2007. Yams. — In: Kole C(ed) Genome mapping and molecular breeding in plants. Vol. 3. Pulses, sugar and tuber crops. Springer, Heidelberg. P. 271–296.
- Pausheva Z.P. 1980. Practicum po zitologii rastenii [Workshop on plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Petrova L.R., Safina L.K. 1985. Semeystvo Dioscoreaceae [Family Dioscoreaceae] — In: Sravnitel'naya anatomiya semian. [Comparative anatomy of seeds] Vol. 1. Monocots. Leningrad. P. 133–135 (In Russ.).
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1982. Hkarakteristika semeystv pokrytosemennikh rasteniy po tsitoembriologicheskim prznakam. [Characteristics of families of angiosperms based on cytoembryological characteristics]. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Prain D., Burkill I.H. 1936. An account of the genus *Dioscorea* in the East. Part 1: The species which twine to the left. — Ann. Roy. Bot. Gard. Calcutta. 14: 1–210.
- Price E.J., Wilkin P., Sarasan V., Fraser P.D. 2016. Metabolite profiling of *Dioscorea* (yam) species reveals underutilized biodiversity and renewable sources for high-value compounds. — Sci. Rep. 6: 29136.
<https://doi.org/10.1038/srep29136>
- Rao A.W. 1953. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L. — Phytomorphology. 3(1, 2): 121–126.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. — Bot. Zhurn. 104(7): 1001–1032 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Smets E., Cielien V., Huysmans S. 2003. Pollen morphology of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) and its relation to systematics. — Bot. J. Linn. Soc. 43: 375–390.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2003.00227.x>
- Schols P., Wilkin P., Furness C.A., Huysmans S., Smets E. 2005. Pollen evolution in yams (*Dioscorea*: Dioscoreaceae). — Syst. Bot. 30: 750–758.
- Shah H.J., Lele S.S. 2012. *In vitro* propagation of *Dioscorea alata* var. *purpurea*. — Appl. Biochem. Biotechnol. 167: 1811–1817.
<https://doi.org/10.1007/s12010-012-9658-z>
- Titova G.E., Torshilova A.A. 2015. To the evolution of seed morphological type in the *Dioscorea* section *Stenophora* (Dioscoreaceae). — Bot. Zhurn. 100: 761–786 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/s0006813615080013>
- Torshilova A.A., Batygina T.B. 2005. The development of male flower anther wall in *Dioscorea nipponica* (Dioscoreaceae). — Bot. Zhurn. 90(8): 1208–1215 (In Russ.).
- Vinogradova G., Torshilova A., Machs E. 2022. Flower morphology and phylogenetic analysis of some *Dioscorea* species of the section *Stenophora* (Dioscoreaceae). — Plant. Syst. Evol. 308: 42.
<https://doi.org/10.1007/s00606-022-01834-y>
- Wilkin P., Schols P., Chase M.W., Chayamarit K., Furness C.A., Huysmans S., Rakotonasolo F., Smets E., Thapayai C. 2005. A plastid gene phylogeny of the Yam genus, *Dioscorea*: roots, fruits and Madagascar. — Systematic Botany. 30(4): 736–749.
- Yurtsev V.N., Yurtseva N.S. 1973. Tsitoembriologicheskoe izuchenie dioskorei kavkazskoy (*Dioscorea caucasica* Lipsky) [Cytoembryological study of *Dioscorea caucasica* Lipsky]. — Doclady TSHA. 195: 187–195 (In Russ.).
- Yurtsev V.N., Yurtseva N.S. 1982. Tsitoembriologicheskie osobennosti dioskorei balkanskoy [Cytoembryological peculiarities of *Dioscorea balcanica*]. — Biologia, seleksia i semenovodstvo lekarstvennykh kultur. Moscow. P. 31–33 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

DEVELOPMENT OF FEMALE AND MALE REPRODUCTIVE
STRUCTURES IN *BORODINIA MACROPHYLLA* (BRASSICACEAE)

© 2024 г. G. Yu. Vinogradova^{1, *}, D. G. Chimitov^{2, **}, V. B. Brukhin^{1, ***}

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

²Institute of General and Experimental Biology SB RAS
Sakhyanovoy Str., 6, Ulan-Ude, 670047, Russia

*e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

**e-mail: dabac@mail.ru

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

Received 02.06.2024

Revised 01.07.2024

Accepted 09.07.2024

For the first time, cytoembryological study of the female and male reproductive structures development in the East Siberian endemic, *Borodinia macrophylla* (Turcz.) O.E. Schulz (order Capparales, family Brassicaceae, tribe Boechereae), is presented. The general plan of the reproductive structures development occurs similarly to the studied species of *Boechea*. The anther contains 4 microsporangia with four layers, namely epidermis, endothecium, middle layer, and tapetum at the beginning of development; as the anther matures, the wall becomes two-layered. The anther tapetum is unevenly 2-layered, microspores develop simultaneously; most pollen grains in mature anthers are bicellular. The ovule is ortho-campylotropous, bitegmic, medianucellate. The embryo sac is 7-celled, 8-nucleate, formed according to the monosporic Polygonum type. The polar nuclei of the central cell in the mature embryo sac do not fuse. Female gametophytes developed in all the ovules studied. In *B. macrophylla*, only a sexual mode of reproduction was observed; no apomictic development was detected.

Keywords: *Borodinia macrophylla*, Boechereae, Brassicaceae, ovule, anther

DOI: 10.31857/S0006813624070047, **EDN:** PSNZMZ

The tribe Boechereae of the Brassicaceae family is mainly known for the genus *Boechea* Á. Löve & D. Löve, which has become a model plant system for apomixis studies, as well as for environmental genomics and evolutionary biology (Brukhin et al., 2019; Hay et al., 2023). Plants of the tribe Boechereae have undergone a long and winding evolutionary path before reaching their current taxonomic position. Most species from this tribe grow in North America, from the Atlantic to the Pacific coast. Until now, only two species from this tribe have been reported to grow in Russia: *Boechea falcata* (Turcz.) Al-Shebaz in the Far East (Al-Shebaz, 2005; Kiefer et al., 2009; Alexander et al., 2013; Hay et al., 2023; Vinogradova et al., 2023), which is an example of the East Asian – North American floristic disjunction, and *Borodinia macrophylla* (Turcz.) O.E. Schulz endemic to the Baikal region and Northeast Asia. Molecular genetic and phylogenetic studies have shown its close rela-

tionship with seven species of *Borodinia* N. Busch from the eastern United States (Al-Shebaz, German, 2010; Alexander et al., 2013; Hay et al., 2023). As confirmed by Mandáková et al. (2020), the tribe Boechereae includes nine genera. Seven of these (*Anelsonia* J.F. Macbr. & Payson, *Cusickiella* Rollins, *Nevada* N.H. Holmgren, *Phenicaulis* Nutt. ex Torr. & A. Gray, *Polycytenium* Greene, *Sandbergia* Greene, and *Yosemitea* P.J. Alexander & Windham) contain only one or two species and are found in the western United States (except for a few localities across the Canadian border). The *Boechea* has been identified as a monophyletic genus, and seven eastern North American species previously assigned to *Boechea* (Al-Shebaz, 2003; Al-Shebaz and Windham, 2010) have formed a weakly supported clade with *Borodinia macrophylla*, the type species of *Borodinia*. As a result, Alexander et al. (2013) published new combinations for these taxa under the older generic name. Thus,

the *Borodinia* genus currently includes eight species (Alexander et al., 2013), seven of them inhabiting eastern North America, and one, *B. macrophylla*, is endemic to Siberia and coastal Northeast Asia (Hay et al., 2023). Based on 1114 low-copy nuclear genes using the Hybpiper pipeline, supermatrix, and species coalescence methods, Hay et al. (2023) performed a molecular phylogenetic analysis of members from the Boechereae tribe and found strong support for monophyly in both Boechereae and *Boechea* as well as other genera of the tribe, represented by two or more genera (*Borodinia* and *Sandbergia*). *Nevada* was found to be a close relative of *Borodinia*, and the Siberian *B. macrophylla* (= *B. baicalensis*, or *B. tilingii*) was found to be the closest relative of the eastern North American *Borodinia* species. Since it is near-threatened (NT) species it is included in the Red Book of the Republic of Buryatia (Anenkhonov, Chimitov, 2023).

Borodinia macrophylla plants are tap-rooted, small, up to 20 cm tall, with rosettes of leaves forming turfs. The stems bear small, no more than six leaves; basal leaves form rosettes. The inflorescence is a few-flowered raceme containing small flowers with pale yellow petals, 6–8 mm in diameter. The siliques are narrow (3–4 mm), up to 5 cm long (Fig. 1) (Anenkhonov, Chimitov, 2023). *B. macrophylla* is endemic to North Asia. Found in Buryatia, Irkutsk region, Transbaikalian region and Khabarovsk region. *B. macrophylla* grows in highlands, in gravelly and

lichen tundras, on scree and rocks (Chimitov, Imetkhenova, 2019).

The *Borodinia* species so far mentioned in literature are sexual diploids (Li et al., 2017; Hay et al., 2023). However, embryological studies of *Borodinia* species were not found in scientific publications, in addition, there is hardly any information about the Siberian species *B. macrophylla*.

Previously, we studied the development of female reproductive structures in the Far Eastern endemic *Boechea falcata* (Vinogradova et al., 2023); in this paper we analyze the formation of female and male reproductive structures in another endemic belonging to the tribe Boechereae – *Borodinia macrophylla*, growing in the Baikal and Transbaikalian region, as well as in the Sea of Okhotsk region, information about the reproductive characteristics of which was absent so far.

MATERIAL AND METHODS

Inflorescences of *Borodinia macrophylla* (Fig. 1) were collected in the summer 2021 on Bayan-Khongor Mount (remnants in the upper part of the forest slope) in the vicinity of Bayangol village, Khorinsky district, Republic of Buryatia (Chimitov, Imetkhenova, 2019).

Buds, flowers and ovaries at different stages of their development were fixed in FAA (formalin: glacial acetic acid: 70% ethyl alcohol in a ratio of 7: 7: 100) for 7 days, then the material was washed with 70%



Fig. 1. *Borodinia macrophylla* in Buryatia. 1 – flowering plant, 2 – plant with siliques.

Рис. 1. *Borodinia macrophylla* в Бурятии. 1 – цветущее растение, 2 – растение с плодами.

ethyl alcohol and used for preparing permanent slides following by their analysis under light microscopy (LM).

Processing of the material and preparing the slides followed common cytoembryological technique (Paulsheva, 1980). Sections of 8–10 µm thick were made using a Microm HM 325 microtome (Carl Zeiss, Germany). The sections were stained with hematoxylin according to Ehrlich and with Alcian blue. The slides were analyzed under an Axio Imager Z1 microscope (Carl Zeiss, Germany) of the Core Facilities Center at the Komarov Botanical Institute RAS; photographs were taken with an Axiocam MRc5 digital camera and processed with Zen Blue Editor software (Carl Zeiss, Germany).

RESULTS

Analysis of the reproductive structures development in *Borodinia macrophylla* was performed at cytomorphological level. Male and female reproductive structures in this species develop in the same way as in the studied *Boechnera* and other Brassicaceae species. *Borodinia macrophylla*, studied here for the first time, showed a sexual mode of reproduction.

Development of male reproductive structures in *Borodinia macrophylla*

The analysis of the male reproductive structures development showed normal formation of all six anthers in the flower. The anther of *B. macrophylla* is tetrasporangiate; numerous microsporocytes are formed in each microsporangium. Microsporogenesis occurs according to the simultaneous type, with both meiotic divisions following one after the other without cytokinesis, which results in a cell with 4 nuclei (Fig. 2, 1), between which cell walls are then formed, to produce a tetrad of microspores. No abnormalities in meiosis were observed. The tetrads break up into individual microspores (Fig. 2, 2). At these stages, the anther wall is 4-layered, consisting of epidermis, endothecium, middle layer and tapetum (Fig. 2, 3). It should be noted that, in contrast to *Boechnera falcata* with the tapetal cells dividing without cytokinesis and becoming binuclear (unpublished), in *Borodinia macrophylla* the tapetum is secretory, consists of uninuclear cells and becomes unevenly 2-layered as a result from the division of some of its cells (Fig. 2, 3). Subsequently, lysis of the middle layer and destruction of the tapetum occurs; in microspores, mitotic division and cy-

tokinesis lead to the formation of vegetative and generative cells (Fig. 2, 4). As the pollen grain matures, the cytoplasm of the vegetative cell becomes dense, devoid of vacuoles (Fig. 2, 5). At this time, the tapetum is completely lysed, and the endothecium cells, on the contrary, enlarge and acquire fibrous thickenings on their walls (Fig. 2, 6). The majority of pollen grains observed in mature anthers were bicellular, however, in some cases divisions of the generative cell were observed (Fig. 2, 5). It is possible that pollen grains become 3-celled, but at later stages of anther development, by the time of its opening. This assumption requires further study.

In all anthers, the pollen grains were well formed and even in size, although occasionally small empty pollen grains were found (Fig. 2, 4–6), which probably died at the early stages of development. These observations suggest high pollen grain fertility in this species.

Development of female reproductive structures in *Borodinia macrophylla*

Compared to previously studied *Boechnera* species, with 45 to 60 ovules being formed in the ovary (Vinogradova et al., 2023), the ovaries of *Borodinia macrophylla* contain only 18–25 ovules.

A single megasporocyte differentiates in the sub-epidermal layer of the nucellus with the onset of the integuments initiation (Fig. 3, 1). In some cases, a parietal cell is formed above the megasporocyte (Fig. 3, 2). Meiosis and the subsequent two cycles of cytokinesis lead to the formation of tetrads or triads of megaspores (Fig. 3, 3), and occur in all ovules of the ovary relatively synchronously, in contrast to the *Boechnera* species, where tetrads, dyads, and megasporocytes may be observed at the same time (Vinogradova et al., 2023). The stage of the tetrad of megaspores is long, at this time the ovule actively increases in size and bends into a hemitropous position, the outer integument grows quickly and extends beyond the nucellus, the inner one reaches the apex of the nucellus; in the nucellus active divisions occur in its basal part (Fig. 3, 3). As the ovule develops, the micropylar megaspores in the tetrad degenerate, and the chalazal megaspore increases in size, becomes functional (Fig. 3, 4) and divides to form a 2-nuclear embryo sac (Fig. 3, 5, 6). During further development, the growth of the ovule continues, its nucellus in the basal part increases, the inner integ-

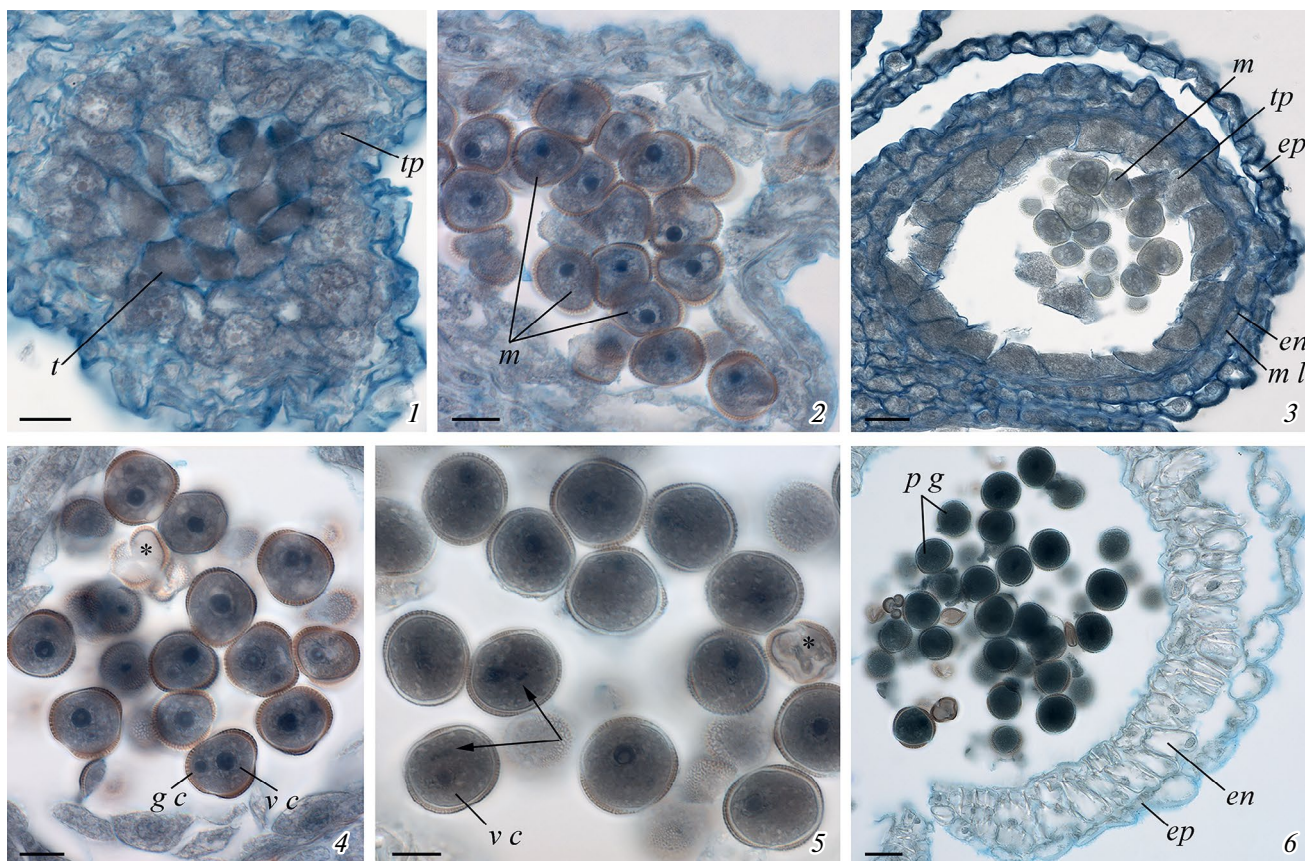


Fig. 2. Anther structure and male gametophyte development in *Borodinia macrophylla*: 1 – anther locule at the stage of meiosis in microsporocytes (4 nuclei are visible in one cell before the formation of cell walls); 2 – microspores; 3 – structure of the anther wall at the microspore stage; 4 – bicellular pollen grains; 5 – mature pollen grains, in some of them the division of the generative cell is visible (indicated by arrows); 6 – the structure of the wall of a mature anther.

* – sterile pollen grain; ep – epidermis; en – endothecium; gc – generative cell, m – microspore; ml – middle layer; pg – pollen grain; t – tetrad of nuclei in microsporocyte, tp – tapetum; vc – vegetative cell.

Scale bars, μm : 10 (1–2, 4–5), 20 (3, 6).

Рис. 2. Строение пыльника и развитие мужского гаметофита у *Borodinia macrophylla*: 1 – гнездо пыльника на стадии мейоза в микроспороцитах (видны 4 ядра в одной клетке до заложения клеточных стенок); 2 – микроспоры; 3 – строение стенок пыльника на стадии микроспор; 4 – 2-клеточные пыльцевые зерна; 5 – зрелые пыльцевые зерна, в некоторых видно деление генеративной клетки (указано стрелкой); 6 – строение стенок зрелого пыльника.

