

ISSN 0027-1403

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ
ПРИРОДЫ

ОТДЕЛ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ

ТОМ 129
ВЫПУСК

4

2024

УЧРЕДИТЕЛИ

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова;
Московское общество испытателей природы

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. В. Александрова, Р. Д. Жантиев, М. В. Мина,
М. В. Нилова (*секретарь редколлегии*), В. Г. Онипченко (*главный редактор*),
О. П. Полтаруха, А. П. Серегин, Д. Д. Соколов,
П. С. Томкович

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Г. Аначков (Сербия), С. Барина (Израиль), М. Блинные (США),
М. Воронцова (Великобритания), Д. Герман (Германия), Д. Дойл (США),
Г. Лазыков (Кыргызстан), М. Нобис (Польша), Н. Фризен (Германия),
С. Язвенко (Канада), У Янь (Китай)

EDITORIAL BOARD

A. V. Alexandrova, M. V. Mina, M. V. Nilova, V. G. Onipchenko (*Editor-in-Chief*),
O. P. Poltarukha, A. P. Seregin, D. D. Sokoloff, P. S. Tomkovich,
R. D. Zhantiev

EDITORIAL COUNCIL

G. Anačkov (Serbia), S. Barinova (Israel), M. Blinnikov (USA), J. Doyle (USA),
N. Friesen (Germany), D. German (Germany), G. Lazkov (Kyrgyzstan), M. Nobis (Poland),
M. Vorontsova (UK), Wu Yan (China),
S. Yazvenko (Canada)

Редактор Т. Ф. Таранцова

Адрес редакции:

125009, Москва, ул. Б. Никитская, 6, комн. 9.
Тел.: (495) 629-48-36; (495) 697-31-28

Журнал зарегистрирован в Министерстве печати и информации РФ.
Свидетельство о регистрации № 1545 от 14.02.91

Подписано в печать 17.06.2024. Формат 60×90/8.
Усл. печ. л. 11,5. Уч.-изд. л. 10,0. Тираж 40 экз.
Изд. № 12593.
Заказ №

Издательство Московского университета.
119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 15.
Тел.