* – стерильное пыльцевое зерно; ep – эпидерма; en – эндотей; gc – генеративная клетка; m – микроспора; ml – средний слой; pg – пыльцевое зерно, t – тетрада ядер в микроспороците; tp – тапетум, vc – вегетативная клетка.

Шкала, мкм: 10 (1–2, 4–5), 20 (3, 6).

ument completely overgrows the nucellus and takes part in the formation of the micropyle (Fig. 3, 6). The hypostase differentiates at the base of the inner integument near to the procambial cells of the vascular bundle (Fig. 3, 3, 8). The embryo sac undergoes 2 more mitotic divisions, forming first a 4-nuclear gametophyte (Fig. 3, 7), and then an 8-nuclear gametophyte. The last mitosis is accompanied by cell formation resulting in a 7-celled, 8-nucleate embryo sac. Thus, the female gametophyte in *Borodinia macrophylla* develops according to the monosporic Polygo-

num type. The formed ovule is ortho-campylotropous, bitegmic, medionucellate (Fig. 3, 8). The embryo sac is small in volume and at the micropylar pole contains the egg apparatus, which includes two synergids and an egg; in the chalazal pole – three antipodes; polar nuclei in the central egg cell close together, but not fused (Fig. 3, 9, 10).

The development of female gametophytes was observed in all ovules of the studied ovaries. The embryo sac developed normally, no apomictic development was found.

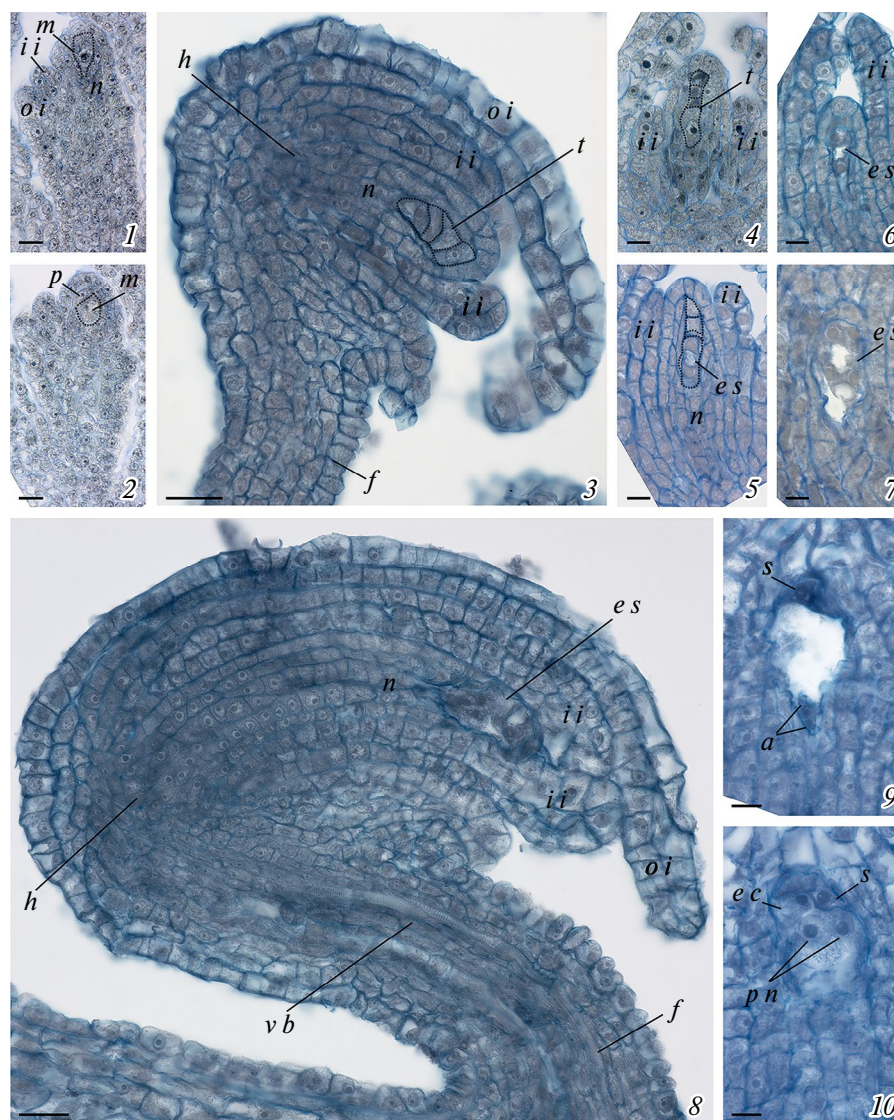


Fig. 3. Development of the ovule and female gametophyte in *Borodinia macrophylla*: 1–3 – structure of the ovule at the stages of: megasporocyte developing without a parietal cell (1) and with a parietal cell (2), tetrad of megaspores (3); 4 – tetrad of megaspores with differentiation of the chalazal megaspore and degeneration of three micropylar megaspores; 5 – division of the functional megaspore with the formation of a 2-nuclear coenocyte, micropylar megaspores are preserved; 6 – 2-nucleate embryo sac; 7 – 4-nucleate embryo sac; 8 – structure of the formed ovule; 9, 10 – successive sections of the mature embryo sac: antipodals on the chalazal pole and one synergid on micropylar one (9), egg apparatus consisting of the egg cell and the second synergid at the micropylar pole, two polar nuclei of the central cell (10) are located nearby.

a – antipodals; *ec* – egg cell; *es* – embryo sac; *f* – funiculus; *h* – hypostase; *ii* – inner integument; *m* – megasporocyte; *n* – nucellus; *oi* – outer integument; *p* – parietal cell; *pn* – polar nuclei; *s* – synergid; *vb* – vascular bundle.

Scale bars, μm : 10 (1, 2, 4–7, 9, 10), 20 (3, 8).

Рис. 3. Развитие семязачатка и женского гаметофита у *Borodinia macrophylla*. 1–3 – строение семязачатка на стадиях: мегаспороцита, развивающегося без париетальной клетки (1) и с париетальной клеткой (2), тетрады мегаспор (3), 4 – тетрада мегаспор с дифференциацией халазальной мегаспоры и дегенерацией трех микропиларных мегаспор; 5 – деление функциональной мегаспоры с образование 2-ядерного ценоцита, микропиларные мегаспоры сохраняются; 6 – 2-ядерный зародышевый мешок; 7 – 4-ядерный зародышевый мешок; 8 – строение сформированного семязачатка; 9, 10 – последовательные срезы сформированного зародышевого мешка: антиподы на халазальном полюсе и одна синергида на микропиларном (9), яйцевой аппарат из яйцеклетки и второй синергиды на микропиларном полюсе, вблизи располагаются два полярных ядра центральной клетки (10).

a – антиподы; *ec* – яйцеклетка; *es* – зародышевый мешок; *f* – фуникулус; *h* – гипостаза; *ii* – внутренний интегумент; *m* – мегаспороцит; *n* – нуцеллус; *oi* – наружный интегумент; *p* – париетальная клетка; *pn* – полярные ядра; *s* – синергида; *vb* – проводящий пучок.

Шкала, мкм: 10 (1, 2, 4–7, 9, 10), 20 (3, 8).

DISCUSSION

The first cyto-morphological study of the development of anthers and ovules of the Baikal species *Borodinia macrophylla* has shown that the development plan of its reproductive structures is similar to the recently studied *Boechea* species (Vinogradova et al., 2023) and other studied species of the Brassicaceae family (Iljina, 1962; Rodionova, 1966a, b, 1979; Shamrov, 2002a, 2007; Kuzmina, Shevchenko, 2008).

The anther is tetrasporangiate; at the microspore tetrad stage, the anther wall is 4-layered, consisting of epidermis, endothecium, middle layer and tapetum; the wall of the mature anther is 2-layered, consisting of epidermis and endothecium with fibrous thickenings. Microsporogenesis follows the simultaneous type. In general, the process of anther development and pollen formation in *Borodinia macrophylla* is similar to that in *Boechea* species and other studied species of Brassicaceae (Kuzmina, 2007; Kuzmina, Shevchenko, 2008). However, a number of peculiar features were also observed. In particular, in contrast to embryologically studied species of the genus *Boechea*, in which at the stage of tetrad microspores the tapetum is usually single-layered, sometimes consisting of binucleate cells, the tapetum in *Borodinia macrophylla* at this stage contains uninuclear cells and in places becomes unevenly 2-layered as a result of division some of its cells. In addition, the majority of pollen grains observed in mature anthers of *B. macrophylla* were bicellular, that is not typical for other Brassicaceae species. Possibly, pollen becomes 3-celled at later stages or during its germination; this requires further verification. In any case, the presence of bicellular pollen at late stages of anther development distinguishes *B. macrophylla* from other species of the Brassicaceae.

The formed ovule is ortho-campylotropous, bitegmic, medianucellate (according to Shamrov, 2008, 2017), as in the recently studied *Boechea* species: *B. falcata*, *B. stricta* (Graham) Al-Shehbaz and M4B accession (Vinogradova et al., 2023).

As reported previously, the presence of a parietal cell, occurring with varying frequency during the early stages of ovule development in some plants from the Boecheae tribe, may indicate a tendency towards a crassinucellate ovule type in this tribe (Mandáková et al., 2020; 2021). In *Borodinia macrophylla* we occasionally observed formation of the parietal cell.

The studies have shown that the ovule begins to

develop quite early, when integuments are visible as primordia yet. The first meiotic division occurs very quickly, followed by the second meiotic division, unlike *Boechea* species, meiosis in all ovules occurs synchronously, the structure of the ovule undergoes significant changes from the stage of the megasporocyte differentiation to the formation of the tetrad of megaspores. At the same time, the cells of the nucellus increase in size and both integuments enclose it at the tetrad stage, while the outer integument is much longer than the nucellus and partly goes around the latter. The tetrad is linear, with the chalazal megaspore being functional, growing in size and undergoing through three mitoses subsequently forming the embryo sac. The other three megaspores do not develop further and degenerate.

In *Borodinia macrophylla*, unlike some species of *Boechea* (Iljina, 1962; Carman et al., 2019; Vinogradova et al., 2023), the formation of multiple archesporial cells, megasporocytes or several embryo sacs was not observed.

The embryo sac in *Borodinia macrophylla* develops according to the monosporic Polygonum type. The mature embryo sac is small, 7-celled, 8-nucleate, characteristic for most species of the Brassicaceae family, but the polar nuclei in the central cell do not fuse before fertilization, unlike most other representatives of the Boecheae tribe. Perhaps the fusion of polar nuclei occurs later, and the embryo sac contains a secondary polar nucleus, as in the studied *Boechea* species (Vinogradova et al., 2023). The formation of the embryo sac in all tested ovules revealed strict consistency of the developmental stages with the surrounding tissues of the sporophyte. Thus, during megasporogenesis, the ovule becomes hemitropous, it is still small in size, the integuments barely reach the middle of the nucellus; at the stage of meiosis, there is a significant growth of the nucellus and integuments, which completely cover it, especially the long outer integument, at this stage, the ovule bends into an ortho-campylotropous position. At the stage of gametogenesis, when the formation of the embryo sac occurs, accompanied by its cellularization, the formation of the egg cell, synergids, antipodals and central cell, further growth of the ovule occurs due to an enlargement of the embryo sac, growth of the chalazal bundle, and continued growth of integuments. The development of gametophytes was found in all studied ovules, which distinguishes the reproduction of *Borodinia macrophylla* from apomictic

species of *Boechera*, in which abortive ovules were often observed (Vinogradova et al., 2023), the fact once again indicating the sexual mode of reproduction of *Borodinia macrophylla*.

Thus, despite a noticeable morphological difference in the sporophytic generations of the *Borodinia* genus and its separation from the *Boechera* genus on the molecular phylogenetic tree of the Boechereae tribe (Alexander et al., 2013; Hay et al., 2023), the development of female and male reproductive structures in *Borodinia macrophylla* are in many ways similar to those in representatives of the *Boechera* genus, although not without some important particular features. This article is the first study to provide a detailed cytoembryological characterization of the reproductive structures in the only species of *Borodinia* growing in Russia; in the future it would be interesting to perform a comparative embryological characterization of this Siberian relative with the seven North American representatives of this genus.

CONCLUSION

The study of the reproductive structures of *Borodinia macrophylla* revealed a number of developmental features of anthers and ovules that distinguish it from the other species of the Boechereae tribe studied so far. Namely, the formation of a sporadically two-layered tapetum occurs at the microspore tetrad stage, the bicellular pollen is present at the late stages of anther development, the meiosis in all *Borodinia macrophylla* ovules occurs synchronously, and the polar nuclei in mature embryo sacs do not fuse. To make sure that these cytoembryological characteristics are species-specific, it is advisable to study other species and populations of *Borodinia* in the future.

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Komarov Botanical Institute RAS No. 124013100862-0 “Polyvariance of morphogenetic programs for the development of plant reproductive structures, regulation of morphological processes *in vivo* and *in vitro*” (2024–2028), state assignment of the Institute of General and Experimental Biology SB RAS No. 121030900138-8 “Biota of terrestrial ecosystems of the Baikal region: composition, structure, ecological, and geographical features”, and RFBR grant No. 20-54-46002-St “Phylogenetic and functional analysis of genes

associated with apomixis in representatives of the *Boechera* genus”. The technical part of the study was made on the equipment of the Core Facilities Center “Cellular and Molecular Technologies for the Study of Plants and Fungi” at the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg).

REFERENCES

- Alexander P.J., Windham M.D., Beck J.B., Al-Shehbaz I.A., Allphin L., Bailey C.D. 2013. Molecular phylogenetics and taxonomy of the genus *Boechera* and related genera (Brassicaceae: Boechereae). — Syst. Bot. 38(1): 192–209.
<https://doi.org/10.1600/036364413X661917>
- Al-Shehbaz I.A. 2003. Transfer of most North American species of *Arabis* to *Boechera* (Brassicaceae). — Novon. 13(4): 381–391.
<https://doi.org/10.2307/3393366>.
- Al-Shehbaz I.A. 2005. Nomenclatural notes on Eurasian *Arabis* (Brassicaceae). — Novon. 15(4): 519–524.
- Al-Shehbaz I.A., German D.A. 2010. Proposal to conserve the name *Boechera* against *Borodinia* (Cruciferae). — Taxon. 59: 648–649.
<https://doi.org/10.1002/tax.592037>
- Al-Shehbaz I.A., Windham M.D. 2010. *Boechera*. Flora of North America: north of Mexico. 7: Magnoliophyta. Salicaceae to Brassicaceae. Oxford, UK.
- Anenkhonov O.A., Chimitov D.G. 2023. Large-leaved *Borodinia* (*Borodinia macrophylla* (Turcz.) O.E. Schulz). — Red Book of the Republic of Buryatia: Plants and Mushrooms. 4th ed., add. and processed. Belgorod. P. 219 (In Russ.).
- Brukhin V., Osadtchiy J.V., Florez-Rueda A.M., Smetanin D., Bakin E., Nobre M.S., Grossniklaus U. 2019. The *Boechera* genus as a resource for apomixis research. — Front. Plant Sci. 10: article 392 (P. 1–19).
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00392>
- Carman J.G., Mateo de Arias M., Gao L., Zhao X., Kowallis B., Sherwood D.A., et al. 2019. Apospory in addition to diplospory is common in *Boechera* where it may facilitate speciation by recombination-driven apomixis-to-sex reversals. — Front. Plant Sci. 10: article 724 (P. 1–14).
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00724>
- Chimitov D.G., Imetkhenova O.V. 2019. Findings of rare and endemic plant species in the Republic of Buryatia. — Bot. Zhurn. 104(2): 118–121 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619020030>
- Hay N.M., Windham M.D., Mandáková T., Lysak M.A., Hendriks K.P., Mummenhoff K., Lens F., Pryer K.M., Bailey C.D. 2023. A Hyb-Seq phylogeny of *Boechera* and related genera using a combination of Angiosperms353 and Brassicaceae-specific bait sets. — Am. J. Bot. 110(10): e16226.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16226>

- Ilijina G.M. 1962. Embriologicheskoe issledovanie gorchitsy *Brassica juncea* (L.) Czern. (Embryological study of mustard, *Brassica juncea* (L.) Czern. — Vestnik Moscow State University. 1: 34–45 (In Russ.).
- Kiefer C., Dobeš C., Koch M. A. 2009. *Boechea* or not? Phylogeny and phylogeography of eastern North American *Boechea* species (Brassicaceae). — Taxon. 58: 1109–1121.
<https://doi.org/10.1002/tax.584005>
- Kuzmina T.N. 2007. Development of the anther and male gametophyte of *Cardamine graeca* L. (family Brassicaceae). — Bulletin of the Nikitsky Botanical Garden. 95: 66–69 (In Russ.).
- Kuzmina T.N., Shevchenko S.V. 2008. Formation of male and female generative spheres in *Brassica taurica* (Tzvel.) Tzvel. (family Brassicaceae). — Proceedings of the Nikitsky Botanical Garden. 129: 71–86 (In Russ.).
- Li F.-W., Rushworth C.A., Beck J.B., Windham M.D. 2017. *Boechea* microsatellite website: an online portal for species identification and determination of hybrid parentage. — Database 2017: baw169.
<https://doi.org/10.1093/database/baw169>
- Mandáková T., Hloušková P., Windham M.D., Mitchell-Olds T., Ashby K., Price B., Carman J., Lysak M. 2020. Chromosomal evolution and apomixis in the cruciferous tribe Boecheae. — Front. Plant Sci. 11: article 514 (P. 1–17).
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00514>
- Mandáková T., Ashby K., Price B.J., Windham M.D., Carman J.G., Lysak M.A. 2021. Genome structure and apomixis in *Phoenicautis* (Brassicaceae; Boecheae). — J. Syst. Evol. 59(1): 83–92.
<https://doi.org/10.1111/jse.12555>
- Rodionova G.B. 1966a. Megaspорогenez u *Hesperis steveniana* DC. (Megaspорогenezis in *Hesperis steveniana* DC.). — Vestnik Moscow State University. 5: 68–72 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1966b. Embriologicheskoe issledovanie *Eruca sativa* Lam. (Embryological study of *Eruca sativa* Lam.). — Vestnik Moscow State University. 1: 61–68 (In Russ.).
- Rodionova G.B. 1979. Razvitie zhenskikh embrionalnykh struktur, endosperma i zarodysha u sverbigi vostochnoi (Development of female embryological structures, endosperm and embryo in *Bunias orientalis*). — Bull. Glavnogo Bot. Sada. 113: 90–96 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po tsitologii rastenii (Manuals for plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2002. Ovule and seed morphogenesis in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in connection with peculiar mode of endothelium formation. — Bot. Zhurn. 87(2): 1–18 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2007. The ovule and seed morphogenesis in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). — Bot. Zhurn. 92(7): 945–964 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants. — Bot. Zhurn. 102(2): 129–146 (In Russ.).
- Vinogradova G.Yu., Sinelnikova N.V., Taskin K.M., Brukhin V.B. 2023. Development of female reproductive structures in *Boechea* species (Brassicaceae) during sexual and apomictic modes of reproduction. — Bot. Zhurn. 108(12): 1100–1118 (In Russ.).

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКИХ И МУЖСКИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРУКТУР У *BORODINIA MACROPHYLLA* (BRASSICACEAE)

Г. Ю. Виноградова^{1,*}, Д. Г. Чимитов^{2,**}, В. Б. Брюхин^{1,***}

¹Ботанический институт им. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

*e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

**e-mail: dabac@mail.ru

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

Впервые представлены результаты цитоэмбриологического исследования формирования женских и мужских репродуктивных структур у восточносибирского эндемика Бородинии крупнолистной — *Borodinia macrophylla* (Turcz.) O.E. Schulz, порядок Капустоцветные (Capparales), семейство Крестоцветные (Brassicaceae), триба Boecheae. Общий план развития репродуктивных структур происходит аналогично исследованным видам из рода *Boechea*. Пыльник 4-гнездный, в начале развития с 4-слойной стенкой, которая по мере созревания пыльника становится 2-слойной; Тапетум пыльника неравномерно 2-слойный. Микроспорогenez симультанного типа, боль-

шинство пыльцевых зерен в зрелых пыльниках 2-клеточные. Семязачаток орто-кампилотропный, битегмальный, медионуцеллятный. Зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный, формируется согласно моноспорическому Polygonum-типу. Полярные ядра центральной клетки в зрелом зародышевом мешке не сливаются. Развитие женских гаметофитов происходит во всех исследованных семязачатках. У *B. macrophylla* наблюдался половой способ воспроизводства, апомиктического развития не отмечено.

Ключевые слова: *Borodinia macrophylla*, Boechereae, Brassicaceae, семязачаток, пыльник

СООБЩЕНИЯ

АНДРОМОНОЭЦИЯ, БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ
DOREMA MICROCARPUM (ARIACEAE) В УСЛОВИЯХ
ФЕРГАНСКОЙ ДОЛИНЫ (УЗБЕКИСТАН)

© 2024 г. М. А. Давидов¹, *, М. Х. Акбарова¹, З. А. Юсупова¹

¹Ферганский государственный университет
ул. Мураббийлар, 19, Фергана, 712000, Республика Узбекистан

*e-mail: mdavidov66@mail.ru

Поступила в редакцию 29.05.2024 г.
Получена после доработки 08.07.2024 г.
Принята к публикации 09.07.2024 г.

Впервые описана андромоноэция и выявлены антропоэкологические особенности у *Dorema microcarpum*, эндемика Западного Тянь-Шаня и Северного Памиро-Алая. Исследования проведены в естественных условиях Чуст-Папских адыров Ферганской долины в 2021–2023 гг. Показано, что флоральная единица представляет собой открытую ярусную кисть из ярусных кистей из простых зонтиков. У мощно развитых особей в нижней части синфлоресценции формируются паракладии. Продолжительность цветения особи составляет 10–15 дней. Простые зонтики в разных частях синфлоресценции формируют только обоеполые цветки, обоеполые и тычиночные цветки, только тычиночные цветки. У слабо развитых особей на боковых кистях, начиная с 6-го узла, в простых зонтиках формируются обоеполые цветки и от 1 до 5 тычиночных цветков; простые зонтики 2–3 нижних боковых кистей образуют только тычиночные цветки. У мощно развитых особей в средней и верхней частях синфлоресценции практически все простые зонтики формируют только обоеполые цветки, тычиночные цветки развиваются только на паракладиях. Цветение особи начинается с простых зонтиков на боковых кистях, расположенных в средней части флоральной единицы – с 6-го по 9-й узел и происходит дивергентно: сначала полностью отцветают средняя и верхняя части синфлоресценции, затем раскрываются тычиночные цветки на боковых кистях нижней части (узлы с 3-го по 5-й). Раскрывание цветков на боковых кистях происходит акропетально, в пределах простых зонтиков – центростремительно. *D. microcarpum* относится к растениям с утренним ритмом цветения: раскрывание цветков начинается рано утром (около 5–6 часов.) и продолжается до 9–10 часов. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией. Цветение обоеполого цветка продолжается 3–4 дня, тычиночного – 1 день. Цветки в основном посещаются представителями двух отрядов – Hymenoptera и Diptera. Наличие обоеполых и тычиночных цветков, разновременность их созревания и строгая синхронность цветения обоеполых цветков верхних боковых кистей способствуют гейтоногамии, а также обеспечивают перекрестное опыление других особей. Тычиночные цветки нижних боковых кистей или паракладиев обеспечивают перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения.

Ключевые слова: *Dorema microcarpum*, Ариасеае, андромоноэция, синфлоресценция, биология цветения, протандрия

DOI: 10.31857/S0006813624070058, EDN: PSMNNE

Род *Dorema* D. Don (Ариасеае) объединяет от 8 до 12 видов (Pimenov, 1988; Pimenov, Клууков, 2023; Puchałka et al., 2023), распространенных в Средней Азии (Тянь-Шань, Памиро-Алай): Кыргызстан, Узбекистан (Pimenov, Клууков, 2002). В результате изучения гербарных экземпляров Национального Гербария Узбекистана (TASH) на территории Республики Узбеки-

стан установлено распространение двух видов рода – *D. sabulosum* Litv. и *D. microcarpum* Korovin (Korovin, 1959).

D. microcarpum – многолетний монокарпик высотой 80–100 см (рис. 1), с яйцевидно утолщенным корнем. Растет на пестроцветных, гипсоносных и глинистых местах в составе ксерофильных кустарников и эфемероидно-разнотравной гип-



Рис. 1. Цветущая особь *Dorema microcarpum* (фото М.А. Давидова).

Fig. 1. Flowering plant of *Dorema microcarpum* (photo by M.A. Davidov).

софилльной растительности, а также в предгорьях и нижнем поясе гор, на высоте 700–1600 м (Korovin, 1959). Данный вид занесен в Красную книгу Узбекистана под статусом 2 – эндемик Западного Тянь-Шаня и Северного Памиро-Алая (Pimenov, 2009). Древность этого вида, узкая экологическая амплитуда и малочисленность популяций делают его уязвимым под воздействием антропогенного пресса (хозяйственное освоение территорий, неумеренный выпас) (Pimenov, 2009; Pimenov, Klyuykov, 2019). По данным литературы (Tojibaev, Naralieva, 2012), исторически все ранее известные местообитания популяций данного вида давно освоены населением и исчезли. Во всех изданиях Красной книги Республики Узбекистан информация об этом виде основывалась исключительно на исторических местонахождениях. Новые находки были сделаны в Урочище Чап, Чуст-Папских адыров (Tojibaev, Naralieva,

2012), являющихся северным бортом Ферганской долины (Папский район, окр. кишлака Ханабад), что расширяет ареал вида. В этих условиях обнаружены экземпляры *D. microcarpum*, находящиеся только в вегетативном состоянии.

Наши исследования выявили ряд особенностей онтогенеза этого вида: большая продолжительность ювенильного и виргинильного состояний, нечеткая выраженность имматурного состояния, моноподиальное нарастание в течение всего онтогенеза; образование в течение 7–9 лет розетки листьев и накопление питательных веществ в реповидном корне за короткий период вегетации, что способствует формированию мощного (90–150 см) генеративного побега (Davidov, Isakova, 2021).

Данных, касающихся анэкологии представителей семейства Ариáceе, немало. Выявлены внутри- и межцветковая дихогамия, наличие полового ди- и полиморфизма, а также определенного порядка раскрытия цветков и ритма прохождения ими фаз цветения (Ponomarev, 1960a; Kordyum, Glushchenko, 1976; Demyanova, 1995; Demyanova et al., 2000; Godin et al., 2019, 2022).

Исследований, касающихся биологии цветения и опыления, механизмов раскрытия цветков, порядка зацветания в пределах соцветия в естественных условиях у изучаемого вида ранее не проводилось. В “Красных книгах Республики Узбекистан” (Pimenov, 2009; Pimenov, Klyuykov, 2019) приводятся только данные о сроках цветения. В этой связи **цель** нашей работы – проведение фенологических наблюдений, выявление локализации и порядка цветения обоеполых и тычиночных цветков, их суточного ритма цветения, продолжительности цветения цветков и синфлоресценции, а также особенностей опыления *D. microcarpum* в естественных условиях Чуст-Папских адыров Ферганской долины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

При изучении биологии цветения и процесса опыления, а также локализации половых форм цветков в синфлоресценции учитывались в ценопопуляции 20–30 генеративных особей методом ходовых линий. Наблюдения проводились в ценопопуляции в Папском районе Наманганской области, в окр. с. Уйгурсайе (40°55'49.4", 70°57'2.2") в 2020–2023 гг. *Dorema microcarpum*

входила в состав сложного эфемероидно-многолетнесолянкового сообщества на пестроцветках. Общее проективное покрытие травостоя — 35%, проективное покрытие *D. microcarpum* — 3%. Доминанты: *Oreosalsola arbusculiformis* (Drobow) Sennikov, *Caroxylon orientale* (S.G. Gmel.) Tzvelev, *Carex pachystylis* J. Gay, *Poa bulbosa* L., *Zygophyllum xanthoxylum* (Bunge) Maxim., *Phlomis molucelloides* (Bunge) Salmaki, *Fritillaria sewerzowii* Regel, *Stipa caucasica* Schmalh.

Особенности цветения исследовали по методике А.Н. Пономарева (Ponomarev, 1960a). Изучали продолжительность цветения и механизм раскрытия обоеполых и тычиночных цветков, порядок раскрытия обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценции, суточный ритм цветения, способы опыления, время готовности рыльца к опылению и продолжительность его жизнеспособности.

Для определения длительности цветения особей проводили их этикетирование в день раскрытия первого цветка. Суточный ритм цветения изучался методом количественного учета раскрывающихся обоеполых и тычиночных цветков через каждые 2 ч в течение дня (Ponomarev, 1960a). После учета цветки помечались точками на лепестках. Одновременно на уровне соцветий измеряли температуру воздуха и относительную влажность воздуха с помощью психрометра Ассмана.

Для изучения биологии цветения отдельного цветка и продолжительности жизни за день до его раскрытия навешивали этикетки на одновозрастные бутоны обоеполых и тычиночных цветков нескольких простых зонтиков. При изучении хода раскрытия цветка обращалось внимание на особенности заложения и развития плотного и рыхлого бутона, а также на форму и окраску околоцветника. Восприимчивость рыльца к пыльце изучили по методике I. Robinsohn (1924). Для этого выбирали рыльца обоеполых цветков на разных стадиях развития. В лабораторных условиях их помещали в 1–2%-ный раствор KMnO_4 на 1–2 мин, после этого промывали проточной водой и просматривали под тринкуляром микроскопом N-300M-1. Рыльца, восприимчивые к пыльце, окрашивались, не восприимчивые — не окрашивались.

Все 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 И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура синфлоресценции. Флоральная единица у *D. microcarpum* — открытая ярусная кисть из ярусных кистей из простых зонтиков (рис. 2a). У мощно развитых особей формируются параклади (рис. 2b). Сходное строение синфлоресценции имеет вид *Dorema aitchisonii* Korovin ex Pimenov, в то время как у других двух видов (*D. hyrcanum* Koso-Pol. и *D. sabulosum* Litv.) флоральная единица представляет собой открытый ярусный тирс, состоящий из открытых ярусных кистей из простых зонтиков (Kuznetsova, Timonin, 2017).

Простые зонтики, образующиеся в разных частях синфлоресценции, формируют 6–15 цветков. Во флоральной единице число цветков в зонтиках уменьшается в акропетальном направлении. Простые зонтики расположены на коротких неопушенных ножках от 3 до 10 мм длиной, без оберток или с оберткой с очень коротким одним листочком. Лучи зонтиков голые, неутолщенные, 3–6 мм длиной. В случае образования в одном зонтике обоеполых и тычиночных цветков последние всегда располагаются в центре простого зонтика. Такая локализация тычиночных цветков характерна для многих андромоноэцичных представителей семейства *Apiaceae* (Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin et al., 2019, 2022).

Верхушки флоральной единицы и боковых кистей останавливаются в развитии и не образуют терминальных зонтиков. Боковые ярусные кисти расположены на главной оси соцветия в пазухах кроющих листьев очередно, лишь самые верхние часто сближены на верхушке флоральной единицы. На главной оси в акропетальном направлении длина и ширина кроющих чешуй уменьшаются. Кроющие листья боковых кистей сидячие, с сильно редуцированными пластинками, со стеблеобъемлющими треугольными, опушенными, прижатыми к стеблю влагалищами. Розеточные листья серовато-зеленые, широкотреугольные, 15–30 см длиной, трижды-четырежды тройчато-рассеченные. К началу фазы бутонизации розеточные листья и до наступления цветения кроющие листья полностью засыхают.

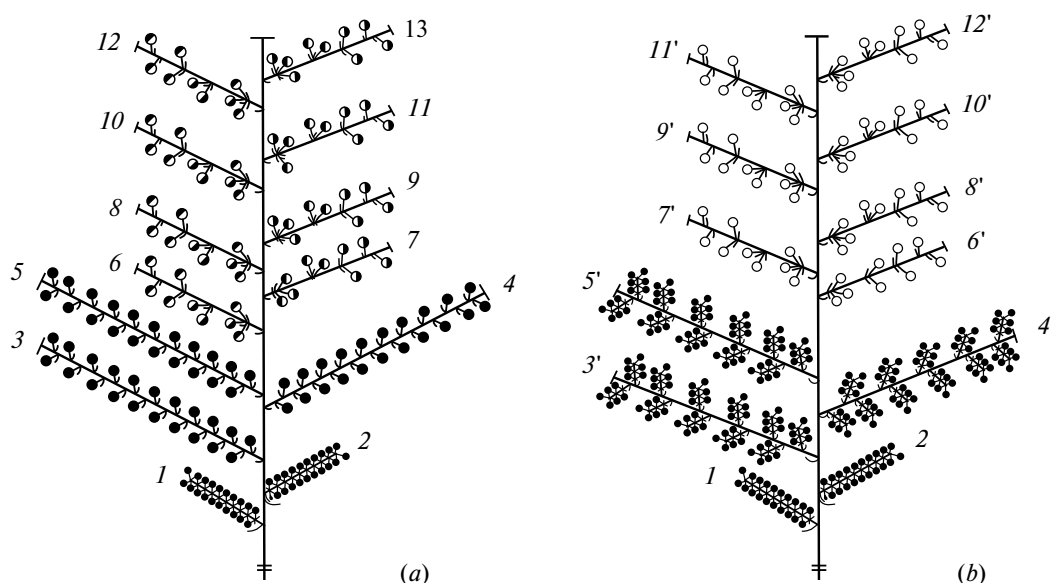


Рис. 2. Схема синфлоресценции *Dorema microcarpum*: *a* — открытая ярусная кисть из ярусных кистей из простых зонтиков (2021–2022 гг.); *b* — синфлоресценция с паракладиями (2023 г.); 1, 2 — боковые кисти с недоразвитыми зонтиками из тычиночных цветков; 3–5 — боковые кисти с развитыми зонтиками из тычиночных цветков; 3'–5' — паракладии с развитыми зонтиками из тычиночных цветков; 6–13 — боковые кисти с простыми зонтиками из 6–9 обоеполых и 1–5 тычиночных цветков; 6'–12' — боковые кисти с простыми зонтиками из обоеполых цветков (от 6–9 до 15 шт.). Кружками обозначены простые зонтики.

Fig. 2. Structure of *Dorema microcarpum* synflorescence: *a* — open tiered raceme of tiered racemes of simple umbels (2021–2022); *b* — synflorescence with paracladia (2023); 1, 2 — lateral racemes with underdeveloped umbels of staminate flowers; 3–5 — lateral racemes with developed umbels of staminate flowers; 3'–5' — paracladia with developed umbels of staminate flowers; 6–13 — lateral racemes with simple umbels of 6–9 perfect and 1–5 staminate flowers; 6'–12' — lateral racemes with simple umbels of perfect flowers (from 6–9 to 15 ones). Circles indicate simple umbels.

Боковые ярусные кисти отличаются друг от друга по длине и числу простых зонтиков. На каждой боковой кисти насчитывается от 10 до 30 простых зонтиков. В нижней части боковой кисти простые зонтики располагаются мутовчато, в средней — супротивно, в верхней части — очередно. Часто на верхушке боковой кисти два простых зонтика сближены друг с другом.

В основании синфлоресценции в пазухах кроющих листьев первого и второго узлов образуются две короткие боковые кисти, которые несут недоразвитые простые зонтики, состоящие только из тычиночных цветков. Начиная с 3–5-го узла, боковые кисти образуют развитые простые зонтики, состоящие также только из тычиночных цветков (рис. 3*a*). У мощных особей в пазухах кроющих листьев 3–5-го узлов развиваются паракладии, полностью повторяющие строение главной оси. Простые зонтики, образующиеся на этих паракладиях, тоже состоят только из тычиночных цветков. Выше по главной оси, начиная с 6-го узла, образуются боковые ярусные кисти, несущие простые зонтики только из обо-

еполых цветков (рис. 3*b*) или из обоеполых и тычиночных цветков (см. далее).

Вегетация. Начало вегетации *D. microcarpum* отмечается в конце февраля — начале марта. Через 50–60 дней после отрастания у генеративных особей наступает фаза бутонизации (табл. 1). Спустя 18–23 дня после начала бутонизации при достижении синфлоресценцией длины 80–130 см наблюдается раскрытие первых цветков. Цветение *D. microcarpum* начинается во второй декаде мая, конец цветения наблюдается в первой декаде июля. Продолжительность цветения особи составляет 10–15 дней. Начало созревания плодов наблюдается в конце июня, массовое созревание плодов приходится на первую декаду июля. Как видно из табл. 1, в наступлении фенофаз у *D. microcarpum* по годам исследования (2021–2023) особых изменений не наблюдалось.

Андромоноэция. *D. microcarpum* образует обоеполые и тычиночные цветки в пределах одной особи и характеризуется андромоноэцией, как и многие представители *Apiaceae* (Kordyum,

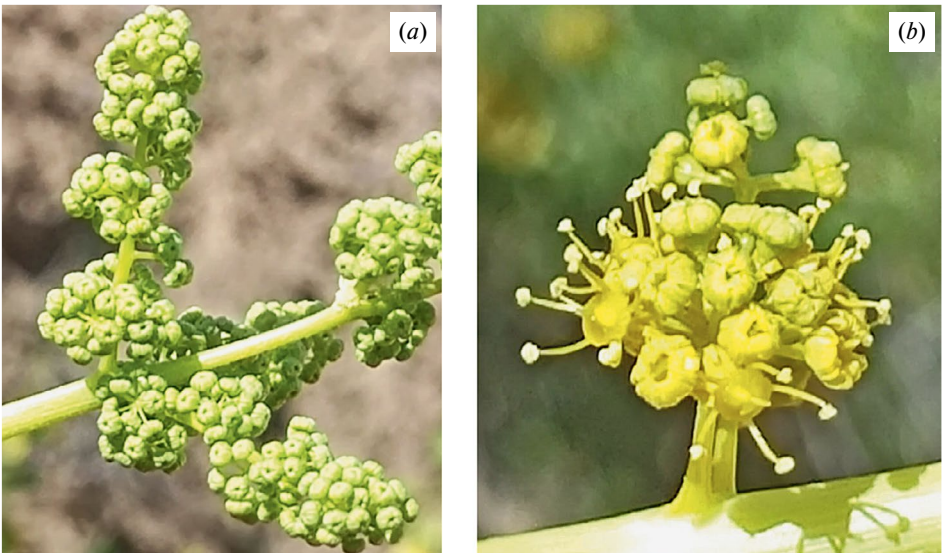


Рис. 3. Простые зонтики на боковых кистях *Dorema microcarpum* (фото М.А. Давидова): *a* – простые зонтики, включающие только тычиночные цветки; *b* – простые зонтики, включающие только обоеполые цветки.

Fig. 3. Simple umbels on the lateral racemes of *Dorema microcarpum* (photo by M.A. Davidov): *a* – simple umbels containing only staminate flowers; *b* – simple umbels containing only perfect flowers.

Таблица 1. Фенология *Dorema microcarpum*
Table 1. Phenology of *Dorema microcarpum*

Год Year	2021	2022	2023
Массовое отрастание Mass regrowth	6.03	2.03	6.03
Начало бутонизации Beginning of budding	3.05	6.05	2.05
Период от начала отрастания до бутонизации, дни Period from the beginning of regrowth to budding, days	58	57	55
Начало цветения Beginning of flowering	23.05	25.05	21.05
Период от бутонизации до начала цветения, дни Period from budding to flowering, days	20	21	19
Массовое цветение Mass flowering	26.05	29.05	25.05
Конец цветения End of flowering	6.06	5.06	2.06
Продолжительность цветения, дни Duration of flowering, days	15	12	13
Начало созревания семян Beginning of seed ripening	26.06	24.06	25.06
Массовое созревание семян Mass seed ripening	10.07	8.07	6.07

Glushchenko, 1976; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Schlessman, 2010; Godin, Perkova, 2017). Однако описанная выше локализация тычиночных и обоеполых цветков в синфлоресценции, как показали наши исследования, зависит от мощности развития особей.

По данным наших наблюдений, в изученной ценопопуляции в 2021–2022 гг. весной в период развития растений отмечались небольшая относительная влажность (рис. 4а) и более высокая температура воздуха (рис. 4б). Это привело к формированию довольно слабо развитых особей (табл. 2). Например, высота генеративных побегов варьировала от 60 до 90 см, а число цветков в простых зонтиках — от 6 до 9–12. Локализация тычиночных и обоеполых цветков в синфлоресценции имела следующий характер: начиная с 6-го узла в простых зонтиках на боковых кистях формировалось кроме обоеполых цветков от 1 до 5 тычиночных (см. рис. 2а). Нижние 2–3 боковые кисти включали простые зонтики только из тычиночных цветков (см. рис. 3а).

Напротив, 2023 год характеризовался более высокой относительной влажностью и более низкой температурой воздуха, что повлияло на рост и развитие растений по сравнению с 2021–2022 гг. В результате сформировались мощно развитые генеративные особи, значения морфометрических параметров которых статистически значимо были больше, чем в предыдущие годы (см. табл. 2). Кроме того, в 2023 г. сезонное развитие растений было более растянутым во времени, на основании чего

выделились две группы особей: с более ранним и с более поздним цветением.

У ранее цветущих особей 2023 г., как и в 2021–2022 гг., число тычиночных цветков составило 50–60% общего числа цветков, при этом 98% из них располагались на паракладях. Лишь у отдельных особей на некоторых боковых кистях в верхней части синфлоресценции 1–2% простых зонтиков состояли только из тычиночных цветков. Все остальные простые зонтики синфлоресценции включали только обоеполые цветки (рис. 3б).

У особей, фаза бутонизации которых в 2023 г. приходилась на более позднее время, чем в 2021–2022 гг., при солнечной, сухой и жаркой погоде локализация тычиночных цветков была другой. Они формировались не только на паракладях, но и в простых зонтиках на боковых кистях в числе от 1 до 5 (рис. 2б). Таким образом, локализация обоеполых и тычиночных цветков напоминала таковую в предыдущие годы исследования. Число тычиночных цветков у более поздно цветущих особей 2023 г. составляет 60–70% общего числа цветков, при этом 30–60% тычиночных цветков располагались на паракладях, а 30–40% — на боковых кистях синфлоресценции.

В ряде работ показано, что большее количество осадков и низкая температура влияют на образование обоеполых цветков и наоборот — меньшее количество осадков и высокая температура влияют на образование тычиночных цветков.

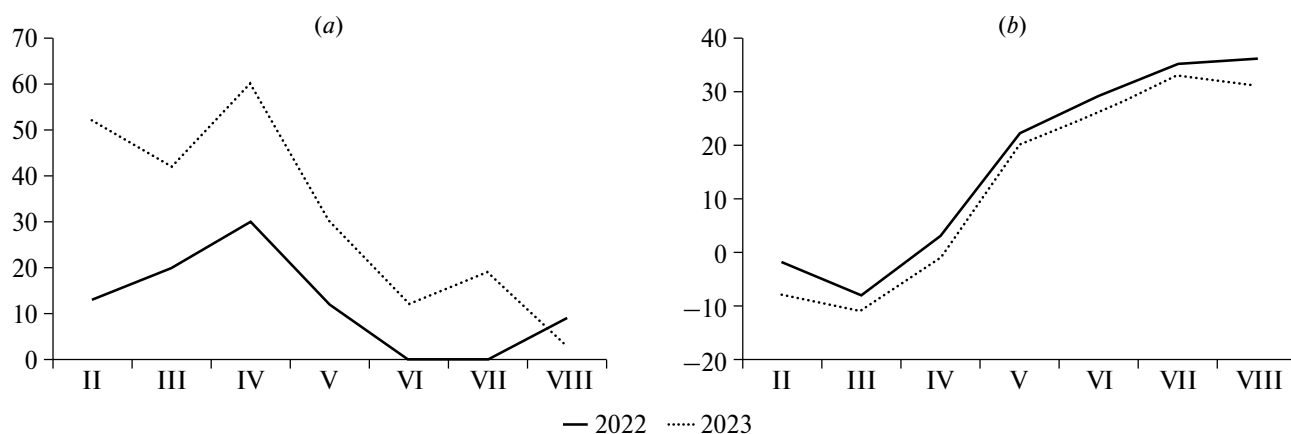


Рис. 4. Изменение относительной влажности воздуха (а) и средней температуры воздуха (б) в 2022 и 2023 гг. По оси X — месяцы, по оси Y — относительная влажность воздуха (а) или средняя температура воздуха (б).

Fig. 4. Changes in relative air humidity (a) and average air temperature (b) in 2022 and 2023. X-axis — months, Y-axis — relative air humidity (a) or average air temperature (b).

Таблица 2. Морфометрические показатели особей *Dorema microcarpum* в разные годы**Table 2.** Morphometric parameters of *Dorema microcarpum* plants in different years

Признак Trait	Годы Years	Min–max	$M \pm m$	p
Длина генеративного побега, см Generative shoot length, cm	2021–2022	60–90	79.1 ± 1.1	< 0.0001
	2023	110–130	121.6 ± 0.9	
Число боковых кистей, шт. Number of lateral racemes	2021–2022	13–16	15.2 ± 0.2	< 0.0001
	2023	14–24	19.2 ± 0.4	
Длина нижних боковых кистей, см Length of lower lateral racemes, cm	2021–2022	15–20	18.2 ± 0.3	< 0.0001
	2023	20–30	25.1 ± 0.4	
Длина средних боковых кистей, см Length of middle lateral racemes, cm	2021–2022	12–14	13.4 ± 0.2	< 0.0001
	2023	15–23	19.5 ± 0.4	
Длина верхних боковых кистей, см Length of upper lateral racemes, cm	2021–2022	6–8	7.4 ± 0.1	< 0.0001
	2023	10–12	11.2 ± 0.9	
Число зонтиков на боковой кисти, шт. Number of umbels on the lateral raceme	2021–2022	10–17	15.3 ± 0.4	< 0.0001
	2023	20–30	24.3 ± 0.4	
Число цветков в зонтике, шт. Number of flowers in an umbel	2021–2022	6–12	9.8 ± 0.2	< 0.0001
	2023	9–15	12.1 ± 0.2	

Примечание. Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака; M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; p – значимость различий.

Note. Minimum (Min) and maximum (Max) value of the trait; M – arithmetic mean value of the trait; m – its error; p – significance of differences.

На примере многих видов показано, что на формирование признаков пола и его выраженность влияют факторы окружающей среды: минеральное питание (Minina, 1938; Hall, 1949), световой режим (Limerk, 1959), температура (Nitsh et al., 1952; Minina, 1965; Pechenitsyn, 1990; Demyanova, Klymenko, 2011). Так, у *Cucurbita pepo* L. установлено, что низкая температура в сочетании с коротким днем стимулирует развитие пестичных цветков, тогда как высокая температура и длинный день способствуют формированию тычиночных цветков (Nitsh et al., 1952). Е.Г. Минина и Л.Я. Полозова (Minina, Polozova, 1952) также считают, что пониженные температуры в период органогенеза стимулируют развитие женского пола у дуба.

Цветение флоральной единицы. Цветение синфлоресценции начинается с простых зонтиков из обоеполых цветков боковых кистей, расположенных в средней части флоральной единицы (с 6-го по 9-й узлы) и происходит дивергентно (рис. 5). В это время обоеполые цветки находятся в тычиночной стадии цветения. В те-

чение двух–трех дней число акропетально зацветающих обоеполых цветков на боковой кисти увеличивается. Кроме того, начинается цветение выше расположенных боковых кистей, сформированных в пазухах кроющих листьев (узлы с 10-го по 13-й). В это время наблюдается массовое цветение особи. На 4–6-й день цветения первые зацветшие обоеполые цветки уже находятся в рыльцевой стадии цветения. Следовательно, в пределах как отдельной боковой кисти, так и флоральной единицы в целом наблюдается совмещение тычиночной стадии цветения одних обоеполых цветков и пестичной стадии развития других. Примерно через 7 дней у всех обоеполых цветков синфлоресценции отмечается только рыльцевая стадия цветения. После полного окончания цветения обоеполых цветков начинают раскрываться тычиночные цветки простых зонтиков, расположенных на боковых кистях в нижней части синфлоресценции: узлы с 3-го по 5-й. В основании синфлоресценции первые две или три боковые кисти недоразвиты и не цветут. Лишь у отдельных особей иногда наблюдает-

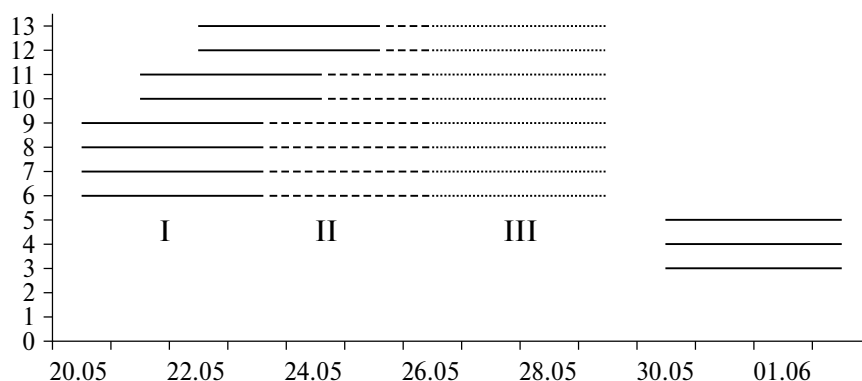


Рис. 5. Цветение флоральной единицы *Dorema microcarpum*. По оси X — даты, по оси Y — номера боковых ярусных кистей, как на рис. 2a; I — тычиночная стадия цветения; II — совмещение тычиночной и рыльцевой стадий цветения, III — рыльцевая стадия цветения.

Fig. 5. Flowering of the floral unit in *Dorema microcarpum*. X-axis — dates, Y-axis — numbers of the lateral tiered racemes (see Fig. 2a); I — staminate stage; II — overlapping of staminate and stigma stages; III — stigma stage.

ся цветение единичных тычиночных цветков на этих боковых кистях.

Продолжительность цветения боковых кистей, состоящих из простых зонтиков с обоеполыми цветками, зависит от локализации в синфлоресценции: чем она выше расположена, тем она короче и имеет меньшее число простых зонтиков. Поэтому у нижних боковых кистей продолжительность цветения составляет 9–10, а у верхних — 6–7 дней. При этом в пределах отдельной боковой кисти продолжительность тычиночной фазы обоеполых цветков составляет 3–4 дня, а пестичной — 4–7 дней.

Продолжительность цветения простых зонтиков зависит от положения в синфлоресценции, так как в простых зонтиках число цветков (от 6 до 15) уменьшается акропетально. Раскрывание цветков в простом зонтике идет центростремительно. В начале цветения в простом зонтике зацветают два-три краевых цветка. При массовом цветении в зонтике функционируют от трех до пяти цветков. Продолжительность тычиночной фазы цветения обоеполых цветков простого зонтика составляет 2–3 дня. Начало созревания рылец происходит одновременно у всех обоеполых цветков простого зонтика и наступает после окончания тычиночной стадии развития этих цветков — спустя 3 дня с момента начала цветения простого зонтика. Начало функционирования рылец обоеполых цветков простых зонтиков в нижней части боковой кисти синфлоресценции совпадает с началом пыления тычинок в терми-

нально расположенных зонтиках той же кисти, а также с тычиночной фазой цветения обоеполых цветков выше расположенных боковых кистей.

Продолжительность цветения боковых кистей или паракладиев, расположенных в нижней части синфлоресценции с 3-го по 5-й узел, включающих простые зонтики из тычиночных цветков, составляет 3–5 дней.

Суточная ритмика цветения. Наблюдения за суточной динамикой цветения проводили в период массового цветения с 5.30 утра на обоеполых и тычиночных цветках (рис. 6). Тычиночная фаза обоеполых цветков начинается с момента раскрывания цветка в 6.00 утра при температуре воздуха 18.5°C и относительной влажности воздуха 54.8%. Максимум раскрывшихся цветков приходится на период с 7.30 до 8.30, при этом пик цветения отмечен в 8.30 при температуре воздуха 21.1°C и относительной влажности воздуха 47.5%. После 10 часов происходит резкий спад цветения до минимума в 10.30 при температуре 24.2°C. К 11 часам большая часть пыльцы высвобождается из пыльников. В 11–12 часов раскрывались лишь единичные цветки, после чего цветение полностью прекращалось. Таким образом, у изученного вида наблюдается утренний тип раскрывания цветков.

Цветение обоеполых цветков. Бутон перед раскрыванием зеленоватый, хорошо заметны плотно завернутые внутрь цветка лепестки, которые прикрывают все остальные части цветка. Тычи-

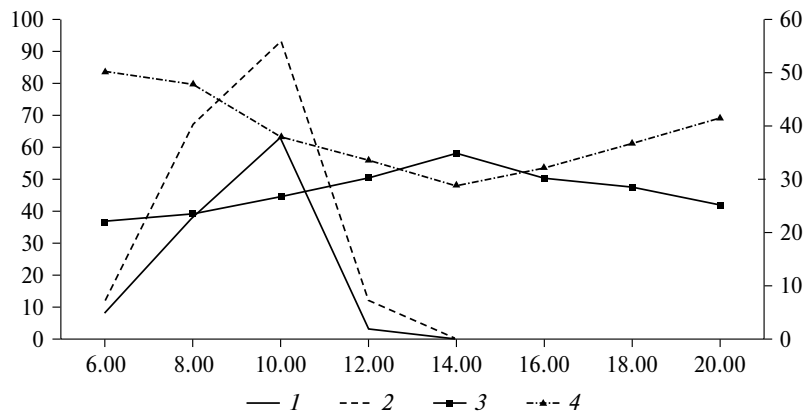


Рис. 6. Суточная ритмика цветения *Dorema microcarpum*. По оси *X* — часы наблюдений; по левой оси *Y* — число раскрывшихся цветков; по правой оси *Y* — относительная влажность и температура воздуха; 1 — число раскрывшихся обоеполюх цветков; 2 — число раскрывшихся тычиночных цветков; 3 — температура воздуха; 4 — относительная влажность воздуха.

Fig. 6. Daily rhythm of *Dorema microcarpum* flowering. *X*-axis — hours of observation, left *Y*-axis — the number of opened flowers; right *Y* axis — relative humidity and air temperature; 1 — number of opened perfect flowers; 2 — number of opened staminate flowers; 3 — air temperature; 4 — relative air humidity.

ночные нити петлеобразно согнуты, пыльники лежат на нектароносном диске (стилоподии). У обоеполюх цветков в середине диска имеются два небольших стилодия без развитых рылец. Увеличивающиеся в размерах лепестки постепенно раздвигаются, и бутон становится рыхлым. В стадии рыхлого бутона наиболее интенсивно начинают расти лепестки и наблюдается незначительный рост стилодиев. Цвет лепестков и всего соцветия меняется с зеленоватого на светло-желтый и желтый. На верхушке или по бокам венчика появляются трещины, образующие щели, указывающие на расхождение лепестков. На стадии рыхлого бутона в центре обоеполюх цветков на 0.5–1.0 мм выступают плотно расположенные друг к другу стилодии. Тычиночные нити по-прежнему петлеобразно согнуты, пыльники еще не растрескиваются. В полураскрывшемся цветке лепестки раздвигаются, между ними выходят одна или две тычинки. Сами лепестки еще загнуты внутрь цветка. Стилоподии еще не выделяют нектар. В полностью раскрывшемся цветке распрямляются остальные тычинки. Лепестки расходятся в стороны, принимают горизонтальное положение, их верхушки загнуты внутрь цветка. Тычиночные нити выпрямляются и отклоняются к лепесткам. Когда тычиночные нити выпрямляются, происходит вскрывание пыльников, которые растрескиваются двумя продольными щелями, и пыльца высыпается экс-

трорзно. Массовое вскрывание пыльников наблюдается в 8.00–10.30 утра. Растрескивание пыльников происходит поочередно, в порядке выпрямления тычиночных нитей. Начало выпрямления тычинок совпадает с началом выделения нектара, которым обильно покрывается вся поверхность нектароносного диска. Тычиночная фаза цветка начинается с момента вскрывания пыльников и заканчивается при их опадении. Продолжительность тычиночной фазы цветения обоеполюх цветков составляет 2 дня. В этой фазе не наблюдалось окрашивание рылец при обработке раствором перманганата калия. После окончания тычиночной фазы через сутки наступает пестичная, при которой стилодии удлиняются и постепенно отклоняются друг от друга. В это время также наблюдается опадение тычинок, а лепестки полностью отогнуты вниз, их верхушки загнуты внутрь. С этого времени на стилоподии вновь выделяется блестящий нектар, привлекающий насекомых (в основном, муравьи, мошки, осы, пчелы). В это время наблюдается своеобразное явление: при опылении насекомыми на стилоподии происходит образование “ватообразного” налета из тонких нитей застывшего нектара. Сам процесс образования этого налета происходит за счет приземления насекомого на стилоподий с обильным нектаром и последующего отлета, что приводит к образованию тонких нитей из застывшего нектара.

При вильчатом расхождении стилодиев отмечается окрашивание рылец раствором перманганата калия. Это свидетельствует о том, что рыльца созрели для восприятия пыльцы. В конце рыльцевой фазы стилодии дугообразно отгибаются друг от друга и постепенно доходят до края стилоподия, а лепестки теряют тургор и опадают. На третьи сутки после начала пестичной фазы стилоподий утрачивает блеск вследствие прекращения выделения нектара, что также может служить признаком завершения рыльцевой фазы и начала формирования плода. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией, при которой функционирование мужских и женских генеративных структур в цветке всегда разделено по времени, тычинки созревают раньше рылец. Пестичная фаза более продолжительная (на 10–20 ч), чем тычиночная. Цветение обоеполого цветка продолжается 3–4 дня.

Цветение тычиночных цветков. После окончания пестичной фазы цветения обоеполых цветков всех выше расположенных боковых кистей синфлоресценции начинается цветение тычиночных цветков, расположенных на боковых кистях 2–3-го узлов. В это время эти зонтики также становятся желтыми. Бутон тычиночного цветка перед раскрытием зеленоватый, хорошо заметны плотно завернутые внутрь цветка лепестки. Увеличиваясь в размерах, лепестки постепенно раздвигаются, сомкнутость бутона меняется, он становится рыхлым. Цвет лепестков постепенно меняется от зеленоватого до светло-желтого и желтого. В полностью раскрывшемся тычиночном цветке распрямляются последовательно тычинки, лепестки расходятся в стороны, принимают горизонтальное положение, их верхушки загнуты внутрь. Тычиночные нити выпрямляются и отклоняются к лепесткам, происходит вскрывание пыльников. На второй день с момента раскрытия цветка лепестки и тычинки подсыхают и постепенно опадают. Продолжительность цветения тычиночных цветков обычно составляет 1 сут, длительность мужской стадии цветения простых зонтиков с тычиночными цветками — 1–3 дня. Раскрывание тычиночных цветков идет в такой же последовательности и темпе, как и обоеполых цветков.

Согласно имеющимся данным (Kordyum, Glushchenko, 1976; Webb, 1981; Spalik, 1991; Demyanova et al., 2000; Godin, Perkova, 2017)

биологическое значение андромонезии заключается в том, что наличие дополнительных тычиночных цветков увеличивает возможность перекрестного опыления. Протандрия у *D. microcarpum* наблюдается у всех обоеполых цветков. Автогамия в пределах цветка у данного вида исключена, но гейтоногамия при цветении синфлоресценции вполне возможна. Поскольку структура всей флоральной единицы такова, что простые зонтики на боковых кистях пространственно не закрывают друг друга, пыльца у выше расположенных цветков, находящихся в тычиночной стадии, частично попадает на ниже расположенные цветки в рыльцевой стадии цветения, чему способствуют насекомые. У данного вида наблюдается четкая последовательность цветения сначала обоеполых, затем тычиночных цветков. Это способствует перекрестному опылению обоеполых цветков разных особей в ценопопуляции с помощью насекомых. При этом последовательность цветения обоеполых цветков верхних боковых кистей флоральной единицы способствует гейтоногамии, а также с помощью насекомых ксеногамному опылению. Тычиночные цветки нижних боковых кистей или паракладиев обеспечивают строго перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения (Endress, 2020).

В литературе описано несколько моделей цветения у зонтичных (Ponomarev, 1960b; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin, Perkova, 2017), однако все они касаются последовательности зацветания сложных зонтиков в синфлоресценции. У *D. microcarpum* двойные зонтики отсутствуют, поэтому невозможно отнести данный вид к какой-либо существующей модели цветения.

D. microcarpum, как многие представители зонтичных, имеет разнообразные приспособления, которые помогают привлекать насекомых-опылителей. В естественных условиях, где встречается *D. microcarpum*, сообщества бедны разными видами растений и к тому же в конце весны и в начале лета до цветения особей *D. microcarpum* почти все виды растений сообществ зацветают, и только единичные виды цветут одновременно с *D. microcarpum*. Это приводит к тому, что опылители очень ограничены в выборе цветущих растений. Кроме того, соцветия цветущих особей этого вида от начала бутонизации до начала цветения постепенно изменяют

свой цвет с ярко-зеленого на ярко-желтый, достигая высоты 90–130 см, издали выделяются и привлекают насекомых-опылителей. К тому же супротивное, очередное или мутовчатое расположение простых зонтиков на боковых кистях, мелкие цветки простых зонтиков и доступный нектарный диск на верхушке завязи привлекают самых различных насекомых.

Пыльца мелкая, липкая и образуется в большом количестве. Основным способом опыления является как гейтоногамия, так и ксеногамия. Успеху гейтоногамного опыления способствуют перепончатокрылые насекомые-опылители и энтомофаги из рода *Thomisus*. *Thomisus onustus* Walckenaer – Томизус наполненный, представители этого рода могут менять свой цвет под цвет цветка доремы, на котором охотятся, становясь желтыми (Thery, Casas, 2002). Наблюдения показали, что паук-хищник появляется в начале цветения и посещает цветки, охотясь на насекомых-опылителей и укрываясь под цветущими зонтиками. Перемещаясь по осям синфлоресценции, паук повышает вероятность гейтоногамии – переноса пыльцы в пределах одной особи. Кроме того, нами были зарегистрированы насекомые из рода муравьи (*Lasius*), черные садовые муравьи (*Lasius niger* Linnaeus), которые часто строят свои муравейники в непосредственной близости от цветущих растений. Растения выделяют нектар, поэтому муравьи постоянно находятся рядом с цветками и, перемещаясь по соцветию, переносят пыльцу, обеспечивая процесс опыления. Ксеногамному опылению способствует строго выраженная внутрицветковая протандрия и неодновременность вступления разных особей в фазу цветения в пределах ценопопуляции. Полевые наблюдения показали, что общий состав насекомых-опылителей включает представителей отрядов Hymenoptera и Diptera, однако целенаправленное посещение цветков и успешное добыча нектара осуществляется видами отряда перепончатокрылых, которое составляет от 60 до 70% числа всех насекомых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выявлено наличие андромоноэции и изучен ряд антропоэкологических особенностей у многолетнего монокарпического растения, эндемика Западного Тянь-Шаня и Северного Памиро-Алая – *Dorema microcarpum*. Флораль-

ная единица – открытая ярусная кисть из ярусных кистей из простых зонтиков, у мощно развитых особей в нижней части синфлоресценции формируются паракладии. Продолжительность цветения особи составляет 10–15 дней. Простые зонтики в разных частях синфлоресценции могут формировать только обоеполые цветки, обоеполые и тычиночные цветки, только тычиночные цветки. У слабо развитых особей, начиная с 6-го узла, в простых зонтиках на боковых кистях формируются обоеполые цветки и от 1 до 5 тычиночных цветков; нижние 2–3 боковые кисти образуют простые зонтики только из тычиночных цветков. У мощно развитых особей в средней и верхней частях синфлоресценции практически все простые зонтики формируют только обоеполые цветки, а тычиночные развиваются только на паракладиях. Цветение особи начинается с обоеполых цветков простых зонтиков на боковых кистях, расположенных в средней части флоральной единицы (с 6-го по 9-й узлы), и происходит дивергентно: сначала полностью отцветают средняя и верхняя части синфлоресценции, затем раскрываются тычиночные цветки на боковых кистях нижней части (с 3-го по 5-й узлы). Раскрывание цветков на боковых кистях происходит акропетально, а в пределах простых зонтиков – центростремительно. *D. microcarpum* относится к растениям с утренним ритмом цветения: раскрывание цветков начинается рано утром (около 5–6 ч) и продолжается до 9–10 ч. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией. Цветение обоеполого цветка составляет 3–4 дня, тычиночного – 1 день. Цветки этого вида в основном посещаются представителями двух отрядов – Hymenoptera и Diptera. Наличие обоеполых и тычиночных цветков, одновременность их созревания и строгая синхронность цветения обоеполых цветков верхних боковых кистей синфлоресценции способствуют гейтоногамии, а также обеспечивают перекрестное опыление других особей. Тычиночные цветки нижних боковых кистей или паракладиев обеспечивают перекрестное опыление между особями, находящимися в разных фазах цветения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Davidov, Isakova] Давидов М.А., Исакова Н. 2021. *Dorema microcarpum* Korov. (Apiaceae) онтогенез. — Science and education. С. 58–63.

- [Demyanova] Демьянова Е.И. 1995. К изучению антропологии и полового полиморфизма зонтичных лесостепного Зауралья. I. О протерандрии у зонтичных. — Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2: 45–54.
- [Demyanova, Klyumenko] Демьянова Е.И., Клименко Е.В. 2011. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* и *F. ulmaria* (Rosaceae) в Приуралье. — Вестник Пермского ун-та. Биология. 1: 4–13.
- [Demyanova et al.] Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Деткова А.Г. 2000. О половой структуре популяций гинодиэичных зонтичных Приуралья. — Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2: 58–61.
- Endress P.K. 2020. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc. 193(1): 5–18.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa001>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. 2019. Андромоноэция у *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae) в Московской области. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 45: 47–68.
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- [Godin et al.] Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Вестник Томского государственного университета. Биология. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- [Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — Бот. журн. 102(1): 35–47.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Hall W.C. 1949. Effects of photoperiod and nitrogen supply on growth and reproduction in the gherkin. — Plant Physiology. 24(4): 753–769.
<https://doi.org/10.1104/pp.24.4.753>
- [Kordyum, Glushchenko] Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. 197 с.
- [Korovin] Коровин Е.П. 1959. Сем. Umbelliferae — Зонтичные. — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 4. Ташкент. С. 243–244.
- [Kuznetsova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- Limerk J. 1959. The influence of photoperiodicity on the sexual index in hemp (*Cannabis sativa* L.). — Biol. Plant. 1(3): 176–186.
<https://doi.org/10.1007/BF02927054>
- [Minina] Минина Е.Г. 1938. О фенотипических изменениях признаков пола у высших растений под влиянием изменение условий питания и других внешних факторов. — Докл. АН СССР. 21(6): 302–305.
- [Minina] Минина Е.Г. 1965. Значение смещения пола для селекции. О связях гетерозиса и полиплоидии с сексуализацией. — Журн. общей биол. 26(4): 416–426.
- [Minina, Polozova] Минина Е.Г., Полозова Л.Я. 1952. Условия женской сексуализации почек дуба. — Докл. АН СССР. 86(1): 189–192.
- Nitsch J.P., Kurtz E.B., Liverman J.L., Went F.W. 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. — Amer. J. Bot. 39(1): 32–43.
<https://doi.org/10.2307/2438091>
- [Pechenitsyn] Печеницын В.П. 1990. Влияние температуры на морфогенез среднеазиатских тюльпанов. Ташкент. 81 с.
- [Pimenov] Пименов М.Г. 1988. Монографический обзор рода *Dorema* D. Don (Umbelliferae). — Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 93(2): 76–90.
- [Pimenov] Пименов М.Г. 2009. *Dorema microcarpum* Korovin. — В кн.: Красная книга Республики Узбекистан. Ташкент. С. 102.
- [Pimenov, Klyuykov] Пименов М.Г., Ключиков Е.В. 2002. Зонтичные (Umbelliferae) Киргизии. М. 288 с.
- [Pimenov, Klyuykov] Пименов М.Г., Ключиков Е.В. 2019. *Dorema microcarpum* Korovin. — В кн.: Красная книга Республики Узбекистан. Растения. Т. 1. Ташкент. С. 83.
- [Pimenov, Klyuykov] Пименов М.Г., Ключиков Е.В. 2023. Apiaceae. — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 5. Ташкент. 469 с.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960a. О протерандрии у зонтичных. — Доклады АН СССР. 135: 750–752.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960b. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М., Л. С. 9–19.
- Puchałka R., Spalik K., Trzeciak P., Banasiak Ł., Piwczyński M. 2023. Phylogenetic position of *Dorema* within *Ferula* (Apiaceae). — Plant Syst. Evol. 309: 28.
<https://doi.org/10.1007/s00606-023-01857-z>
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- 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.
- Schlessman M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 233–245.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.

- Spalik K. 1991. On evolution of andromonoecy and “over-production” of flowers: a resource allocation model. — Biol. J. Linn. Soc. 42(3): 325–336.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00566.x
- Théry M., Casas J. 2002. Predator and prey views of spider camouflage. — Nature. 415: 133.
https://doi.org/10.1038/415133a
- [Tojibaev, Naralieva] Тожибаев К.Ш., Наралиева Н.М. 2012. Новые местонахождения редких и эндемичных видов Apiaceae Узбекистана. — Turczaninowia. 15(4): 31–33.
- Webb C. J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. — N. Z. J. Bot. 19(3): 335–338.
https://doi.org/10.1080/0028825X.1981.10426389

ANDROMONOECY, FLOWERING AND POLLINATION BIOLOGY OF *DOREMA MICROCARPUM* (APIACEAE) IN THE CONDITIONS OF THE FERGHANA VALLEY (UZBEKISTAN)

M. A. Davidov¹ *, M. H. Akbarova¹, Z. A. Yusupova¹

¹Fergana State University

Murabbiylar Str., 19, Fergana, 712000, Republic of Uzbekistan

*e-mail: mdavidov66@mail.ru

Andromonoecy was described and anthecological features were identified for the first time in *Dorema microcarpum*, a perennial monocarpic plant endemic to the Western Tien Shan and Northern Pamir-Alai. The research was carried out in the natural conditions of the Chust-Pap adyrs of the Fergana Valley in 2021–2023. The floral unit is shown to be an open tiered raceme of tiered racemes of simple umbels. In powerfully developed plants, paracladia are formed in the lower part of the synflorescence. The duration of flowering of an individual is 10–15 days. Simple umbels in different parts of the synflorescence can form only perfect flowers, or perfect and staminate flowers, or only staminate flowers. In poorly developed plants, simple umbels of lateral racemes from the 6th node form perfect flowers and 1 to 5 staminate flowers; simple umbels of 2–3 lower lateral racemes form only staminate flowers. In powerfully developed plants in the middle and upper parts of synflorescence, almost all simple umbels form only perfect flowers; staminate flowers are observed only on paracladia. The flowering of an individual begins with simple umbels on the lateral racemes located in the middle floral unit, namely from the 6th to the 9th nodes and occurs divergently: first, the middle and upper parts of the synflorescence completely fade, then the staminate flowers open on the lateral racemes of the lower parts (from the 3rd to the 5th nodes). The opening of flowers on lateral racemes occurs acropetally, and within simple umbels centripetally. *D. microcarpum* is a plant with a morning flowering rhythm: the opening of flowers begins early in the morning (about 5–6 a. m.) and continues until 9–10 a. m. Perfect flowers are characterized by strictly pronounced protandry. The flowering time of a perfect flower is 3–4 days, of a staminate flower – 1 day. The flowers are mainly visited by insects of two orders, Hymenoptera and Diptera. The presence of both perfect and staminate flowers, different times of their maturation and a strict synchrony of flowering of the perfect flowers of upper lateral racemes contribute to geitonogamy and also ensure cross-pollination of other individuals. Staminate flowers of lower lateral racemes or paracladia provide cross-pollination between individuals in different flowering phases.

Keywords: *Dorema microcarpum*, Apiaceae, andromonoecy, synflorescence, flowering biology, protandry

REFERENCES

- Davidov M.A., Isakova N. 2021. The ontogenesis of *Dorema microcarpum* Korov. (Apiaceae). — Science and education. P. 58–63 (In Uzb.).
- Demyanova E.I. 1995. To the study of anthecology and sexual polymorphism in Umbelliferae forest-steppe Trans-Urals. I. About protandry in Umbelliferae. — Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya. 2: 45–54 (In Russ.).
- Demyanova E.I., Klymenko E.W. 2011. About sexual polymorphism *Filipendula vulgaris* and *F. ulmaria* (Rosaceae) at West Ural. — Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya. 1: 4–13 (In Russ.).
- Demyanova E.I., Shestakova O.M., Detkova A.G. 2000. About sexual structure of gynodioecious populations

- of plants of Apiaceae in the West Ural territories. — Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya. 2: 58–61 (In Russ.).
- Endress P.K. 2020. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc. 193(1): 5–18.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa001>
- Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. 2019. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. — Tomsk State University Journal of Biology. 45: 47–68 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — Tomsk State University Journal of Biology. 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). — Bot. Zhurn. 102(1): 35–47 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Hall W.C. 1949. Effects of photoperiod and nitrogen supply on growth and reproduction in the gherkin. — Plant Physiology. 24(4): 753–769.
<https://doi.org/10.1104/pp.24.4.753>
- Kordyum E.L., Glushchenko G.I. 1976. Cytoembryological aspects of the problem of sex of angiosperms. Kiev. 197 p. (In Russ.).
- Korovin E.P. 1959. Sem. Umbelliferae. — In: Flora Uzbekistana [Flora of Uzbekistan]. Vol. 4. Tashkent. P. 243–244 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V., Timonin A.C. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementarity. Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Limerk J. 1959. The influence of photoperiodicity on the sexual index in hemp (*Cannabis sativa* L.). — Biol. Plant. 1(3): 176–186.
<https://doi.org/10.1007/BF02927054>
- Minina E.G., Polozova L.Ya. 1952. Conditions for female sexualization of oak buds. — Dokl. AN SSSR. 86(1): 189–192 (In Russ.).
- Minina E.G. 1938. On phenotypic changes in sex traits in higher plants under the influence of changes in nutritional conditions and other external influences. — Dokl. AN SSSR. 21(6): 302–305 (In Russ.).
- Minina E.G. 1965. The sex bias value for selection. On the links of heterosis and polyploidy with sexualization. — Zhurn. obshch. biol. 26(4): 416–426. (In Russ.).
- Nitsch J.P., Kurtz E.B., Liverman J.L., Went F.W. 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. — Amer. J. Bot. 39(1): 32–43.
<https://doi.org/10.2307/2438091>
- Pechenitsyn V.P. 1990. Vliyaniye temperatury na morfogenez sredneaziatskikh tyul'panov [The influence of temperature on the morphogenesis of Central Asian tulips]. Tashkent. 81 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G. 1988. Monographic revision of the genus *Dorema* D. Don (Umbelliferae). — Byull. Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. Biol. 93(2): 76–90 (In Russ.).
- Pimenov M.G., Klyuykov E.V. 2002. Umbelliferae of Kyrgyzstan. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G., Klyuykov E.V. 2019. *Dorema microcarpum* Korovin. — In: Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan. Rasteniya [Red Book of the Republic of Uzbekistan. Plants]. Vol. 1. Tashkent. P. 83 (In Russ.).
- Pimenov M.G., Klyuykov E.V. 2023. Apiaceae. — In: Flora of Uzbekistan. Vol. 5. Tashkent. 469 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G. 2009. *Dorema microcarpum* Korovin. — In: Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan [Red Book of the Republic of Uzbekistan]. Tashkent. P. 102 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960a. About proterandry in Umbelliferae. — Dokl. AN SSSR. 135: 750–752 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960b. Study of flowering and pollination of plants. — In: Polevaya geobotanika [Field geobotany]. Vol. 2. Moscow; Leningrad. P. 9–19 (In Russ.).
- Puchałka R., Spalik K., Trzeciak P., Banasiak Ł., Piwczyński M. 2023. Phylogenetic position of *Dorema* within *Ferula* (Apiaceae). — Plant Syst. Evol. 309: 28.
<https://doi.org/10.1007/s00606-023-01857-z>
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- 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.
- Schlessman M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. — Plant Div. Evol. 128(1–2): 233–245.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Spalik K. 1991. On evolution of andromonoecy and “overproduction” of flowers: a resource allocation model. — Biol. J. Linn. Soc. 42(3): 325–336.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00566.x>
- Théry M., Casas J. 2002. Predator and prey views of spider camouflage. — Nature. 415: 133.
<https://doi.org/10.1038/415133a>
- Tojibaev K.Sh., Naralieva N.M. 2012. New findings of rare and endemic Apiaceae species in Uzbekistan. — Turczaninowia. 15(4): 31–33 (In Russ.).
- Webb C.J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. — N. Z. J. Bot. 19(3): 335–338.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1981.10426389>

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА LAMIACEAE ИЗ ХАКАСИИ

© 2024 г. И. Н. Барсукова^{1, 2, *}, Е. А. Королюк^{2, **}, А. Ю. Асташенков^{2, ***}

¹Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова
пр. Ленина, 90, Абакан, 655017, Россия

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

*e-mail: saphronovairina@mail.ru

**e-mail: lkoroljuk59@gmail.com

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

Поступила в редакцию 22.03.2024 г.

Получена после доработки 12.06.2024 г.

Принята к публикации 09.07.2024 г.

Представлены результаты изучения хромосомных чисел четырех видов из трех родов семейства Lamiaceae из Республики Хакасия. Впервые исследован вид *Thymus petraeus* ($2n = 20$). Впервые с территории Хакасии определены хромосомные числа у *Dracocephalum discolor* ($2n = 12$), *Nepeta multifida* ($2n = 12$), *Nepeta sibirica* ($2n = 18$). Для каждого вида указан ареал и приведены литературные данные по числам хромосом. Все изученные виды — диплоиды.

Ключевые слова: Lamiaceae, диплоид, кариология, Хакасия

DOI: 10.31857/S0006813624070064, **EDN:** PSJYQM

Исследование числа хромосом у сосудистых растений помогает проанализировать таксономическое разнообразие флоры, установить очаги происхождения и направление миграции видов, прогнозировать поведение растений при антропогенных изменениях среды (Probatova et al., 2016). Семейство Lamiaceae — одно из ведущих во флоре Хакасии. Всего на территории Сибири в нем насчитывается 30 родов, из них в Республике Хакасия встречается 20 (Flora Sibiri, 1997; Ankipovich, Lagunova, 2015). Большое значение имеет изучение широко распространенных и таксономически сложных родов. В этом плане наибольший интерес представляют роды *Dracocephalum* L. и *Thymus* L., представленные в Хакасии 9 и 11 видами соответственно, а также *Nepeta* L. — 5 видами (Kolegova, 2010; Myadelets, Krasnoborov, 2008; Ankipovich, Lagunova, 2015). Виды, входящие в указанные роды, помимо Хакасии встречаются и на других территориях. В литературе представлены данные о числах хромосом некоторых из них для Республики Алтай (Krasnoborov et al., 1980; Rostovtseva et al., 1981; Krogulevich, Rostovtseva, 1984; Probatova et al., 2015; Banaev et al., 2022), Республики Бурятия (Krogulevich,

1978; Probatova et al., 2011), Иркутской и Новосибирской областей, Красноярского, Алтайского и Приморского краев (Probatova et al., 2011; Chepinoga et al., 2012; Probatova et al., 2013b; Banaev et al., 2023). Число хромосом у *Thymus serpyllum* L. (s.l.) (тимьян обыкновенный) на материале, собранном в Хакасии, определено Е. В. Баневым с соавторами (Banaev et al., 2023).

Сведения о кариологии исследованных нами видов указанных родов в Республике Хакасия, в литературе отсутствуют.

Цель исследования — изучение числа хромосом у наиболее распространенных в республике видов из разных эколого-фитоценологических условий обитания: *Dracocephalum discolor* Bunge. (змееголовник двуцветный), *Nepeta multifida* L. (котловник многонадрезный), *Nepeta sibirica* L. (котловник сибирский), *Thymus petraeus* Serg. (тимьян каменный).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для кариологических исследований собран в 2022 г. в Усть-Абаканском и Аскизском районах республики в шести ценопопуляциях,

ваучеры хранятся в Гербарии им. М.Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK).

Для изучения хромосом использовали мери-стему зародышевого корня проростков. Семена проращивали в чашках Петри на влажном стерильном песке. В течение 2 ч проростки выдерживали в растворе колхицина (0.2%) при комнатной температуре, фиксировали в смеси уксусная кислота—спирт (3 : 1) и окрашивали ацетогематоксилином (Smirnov, 1968; Krasnikov, 2016). Определение хромосомных чисел проводили прямым подсчетом в стадии метафазы на временных давленных препаратах. Готовые препараты изучали на световом микроскопе Axioscop-40 с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc5 с использованием программного обеспечения AxioVision 4.7. Изученные виды расположены в алфавитном порядке, с цитатой гербарных этикеток образцов. Названия растений приведены по данным World Flora Online (worldfloraonline.org). Приводится краткая информация по распространению изученных видов и литературные ссылки по ранее исследованным числам хромосом. Для каждого вида указана плоидность и базовое число хромосом, даны микрофотографии метафазной пластинки. В связи с тем, что у *Th. petraeus* хромосомы мелкие и трудно поддаются подсчету, приведены две фотографии, подтверждающие полученные данные.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Dracocephalum discolor Bunge. $2n = 12$ (рис. 1a)

“Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. д. Капчалы, юго-западный склон холма. Змееголовниково-чиевая крупнодерновинная степь (*Neotrinia splendens* (Trin.) M. Nobis, P.D. Gudkova & A. Nowak, *Dracocephalum discolor*). 430 м над ур. моря. 53°36'6.5" с.ш., 090°40'57.2" в.д., 29 V 2022. И.Н. Барсукова. № NSK0201966”.

Западная и Средняя Сибирь, Восточный Казахстан, Монголия (Peshkova, 1997; Baasanmunkh et al., 2022). В степях, на открытых каменистых и щебнистых склонах, на песчаных местах.

Известно такое же число хромосом $2n = 12$ из Республик Тува (с. Нарын) (Krasnoborov, Rostovtseva, 1975) и Казахстан (хр. Заилийский Алатау) (Budantsev, 1986).

Диплоид ($2x$), $x = 6$. Впервые для Хакасии.

Nepeta multifida L. (= *Schizonepeta multifida* L.) $2n = 12$ (рис. 1b)

“Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. аала Мохов, подножие Подкунинского хребта. Ковыльная крупнодерновинная степь (*Stipa capillata* L., *Nepeta multifida*, *Artemisia dracunculus* L.). 321 м над ур. моря. 53°53'42.5" с.ш., 091°23'17.6" в.д., 09 VIII 2022. И.Н. Барсукова. № NSK0201967”.

“Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, окр. пос. Тигей, равнина. Осочково-злаковая крупнодерновинная степь (*Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Stipa capillata*, *Carex pediformis* C. A. Mey). 339 м над ур. моря. 53°36'36.1" с.ш., 091°06'56.4" в.д., 16 VIII 2022. И.Н. Барсукова. № NSK0201968”.

Западная, Средняя и Восточная Сибирь, Дальний Восток (Malyshev, 1997; Opredelitel' vysshikh..., 2020). Монголия, Северо-Центральный Китай, Корея (Xiwen, Hedge, 1994; Chang et al., 2014; Baasanmunkh et al., 2022). Встречается от настоящих лугов до каменистых вариантов настоящих степей, оптимум по фактору увлажнения находится в луговых степях.

В Республике Бурятия (Восточный Саян, хр. Тункинский; Тункинский р-н, р. Маргасан) (Krogulevich, 1978; Probatova et al., 2013a), Приморском крае (Ханкайский р-н) (Probatova et al., 2016) и Амурской области (Shatokhina, Kotenko, 2012) число хромосом $2n = 12$. Н.С. Пробатова с соавторами (Probatova et al., 2016) отмечают, что в Приморском крае вид был исследован дважды, но в первый раз было опубликовано ошибочное число хромосом $2n = 18$, которое больше не подтверждается. Такое же число хромосом $2n = 12$ отмечено и для Монголии (Měšček, Soják, 1995).

Диплоид ($2x$), $x = 6$. Впервые для Хакасии.

Nepeta sibirica L. $2n = 18$ (рис. 1c)

“Республика Хакасия, Усть-Абаканский район, автомобильная дорога Абакан—Сорск (16-й км). Крапивно-котовниковая залежь на месте луговой степи (*Nepeta sibirica*, *Urtica urens* L., *Thalictrum minus* L.). 248 м над ур. моря. 53°42'1.3" с.ш., 91°20'46.4" в.д., 08 VII 2022. И.Н. Барсукова. № NSK0201969”.

“Республика Хакасия, Аскизский район, окр. с. Казановка, северный склон холма (угол уклона 30°). Разнотравно-котовниковый остепненный

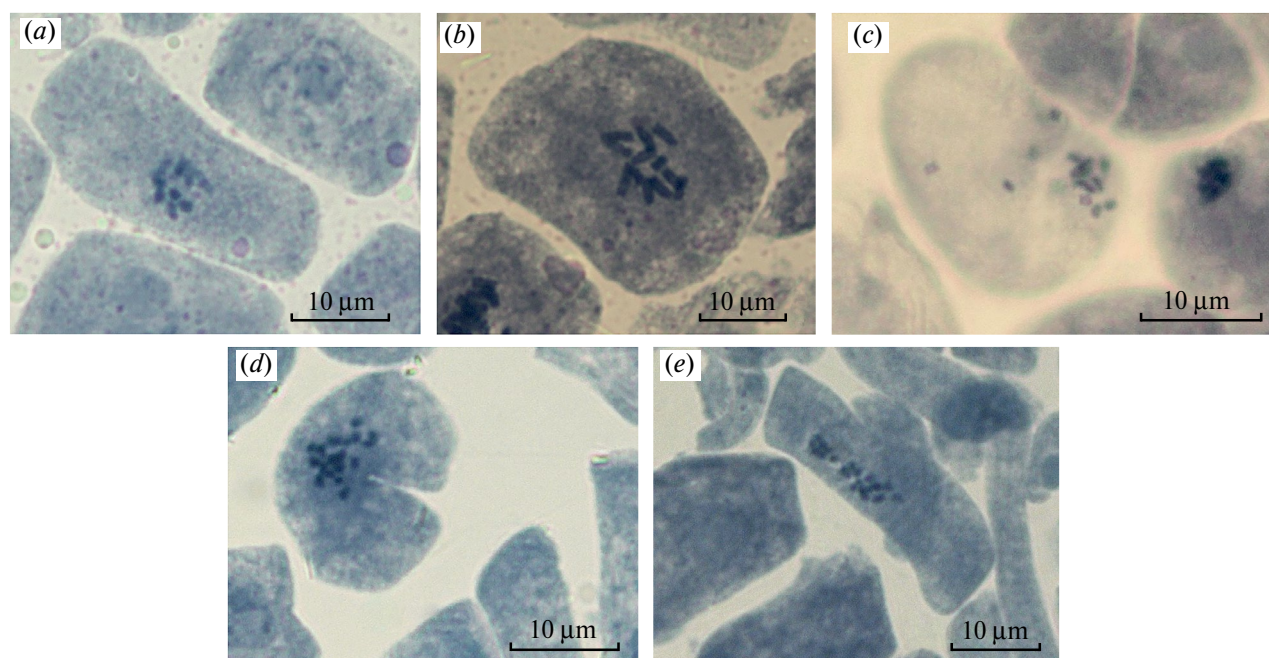


Рис. 1. Метафазные пластинки: *a* – *Dracocephalum discolor* ($2n = 12$); *b* – *Nepeta multifida* ($2n = 12$); *c* – *Nepeta sibirica* ($2n = 18$); *d, e* – *Thymus petraeus* ($2n = 20$).

Шкала: 10 µm

Fig. 1. Metaphase plates: *a* – *Dracocephalum discolor* ($2n = 12$); *b* – *Nepeta multifida* ($2n = 12$); *c* – *Nepeta sibirica* ($2n = 18$); *d, e* – *Thymus petraeus* ($2n = 20$).

Scale bars: 10 µm.

луг (*Nepeta sibirica*, *Phlomis tuberosa* Moench, *Geum aleppicum* Jacq., *Agrimonia pilosa* Ledeb.). 564 м над ур. моря. 53°14'51.8" с.ш., 090°05'7.3" в.д., 21 VII 2022. И.Н. Барсукова. № NSK0201970".

Западная и Средняя Сибирь, Средняя Азия, Дальний Восток, Монголия (Probatova, Krestovskaya, 1995; Baikov, 1997; Baasanmunkh et al., 2022). Цинхай, Северо-Центральная часть Китая (Xiwen, Hedge, 1994). На остепненных лугах, каменистых склонах, по берегам рек и ручьев, на залежах.

Для вида известно несколько определений числа хромосом из разных частей ареала $2n = 18$ (Rice et al., 2015), в том числе для территорий Красноярского края (Stepanov, 1992) и Республики Алтай (Probatova et al., 2013a; Zyкова et al., 2023).

Диплоид ($2x$), $x = 9$. Впервые для Хакасии.

***Thymus petraeus* Serg. $2n = 20$** (рис. 1d, e)

“Республика Хакасия, Аскизский район, окр. с. Казановка, южный склон холма. Разнотравно-осоковая мелкодерновинная степь, петрофитный

вариант (*Carex pediformis*, *C. duriuscula* C.A. Mey, *Orostachys spinosa* (L.) Sweet, *Artemisia frigida* Willd.). 527 м над ур. моря. 53°13'52" с.ш., 090°04'52.7" в.д., 19 VII 2022. И.Н. Барсукова. № NSK0201971".

Западная и Средняя Сибирь, Средняя Азия, Северо-Западный Китай, Монголия (Doron'kin, 1997). Встречается в степном и лесостепном поясах в сообществах настоящих степей и их петрофитных вариантах (Peshkova, 2001; Stepanov, 2016).

Диплоид ($2x$), $x = 10$. Впервые для вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение числа хромосом видов семейства Lamiaceae *Dracocephalum discolor* ($2n = 12$), *Nepeta multifida* ($2n = 12$) и *Nepeta sibirica* ($2n = 18$) проведено впервые для Хакасии, *Thymus petraeus* ($2n = 20$) – впервые для вида. Все образцы диплоидны. Число хромосом совпадает с литературными данными, что подтверждает отсутствие полиморфности данных видов из разных эколого-фитоценологических условий местообитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Центру коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ФГБУН “Центральный сибирский ботанический сад СО РАН”.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9 и № АААА-А21-121011290024-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Ankipovich, Lagunova] Анкипович Е.С., Лагунова Е.Г. 2015. Растительный мир Республики Хакасия: учебно-методический комплекс по дисциплине: лабораторный практикум. Абакан. 124 с.
- Baasanmunkh S., Urgamal M., Oyuntsetseg B., Sukhорukov A.P., Tsegmed Z., Son DC, Erst A., Oyundelger K., Kechaykin A.A., Norris J., Kosachev P., Ma J.-S., Chang K.S., Choi H.J. 2022. Flora of Mongolia: annotated checklist of native vascular plants. — *PhytoKeys*. 192: 63–169.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.192.79702>
- [Baikov] Байков К.С. 1997. *Nepeta* L. — Котовник. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 168–169.
- Banaev E.V., Tomoshevich M.A., Boyarskikh I.G., Pshenichkina Y.A., Erst A.A. 2022. IAPT chromosome data 38/2. — *Taxon*. 71(6): 1354–1355.
<https://doi.org/10.1002/tax.12836>
- Banaev E.V., Pshenichkina Y.A., Tomoshevich M.A. 2023. IAPT chromosome data 41/1. — *Taxon*. 72(6): 1392–1393.
<https://doi.org/10.1002/tax.13104>
- [Budantsev] Буданцев А.Л. 1986. Числа хромосом и некоторые проблемы систематики рода *Dracocephalum* (Lamiaceae). — *Бот. журн.* 71(9): 1211–1217.
- Chang C.S., Kim H., Chang K.S. 2014. Provisional checklist of vascular plants for the Korea peninsula flora (KPF). Seoul. 664 p.
- Chepinoga V.V., Gnutikov A.A., Moriz R.S., Lubogoshchinsky P.I., Sergeyeva A.S. 2012. IAPT/IOPB chromosome data 13. — *Taxon*. 61(4): 892–893.
<https://doi.org/10.1002/tax.614023>
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 1997. *Thymus* L. — Тимьян, богородская трава. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 205–220.
- [Flora Sibiri] Флора Сибири. Т. 11. Ругоlaceae — Lamiaceae (Labiatae). 1997. Новосибирск. 296 с.
- [Kolegova] Колегова Е.Б. 2010. Морфогенез видов рода *Thymus* L. и структура их ценопопуляций в Хакасии. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Новосибирск. 17 с.
- [Krasnikov] Красников А.А. 2016. Центр коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН: справ. пособие. Новосибирск. 47 с.
- [Krasnoborov, Rostovtseva] Красноборов И.М., Ростовцева Т.С. 1975. Числа хромосом некоторых видов растений на юге Сибири. — *Бот. журн.* 60(6): 853–860.
- [Krasnoborov et al.] Красноборов И.М., Ростовцева Т.С., Лигус С.А. 1980. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока. — *Бот. журн.* 65(5): 659–668.
- [Krogulevich] Крогулевич Р.Е. 1978. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. — В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск. С. 19–48.
- [Krogulevich, Rostovtseva] Крогулевич Р.Е., Ростовцева Т.С. 1984. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. 286 с.
- [Malyshev] Малышев Л.И. 1997. *Schizonepeta* (Benth.) Briq. — Схизонепета, шизонепета. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 167–168.
- Měsíček J., Soják J. 1995. Chromosome numbers of Mongolian angiosperms. II. — *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 445–453.
<https://doi.org/10.1007/bf02803973>
- [Myadelets, Krasnoborov] Мяделец М.А., Красноборов И.М. 2008. Дополнение к флоре Республики Хакасия из семейства Губоцветные (Lamiaceae). — *Бюлл. МОИП. Отд. Биол.* 113(3): 84–85.
- [Opredelitel' vysshikh ...] Определитель высших растений Якутии. 2020. М. 897 с.
- [Peshkova] Пешкова Г.А. 1997. *Dracocephalum* L. — Змееголовник. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 173–174.
- [Peshkova] Пешкова Г.А. 2001. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск. 192 с.
- [Probatova, Krestovskaya] Пробатова Н.С., Крестовская Т.В. 1995. Котовник — *Nepeta* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб. С. 320–323.
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G., Barkalov V.Yu., Seledets V.P., Nechaev V.A. 2011. IAPT/IOPB chromosome data 12. — *Taxon*. 60(6): 1790–1794.
<https://doi.org/10.1002/tax.606033>
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G., Seledets V.P., Ovchinnikova S.V. 2013a. IAPT/IOPB chromosome data 16. — *Taxon*. 62(6): 1359–1360.
<http://dx.doi.org/10.12705/626.41>
- Probatova N.S., Verkhovzina A.V., Rudyka E.G., Krivenko D.A. 2013b. IAPT/IOPB chromosome data 16. — *Taxon*. 62(6): 1360–1361.
<http://dx.doi.org/10.12705/626.41>
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Barkalov V.Yu., Rudyka E.G., Shatokhina A.V. 2015. IAPT/IOPB chromosome data 20. — *Taxon*. 64(6): 1348–1349.
<https://doi.org/10.12705/646.42>
- [Probatova et al.] Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Нечаев В.А. 2016. Хромосомные числа сосудистых ра-

- стений в Приморском крае: дальнейшее изучение. — Ученые записки ЗабГУ. 11(1): 27–37.
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) — a community resource of plant chromosome numbers. — New phytologist. 206(1): 19–25.
<https://doi.org/10.1111/nph.13191>.
<http://ccdb.tau.ac.il>. (Accessed 09.03.2024).
- [Rostovtseva et al.] Ростовцева Т.С., Красноборов И.М., Красникова С.А. 1981. Числа хромосом некоторых видов флоры Сибири. — В кн.: Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск. С. 215–220.
- [Shatokhina, Kotenko] Шатохина А.В., Котенко О.В. 2012. Числа хромосом некоторых видов растений из Амурской области и Приморского края (Российский Дальний Восток). — Бот. журн. 97(9): 1241–1248.
- [Smirnov] Смирнов Ю.А. 1968. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология. 10(12): 1132–1134.
- [Stepanov] Степанов Н.В. 1992. Числа хромосом представителей некоторых семейств высших растений. — Бот. журн. 77(2): 113–114.
- [Stepanov] Степанов Н.В. 2016. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск. 252 с.
- WFO: World Flora Online. 2024.
<http://www.worldfloraonline.org>. (Accessed 07.03.2024).
- Ziwen L., Hedge I.C. 1994. Lamiaceae. — In: Flora of China. Verbenaceae through Solanaceae. Vol. 17. China. P. 50–299.
- Zykova E.Yu., Pankova T.V., Lomonosova M.N. 2023. Chromosome numbers of adventive species in the flora of the Republic of Altai. Post VI. — Turczaninowia. 26(1): 43–50.
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.1.4>

CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF THE FAMILY LAMIACEAE FROM KHAKASIA

I. N. Barsukova^{1,2,*}, Ye. A. Korolyuk^{2,**}, A. Yu. Astashenkov^{2,***}

¹*Khakassian State University named after N. F. Katanov
Lenin Ave., 90, Abakan, 655017, Russia*

²*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia*

^{*}*e-mail: saphronovairina@mail.ru*

^{**}*e-mail: lkoroljuk59@gmail.com*

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

The results of studying the chromosome numbers of 4 species from 3 genera of the family Lamiaceae from the Republic of Khakasia are presented. The material was collected in 2022 in six populations. The species *Thymus petraeus* ($2n = 20$) was studied for the first time. The chromosome numbers were determined in *Dracocephalum discolor* ($2n = 12$), *Nepeta multifida* ($2n = 12$), and *Nepeta sibirica* ($2n = 18$) for the first time from the territory of Khakasia. The range of distribution and published data on chromosome numbers are cited for each species. All the studied species are diploids.

Keywords: Lamiaceae, diploid, karyology, Khakasia

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the Center for Collective Use of Microscopic Analysis of Biological Objects of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS No. AAAA-A21-121011290026-9 and No. AAAA-A21-121011290024-5.

REFERENCES

- Ankipovich E.S., Lagunova E.G. 2015. Rastitel'nyi mir Respubliki Khakasiya: uchebno-metodicheskii kompleks po distsipline: laboratornyi praktikum [Flora of the Republic of Khakasia: educational and methodological complex for the discipline: laboratory workshop]. Abakan. 124 p. (In Russ.).
- Baasanmunkh S., Urgamal M., Oyuntsetseg B., Sukhorukov A.P., Tsegmed Z., Son DC, Erst A., Oyundelger K.,

- Kechaykin A.A., Norris J., Kosachev P., Ma J.-S., Chang K.S., Choi H.J. 2022. Flora of Mongolia: annotated checklist of native vascular plants. — *PhytoKeys*. 192: 63–169.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.192.79702>
- Baikov K.S. 1997. *Nepeta* L. — Kotovnik. — In: Flora Sibiri. Vol. 11. Novosibirsk. P. 168–169 (In Russ.).
- Banaev E.V., Tomoshevich M.A., Boyarskikh I.G., Pshenichkina Y.A., Erst A.A. 2022. IAPT chromosome data 38/2. — *Taxon*. 71(6): 1354–1355.
<https://doi.org/10.1002/tax.12836>
- Banaev E.V., Pshenichkina Y.A., Tomoshevich M.A. 2023. IAPT chromosome data 41/1. — *Taxon*. 72(6): 1392–1393.
<https://doi.org/10.1002/tax.13104>
- Budantsev A.L. 1986. Chromosome numbers and some problems in the systematics of the genus *Dracocephalum* (Lamiaceae). — *Bot. Zhurn.* 71(9): 1211–1217 (In Russ.).
- Chang C.S., Kim H., Chang K.S. 2014. Provisional checklist of vascular plants for the Korea peninsula flora (KPF). Seoul. 664 p.
- Chepinoga V.V., Gnutikov A.A., Moriz R.S., Lubogoshinsky P.I., Sergeyeva A.S. 2012. IAPT/IOPB chromosome data 13. — *Taxon*. 61(4): 892–893.
<https://doi.org/10.1002/tax.614023>
- Doron'kin V.M. 1997. *Thymus* L. — Tim'yan, bogorodskaya trava. — In: Flora Sibiri. Vol. 11. Novosibirsk. P. 205–220 (In Russ.).
- Flora Sibiri. Vol. 11. Pyrolaceae — Lamiaceae (Labiatae). 1997. Novosibirsk. 296 p. (In Russ.).
- Kolegova E.B. 2010. Morfogenez vidov roda *Thymus* L. i struktura ikh tsenopopulyatsii v Khakasii [Morphogenesis of species of the genus *Thymus* L. and the structure of their coenopopulations in Khakasia]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Novosibirsk. 17 p. (In Russ.).
- Krasnikov A.A. 2016. Centr kollektivnogo pol'zovaniya mikroskopicheskogo analiza biologicheskikh ob'ektov TsSBS SO RAN: sprav. posobie [Center for Collective Use of Microscopic Analysis of Biological Objects of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS: reference manual]. Novosibirsk. 17 p. (In Russ.).
- Krasnoborov I.M., Rostovtseva T.S. 1975. Chromosome numbers of some plant species from the south of Siberia. — *Bot. Zhurn.* 60(6): 853–860 (In Russ.).
- Krasnoborov I.M., Rostovtseva T.S., Ligus S.A. 1980. Chromosome numbers of some plant species from the south of Siberia and the Far East. — *Bot. Zhurn.* 65(5): 659–668 (In Russ.).
- Krogulevich R.Ye. 1978. Kariologicheskii analiz vidov flory Vostochnogo Sayana [Karyological analysis of flora species of Eastern Sayan]. — In: Flora of the Baikal region. Novosibirsk. P. 19–48 (In Russ.).
- Krogulevich R.Ye., Rostovtseva T.S. 1984. Khromosomnye chisla tsvetkovykh rastenii Sibiri i Dal'nego Vostoka [Chromosome numbers of flowering plants of Siberia and the Far East]. Novosibirsk. 286 p. (In Russ.).
- Malyshev L.I. 1997. *Schizonepeta* (Benth) Briq. — *Skhizonepeta, shizonepeta*. — In: Flora Sibiri. Vol. 11. Novosibirsk. P. 167–168 (In Russ.).
- Měšíček J., Soják J. 1995. Chromosome numbers of Mongolian angiosperms. II. — *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 445–453.
<https://doi.org/10.1007/bf02803973>
- Myadelets M.A., Krasnoborov I.M. 2008. Dopolnenie k flore Respubliki Khakasiya iz semeistva Gubotsvetnye (Lamiaceae) [Addition to the flora of the Republic of Khakasia from the Lamiaceae family]. — *Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologii.* 113(3): 84–85 (In Russ.).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Yakutii [Key to higher plants of Yakutia]. 2020. Moscow. 897 p. (In Russ.).
- Peshkova G.A. 1997. *Dracocephalum* L. — Zmeegolovnik. — In: Flora Sibiri. Vol. 11. Novosibirsk. P. 173–174 (In Russ.).
- Peshkova G.A. 2001. Florogeneticheskii analiz stepnoi flory gor Yuzhnoi Sibiri [Florogenetic analysis of the steppe flora of the mountains of Southern Siberia]. Novosibirsk. 192 p. (In Russ.).
- Probatova N.S., Krestovskaya T.V. 1995. Kotovnik — *Nepeta* L. — In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 7. St. Petersburg. P. 320–323 (In Russ.).
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G., Barkalov V.Yu., Seledets V.P., Nechaev V.A. 2011. IAPT/IOPB chromosome data 12. — *Taxon*. 60(6): 1790–1794.
<https://doi.org/10.1002/tax.606033>
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G., Seledets V.P., Ovchinnikova S.V. 2013a. IAPT/IOPB chromosome data 16. — *Taxon*. 62(6): 1359–1360.
<http://dx.doi.org/10.12705/626.41>
- Probatova N.S., Verkhozina A.V., Rudyka E.G., Krivenko D.A. 2013b. IAPT/IOPB chromosome data 16. — *Taxon*. 62(6): 1360–1361.
<http://dx.doi.org/10.12705/626.41>
- Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Barkalov V.Yu., Rudyka E.G., Shatokhina A.V. 2015. IAPT/IOPB chromosome data 20. — *Taxon*. 64(6): 1348–1349.
<https://doi.org/10.12705/646.42>
- Probatova N.S., Barkalov V.Yu., Nechaev V.A. 2016. Khromosomnye chisla sosudistyykh rasteniy v Primorskom krae: dal'neyshee izuchenie [Chromosome numbers of vascular plants in Primorsky Krai: further study]. — *Uchyonye zapiski ZabGU.* 11(1): 27–37 (In Russ.).
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) — a community resource of plant chromosome numbers. — *New phytologist.* 206(1): 19–25.
<https://doi.org/10.1111/nph.13191>
<http://ccdb.tau.ac.il>. (Accessed 09.03.2024).
- Rostovtseva T.S., Krasnoborov I.M., Krasnikova S.A. 1981. Chromosome numbers of some species of Siberian flora. — In: New data on the phytogeography of Siberia. Novosibirsk. P. 215–220 (In Russ.).

- Shatokhina A.V., Kotenko O.V. 2012. Chromosome numbers of some plant species from the Amur region and Primorsky Krai (Russian Far East). — *Bot. Zhurn.* 97(9): 1241–1248 (In Russ.).
- Smirnov Yu.A. 1968. Uskorennyy metod issledovaniya somaticheskikh khromosom plodovykh [Accelerated method for studying somatic chromosomes of fruits]. — *Tsitologiya*. 10(12): 1132–1134 (In Russ.).
- Stepanov N.V. 1992. Chromosome numbers of representatives of some families of higher plants. — *Bot. Zhurn.* 77(2): 113–114 (In Russ.).
- Stepanov N.V. 2016. Vascular plants of the Yenisei Sayans. Krasnoyarsk. 252 p. (In Russ.).
- WFO: World Flora Online. 2024. <http://www.worldfloraonline.org>. (Accessed 07.03.2024).
- Xiwen L., Hedge I.C. 1994. Lamiaceae. — In: *Flora of China. Verbenaceae through Solanaceae*. Vol. 17. China. P. 50–299.
- Zykova E.Yu., Pankova T.V., Lomonosova M.N. 2023. Chromosome numbers of adventive species in the flora of the Republic of Altai. Post VI. — *Turczaninowia*. 26(1): 43–50. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.1.4>

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “ЧЕРСКИЙ” (МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2024 г. М. Г. Хорева¹, *

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000, Россия

*e-mail: mkhoreva@ibpn.ru

Поступила в редакцию 28.02.2024 г.

Получена после доработки 08.05.2024 г.

Принята к публикации 09.07.2024 г.

Сообщается о находке двух новых для Магаданской области и севера Дальнего Востока России видов сосудистых растений (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Cypripedium calceolus* L.), новых местонахождений *Triglochin maritima* L. и новом местонахождении редкого вида печеночника (*Bucegia romanica* Radian) в национальном парке “Черский”. Омулевский кластер национально-го парка интересен кальцефильной флорой, которую дополняют находки *Cypripedium calceolus* и *Bucegia romanica* — видов, охраняемых на федеральном уровне. Изолированное местонахождение *Arctostaphylos uva-ursi* в Омулевской низменности — самое восточное в Евразии, отстоит на 600–760 км и более от ближайших известных местонахождений в Республике Саха (Якутия) и Хабаровском крае. Для южной части хребта Черского *Triglochin maritima* указывался ранее по сборам близ оз. Дарпир, расположенного в пределах Республики Саха (Якутия).

Ключевые слова: сосудистые растения, печеночники, кальцефильная флора, национальный парк “Черский”, Омулевская низменность, Магаданская область

DOI: 10.31857/S0006813624070077, EDN: PSIULW

В декабре 2022 г. на территории Магаданской области создан национальный парк “Черский” им. А.В. Андреева. Он включает три кластера, охватывающих ценные природные комплексы бассейна Верхней Колымы, в том числе Омулевское среднегорье, сложенное известняками палеозойской эры. Для подготовки обоснования создания парка на его будущих территориях в 2018–2021 гг. было проведено несколько комплексных экспедиций при поддержке Русского географического общества. Организация национально-го парка служит целям развития региональной экологической сети, разработанной А.В. Андреевым (Andreev, 2013). Флора и растительность юго-восточной части хребта Черского в пределах распространения карбонатных пород исследована пока недостаточно. Ранее ботанические исследования проводились в окрестностях р. Малый-Сиен (Pospelova, Tishkov, 1976), а также на оз. Дарпир (Pavlov, Khokhryakov, 1989), почти 50 лет назад. В 1978 г. в устье р. Урультун собирали гербарий сотрудники лаборатории ботаники ИБПС ДВНЦ РАН СССР С.В. Ершова, Г.Л. Ан-

тропова, О.А. Тузов и В.П. Левковский, а в 1981 г. А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко, О.А. Хохрякова и И.А. Драневич работали в верховьях р. Таскан. Гербарные образцы из этих местонахождений отчасти доступны на сайте Гербария Института биологических проблем Севера ДВО РАН, международный индекс — MAG (Herbarium, 2024), а также на сайте Цифрового гербария МГУ (MW), куда А.П. Хохряков передавал дубликаты своих сборов и многие типовые образцы новых для науки видов (Seregin, 2024).

Растительный покров некарбонатных ландшафтов этого района изучался нами в 2018–2021 гг. в окрестностях озер Малый (Khoreva, Andriyanova, 2021), Урультун, Уи, Момонтай и др. (Сусуманский район Магаданской области). Специальная публикация посвящена водной флоре высокогорных озер (Mochalova et al., 2023).

Район исследований (Омулевский кластер национально-го парка) расположен в северной части Магаданской области, примыкает к границе с Республикой Саха (Якутия). Территория лежит

в области резко континентального климата Северо-Восточной Азии. В растительном покрове до высоты 1000 м над ур. моря преобладают редкостойные лиственничники кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые с разреженным подлеском из кедрового стланика и березы Миддендорфа. Особенность лиственничных лесов карбонатных районов хребта Черского — большое участие в подлеске *Rhododendron adamsii* Rehder, местами (в Омuleвской низменности) — *Juniperus sibirica* Burgsd. Подгольцовый пояс из кедрового стланика практически не выражен. В горных тундрах преобладает *Dryas punctata* Juz. с заметным участием *D. integrifolia* Vahl., что характерно для карбонатных субстратов. На высотах свыше 1100 м над ур. моря господствуют каменистые осыпи, местами полностью лишенные растительности, с группировками кальцефильных видов.

Низменные участки по берегам озер и в Омuleвской низменности заняты кочкарными болотами и заболоченными лиственничниками. На речных террасах обычны своеобразные монодоминантные кустарничковые сообщества из *Dryas grandis* Juz., что также является особенностью растительности, формирующейся на известняках. Местами на террасах массовым видом становится *Leontopodium villosulum* A.P. Khokhr. Реки, стекающие с Омuleвского среднегорья, выходя из ущелий, формируют широкую (до 1–1.5 км) галечную пойму, на которой разреженно произрастают кальцефильные виды, местами массово — *Chrysanthemum mongolicum* Y. Ling.

По флористическому районированию Магаданской области (Flora..., 2010) территория входит в состав Колымского флористического района. Своеобразие флоре придают виды-кальцефилы (звездочкой отмечены регионально охраняемые виды — Krasnaya..., 2019): *Rhododendron adamsii**, *Gypsophila sambukii** Schischk., *Salix berberifolia* subsp. *fimbriata* A. K. Skvortsov, *Campanula dasyantha* M.Bieb., *Dracocephalum stellerianum** Hiltebr., *Anemone ochotensis* (Fisch. ex Pritz.) Debroe, *Castilleja variocolorata* A. P. Khokhr., *Hedysarum dasycarpum* Turcz., *Saxifraga oppositifolia* subsp. *ajanica* (Sipliv.) Vorosch., *Leontopodium villosulum*, *Chrysanthemum mongolicum*, *Tofieldia cernua** Sm., *Oxytropis darpirensis** Jurtzev et A. P. Khokhr. и др. Кальцефильные эндемики южных отрогов хребта Черского — *Salix darpirensis** Jurtzev et A. P. Khokhr. и *Oxytropis darpirensis**. Есть также виды, приоб-

ретающие заметную ландшафтную роль в карбонатных ландшафтах Омuleвского кластера: *Dryas grandis*, *Juniperus sibirica*, *Salix alaxensis* (Andersson) Coville, *Betula fruticosa* Pall.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В двух экспедициях, проведенных в период 22.06–1.07 и 25.07–14.08.2023 г. основное внимание было уделено изучению флоры и растительности на известняках Омuleвского среднегорья и Омuleвской низменности.

В 2023 г. нами собрано около 500 гербарных образцов растений, а также получены фотоматериалы, документирующие описания растительных сообществ и находки редких видов. Изучение флоры и растительности велось маршрутным методом, особое внимание уделялось местообитаниям водных растений и поиску местонахождений редких видов. Сделаны описания типичных и редких растительных сообществ. Обобщены материалы двух экспедиций 2023 г., касающиеся распространения и экологии остролодочника дарпирского (Khoreva et al., 2023).

Названия таксонов сосудистых растений приведены по IPNI (International Plant Names Index). Название печеночника дано в соответствии со списком печеночников России “Checklist of liverworts of Russia” (Konstantinova, Bakalin, 2009). Цитируемые образцы хранятся в Гербарии ИБПС ДВО РАН (MAG), сборы сделаны автором статьи. В конце текста каждой этикетки в скобках дан номер штрихкода, под которым образец хранится в фондах. Образцы сосудистых растений доступны онлайн (Herbarium, 2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во флоре изученных карбонатных ландшафтов Омuleвского кластера национального парка “Черский” выявлены новые для Магаданской области и севера Дальнего Востока России виды и местонахождения сосудистых растений, а также новое местонахождение редкого вида печеночника.

Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng. (Ericaceae) — Магаданская обл., Сусуманский район, Омuleвская низменность, р. Нерега, правый приток р. Омuleвка, 64°10'43.97" с.ш., 149°21'9.22" в.д., бровка речной террасы, сухой лиственничник возле заброшенного “дома отшельника”, 4 VIII 023,

М.Г. Хорева (MAG0016152, MAG0016153); там же, р. Нерега, правый приток р. Омудевка, около 1.5 км от устья, 64°10'49.55" с.ш., 149°19'40.4" в.д., горельник с сухими стволами лиственницы, разреженным покровом из березы кустарниковой и ивы сухолюбивой, 5 VIII 2023, М.Г. Хорева (MAG0016154); там же, слияние рр. Ина и Инанья (р. Инанья — правый приток р. Омудевка), 64°6'50.04" с.ш., 149°26'25.19" в.д., сухой лиственничник на приречной террасе, в кустарничковом ярусе толокнянка — доминант, 8 VIII 2023, М.Г. Хорева (MAG0016155); там же, бас. р. Омудевка, левый берег р. Ина в 5 км от впадения в р. Инанья (правый приток р. Омудевка), 64°5'29.47" с.ш., 149°20'53.95" в.д., бровка речной террасы, разреженный лиственничник, в кустарничковом ярусе — толокнянка и дриада большая, 8 VIII 2023, М.Г. Хорева (MAG0016156).

Широко распространенный в Северном полушарии вид, обычный в изреженных сухих сосновых, лиственничных и лиственных лесах, на гарях и вырубках, приморских дюнах и каменистых осыпях. На Дальнем Востоке обитает в Хабаровском крае, Приморье и на Сахалине. В Магаданской области вид впервые найден в 2023 г., хотя на возможность находки ранее указывал А.П. Хохряков (Khokhryakov, 1985). Род *Arctostaphylos* — новый таксон для магаданской флоры, нуждается в уточнении границ реликтового ареала. Ближайшие местонахождения — в Республике Саха (Якутия), около 600–750 км к западу и юго-западу, и в Хабаровском крае, около 760 км к юго-западу.

Для этого вида известны изолированные реликтовые местонахождения, например, в Самарской области в Жигулевских горах (Saksonov et al., 2017), где сообщества с толокнянкой приурочены к довольно крутым склонам северной и северо-западной экспозиций с маломощными среднекаменными тяжелосуглинистыми дерново-карбонатными почвами, подстилаемыми элюво-делювием известняков и доломитов. Не исключено, что сохранение изолированной популяции *Arctostaphylos uva-ursi* как реликта сосновых лесов в Магаданской области также связано с карбонатными породами.

Реликтовая популяция *A. uva-ursi* в Магаданской области заслуживает занесения в региональную Красную книгу. Это наиболее восточное местонахождение вида в Евразии.

Cypripedium calceolus L. (Orchidaceae) — Магаданская обл., Сусуманский район, бас. р. Омудевка, левый берег р. Ина в 5 км от впадения в р. Инанья (правый приток р. Омудевка), 64°5'29.47" с.ш., 149°20'53.95" в.д., бровка речной террасы, разреженный лиственничник, в кустарничковом ярусе — толокнянка и дриада большая, 8 VIII 2023, М. Г. Хорева (MAG0016150, MAG0016151).

Вид широко распространен в Евразии, предпочитает хорошо увлажненные, но не заболоченные почвы, богатые гумусом, нейтральные или щелочные. В северной части ареала встречается почти исключительно на известняках. В Республике Саха (Якутия) вид произрастает в бассейнах рр. Лена и Алдан (Krasnaya..., 2017), ближайшие местонахождения — на р. Восточная Хандыга, около 600 км к западу. В Омудевской низменности *C. calceolus* встречается там же, где толокнянка, но это гораздо более редкий вид. Он был обнаружен в долине р. Ина (приток р. Инанья) и по р. Омудевка близ устьев рр. Нерега и Ирис. Встречается разреженно в небольшом числе экземпляров или единично.

C. calceolus включен в Красную книгу РФ и региональные Красные книги. В обновленный Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу РФ¹, вид включен с категорией статуса редкости 3 (редкие). Категория угрозы исчезновения — БУ — находящийся в состоянии, близком к угрожаемому (NT — Near Threatened), категория природоохранного статуса — достаточно общих мер, предусмотренных нормативными правовыми актами РФ для сохранения объектов животного или растительного мира, занесенных в Красную книгу РФ (III приоритет). Вид необходимо включить в Красную книгу Магаданской области при следующем издании.

Triglochin maritima L. (Juncaginaceae) — Магаданская обл., Сусуманский район, р. Омудевка в 2 км выше устья руч. Быстрый, 64°16'12.32" с.ш., 148°34'39.83" в.д., осоковое болотце у небольшого старичного озера, 2 VIII 2023, М.Г. Хорева (MAG0016157 — MAG0016159); там же, р. Нерега, правый приток р. Омудевка, около 4.5 км от устья (ниже наледи), 64°11'40.92" с.ш.,

¹Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 23.05.2023 № 320 “Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации”.

149°16'36.41" в.д., на илистом субстрате вдоль русла. 5 VIII 2023, М.Г. Хорева (MAG0016160).

Широко распространенный в Северном и отчасти Южном полушарии вид, обитатель приморских и солонцеватых лугов, болот, берегов водоемов. В южных отрогах хребта Черского ранее был известен по сборам из окрестностей оз. Дарпир, Республика Саха (Якутия) (Pavlov, Khokhryakov, 1989), это около 30 и 70 км к юго-западу и западу от новых находок. В 2023 г. найден в долинах рр. Омулевка и Нерега в пределах нацпарка “Черский”, для континентальных районов Магаданской области это первые достоверные находки. Произрастает разреженно в осоковых болотцах на месте стариц или вдоль русла медленно текущей р. Нерега. На побережье Охотского моря (п-ов Пьягина, зал. Переволочный, MAG0006074) ранее был собран *Triglochin asiatica* (Kitag.) Á. Löve et D. Löve (Flora..., 2010;), который в последнее время относят в синонимы *T. maritima*. Таким образом, вид теперь известен как из солоноватых приморских, так и из континентальных (связанных с карбонатной минерализацией) местообитаний, удаленных друг от друга почти на 600 км.

Bucegia romanica Radian (Marchantiaceae) — Магаданская обл., Сусуманский район, слияние рр. Ина и Инанья (р. Инанья — правый приток р. Омулевка), 64°6'50.04" с.ш., 149°26'25.19" в.д., на илистом карбонатном субстрате в пойме, 8 VIII 2023, М.Г. Хорева, определил В.А. Бакалин (MAG2000001, дублет в VBG1).

Арктомонтанный вид с сильно разорванным, почти циркумполярным ареалом. На российском Дальнем Востоке известен из Чукотского автономного округа и Магаданской области. Вид кальцефильный, хотя экологические предпочтения могут варьировать на протяжении ареала. Так, в Магаданской области был известен из одного местонахождения на Ольском базальтовом плато (Krasnaya..., 2019; Melekhin et al., 2024), встречен во влажных расщелинах базальтовых скал вблизи водопада. Это 400 км к югу от новой находки. Второе местонахождение по сборам В.А. Бакалина, 31 VII 2011 г. — г. Замковая, на известняковой скале (Melekhin et al., 2021), расположено в 180 км к юго-востоку. В Чукотском автономном округе проявляет себя как кальцефильный вид, найден на о. Врангеля и в зал. Лаврентия (м. Краузе) (Krasnaya..., 2022). В Республике

Саха (Якутия) известен из 11 местонахождений (Krasnaya..., 2017), ближайшее из которых — на хр. Тас-Кыстабыт — расположено в 300 км к западу. Отмечено, что вид кальцефильный и обычно поселяется на временных биотопах, что делает его уязвимым к действию случайных факторов. Новое местонахождение в Магаданской области также подвержено угрозе утери в связи с паводками — вид найден на илистом субстрате на низкой пойме, т.е. его местообитание может быть разрушено под действием естественных факторов. Популяция занимает площадь не более 1 м².

Bucegia romanica включен в Красную книгу РФ и региональные Красные книги. В обновленный Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу РФ, вид включен с категорией статуса редкости 3 (редкие). Категория угрозы исчезновения — У — уязвимые (VU — Vulnerable), категория природоохранного статуса — III приоритет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Омулевский кластер национального парка интересен кальцефильной флорой, которую дополняют находки *Cypripedium calceolus* и *Bucegia romanica* — видов, охраняемых на федеральном уровне. *Cypripedium calceolus* требует занесения в Красную книгу Магаданской области; ближайшие известные местонахождения — в Республике Саха (Якутия), около 600 км к западу. Новое (третье) местонахождение *Bucegia romanica* в Магаданской области связано с карбонатным илистым субстратом в пойме р. Инанья, подвержено угрозе паводков.

Изолированная популяция *Arctostaphylos uva-ursi* в Омулевской низменности, вероятно, сохранившаяся благодаря кальцийсодержащим субстратам, удалена на 600–760 км и более от ближайших известных местонахождений в Республике Саха (Якутия) и Хабаровском крае, это самое восточное местонахождение в Евразии. Род *Arctostaphylos* — новый для флоры Магаданской области. Вид заслуживает включения в региональную Красную книгу.

Для континентальных районов Магаданской области впервые указывается *Triglochin maritima*, известный ранее по сборам с Охотского побережья (около 600 км южнее). Ближайшие место-

нахождения на хр. Черского — близ оз. Дарпир, расположенного в пределах Республики Саха (Якутия).

Сканированные изображения гербарных образцов, а также фотографии видов в природной обстановке доступны на сайте Гербария ИБПС ДВО РАН (MAG): <https://herbarium.ibpn.ru/>.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проводились в рамках темы НИР лаборатории ботаники ИБПС ДВО РАН 123032000015-3, экспедиционные работы поддержаны грантом РГО № 09/2023-И “Сохраняя Северо-Восток: изучение территории национального парка “Черский” и формирование стратегии ее мониторинга и охраны”, а также АО “Полюс Магадан”.

Автор благодарит Е.В. Хаменкову, А.В. Кондратьева, А.В. Морозова за помощь в проведении полевых работ; В.А. Бакалина — за идентификацию печеночника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Andreev] Андреев А.В. 2013. Эталоны природы Охотско-Колымского края. Магадан. 322 с.
- [Flora...] Флора и растительность Магаданской области (конспект сосудистых растений и очерк растительности). 2010. Магадан. 364 с.
- [Herbarium] Гербарий Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Herbarium MAG). 2024. <https://herbarium.ibpn.ru/> (дата обращения 27.02.2024).
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1985. Флора Магаданской области. М. 397 с.
- [Khoreva, Andriyanova] Хорева М.Г., Андриянова Е.А. 2021. Особенности флоры окрестностей озера Малый (Магаданская область). — В кн.: Материалы Всерос. конф. “Роль ботанических садов в сохранении и обогащении природной и культурной флоры”. Якутск. С. 100–104.
- [Khoreva et al.] Хорева М.Г., Андриянова Е.А., Бочарова У.И. 2023. О распространении остроло- дочника дарпирского (*Oxytropis darpirensis* Jurtz. et A. Khokhr.) в Омулевском среднегорье. — В кн.: Материалы XXIV междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский. С. 237–240. <https://doi.org/10.53657/KBPGI041.2023.61.27.053>
- Konstantinova N.A., Bakalin V.A. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia with contributions on regional floras from Andrejeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S. — Arctoa. 18: 1–64.
- [Krasnaya...] Красная книга Магаданской области. 2019. Магадан. 356 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2017. М. 412 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Чукотского автономного округа. Т. 2. Растения и грибы. 2022. Нижний Новгород. 240 с.
- Melechin A., Konstantinova N., Davydov D., Borovichev E., Shalygin S. 2021. L. IS dataset. Cyanoprocarota, Lichens, Bryophyte. Version 1.7. L. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ccjgny> accessed via GBIF.org on 2024-02-26 <https://www.gbif.org/occurrence/3332733544>
- [Mochalova et al.] Мочалова О.А., Андриянова Е.А., Хорева М.Г. 2023. Водная флора высокогорных озер юго-восточной части хребта Черского в пределах бассейна верхнего течения р. Колыма. — Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 28(2): 323–336. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2023-28-2-323-336>
- [Pavlov, Khokhryakov] Павлов В.Н., Хохряков А.П. 1989. К флоре Северо-Восточной Якутии. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 94(5): 94–103.
- [Pospelova, Tishkov] Пospelова Е.Б., Тишков А.А. 1976. К флоре окрестностей автотрассы Сусуман-Буркандя. — В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. С. 37–52.
- [Saksonov et al.] Саксонов С.В., Васюков В.М., Сенатор С.А., Раков Н.С., Сидякина Л.В. 2017. О некоторых реликтовых элементах флоры Среднего Поволжья. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 26(4): 46–65.
- [Seregin] Серегин А.П. (ред.) 2024. Цифровой гербарий МГУ. <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения 27.02.2024).

CONTRIBUTION TO THE FLORA OF THE CHERSKY NATIONAL PARK
(MAGADAN REGION)M. G. Khoreva^{1, *}¹*Institute of the Biological Problems of the North FEB RAS
Portovaya Str., 18, Magadan, 685000, Russia***e-mail: mkhoreva@ibpn.ru*

The findings of two vascular plant species new to the Magadan Region and the north of the Russian Far East (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Cypripedium calceolus* L.), new localities of *Triglochin maritima* L., and a new locality of a rare liverwort species (*Bucegia romanica* Radian) in the Chersky National Park are reported. The Omulevsky cluster of the national park is interesting for its calcareous flora, which is supplemented by findings of *Cypripedium calceolus* and *Bucegia romanica*. These species are protected at the federal level. The genus *Arctostaphylos* is new to the Magadan Region. The isolated locality of *Arctostaphylos uva-ursi* in the Omulevskaya Lowland is the easternmost in Eurasia, located 600–760 km or more from the nearest known localities in the Republic of Sakha (Yakutia) and Khabarovsk Territory. In the southern part of the Chersky Ridge, *Triglochin maritima* was known earlier from the herbarium specimens collected near Darpir Lake located in the Republic of Sakha (Yakutia).

Keywords: vascular plants, liverworts, calcareous flora, Chersky National Park, Omulevskaya Lowland, Magadan Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the project 1022040500936-0 of the Laboratory of Botany of IBPN FEB RAS, field work was supported by the Russian Geographical Society grant No. 09/2023-I “Preserving the North-East: studying the territory of the Chersky National Park and forming a strategy for its monitoring and protection”, as well as by JSC Polyus Magadan.

The author thanks E.V. Khamenkova, A.V. Konratyev, A.V. Morozov for their support in field work, and V.A. Bakalin for identifying the liverwort.

REFERENCES

- Andreev A.V. 2013. Etalony prirody Okhotsko-Kolymского края [Okhotsk-Kolyma country: the standards of nature]. Magadan. 322 p. (In Russ.).
- Flora i rastitel'nost' Magadanskoy oblasti (konspekt sosudistykh rasteniy i ocherk rastitel'nosti [Flora and vegetation of Magadan Region (checklist of vascular plants and outline of vegetation)]. 2010. Magadan. 364 p. (In Russ.).
- Herbarium of the Institute of Biological Problems of the North FEB RAS. 2024.
<https://en.herbarium.ibpn.ru/> (accessed 27.02.2024).
- Khokhryakov A.P. 1985. Flora Magadanskoy oblasti [Flora of Magadan region]. Moscow. 397 p. (In Russ.).
- Khoreva M.G., Andriyanova E.A. 2021. Floristic peculiarities of the Malyk Lake surroundings (Magadan region). — In: Rol' botanicheskikh sadov v sokhranении i obogashchenii prirodnoy i kul'turnoy flory. Materialy vserossiyskoy konferentsii. Yakutsk. P. 100–104 (In Russ.).
- Khoreva M.G., Andriyanova E.A., Bocharova U.I. 2023. About the distribution of *Oxytropis darpirensis* Jurtz. et A. Khokhr. in Omulevsky middle mountains. — In: Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morey. Materialy HXIV mezhdunar. nauch. konf. Petropavlovsk-Kamchatskiy. P. 237–240 (In Russ.).
<https://doi.org/10.53657/KBPGI041.2023.61.27.053>
- Konstantinova N.A., Bakalin V.A. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia with contributions on regional floras from Andrejeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S. — Arctoa. 18: 1–64.
- Krasnaya kniga Chukotskogo avtonomnogo okruga. T. 2. Rasteniya i griby. [Red Data Book of the Chukchi Autonomous District. Vol. 2. Plants and fungi]. 2022. Nizhniy Novgorod. 240 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Magadanskoy oblasti. [Red Data Book of the Magadan Region]. 2019. Magadan. 356 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutiya). T. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. [Red Data Book of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2017. Moscow. 412 p. (In Russ.).
- Melechin A., Konstantinova N., Davydov D., Borovitchev E., Shalygin S. 2021. L. IS dataset. Cyanoprocaryota, Lichens, Bryophyte. Version 1.7. L. Occurrence dataset
<https://doi.org/10.15468/ccjgny> accessed via GBIF.org on 2024-02-26.
<https://www.gbif.org/occurrence/3332733544>

- Mochalova O.A., Andriyanova E.A., Khoreva M.G. 2023. Aquatic flora of the high-mountain lakes in the south-eastern part of the Chersky Ridge within the basin of the upper Kolyma River. — *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 28(2): 323–336 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31242/2618-9712-2023-28-2-323-336>
- Pavlov V.N., Khokhryakov A.P. 1989. On the flora of Nort-Eastern Yakutia. — *Bul. MOIP. Otd. biol.* 94(5): 94–103 (In Russ.).
- Pospelova E.B., Tishkov A.A. 1976. K flore okrestnostey avtotrassy Susuman-Burkand'ya. [To the flora of the surroundings of the Susuman-Burkandya highway]. — In: *Flora i rastitel'nost' Magadanskoy oblasti*. Vladivostok. P. 37–52 (In Russ.).
- Saksonov S.V., Vasyukov V.M., Senator S.A., Rakov N.S., Sidiyakina L.V. 2017. O nekotorykh reliktovykh elementakh flory Srednego Povolzh'ya [About some relict elements of the flora of the Middle Volga region]. — *Samarskaya Luka: problem regional'noy i global'noy ekologii*. 26(4): 46–65 (In Russ.).
- Seregin A.P. (Ed.). 2024. *Moscow Digital Herbarium*.
<https://plant.depo.msu.ru/> (accessed 27.02.2024).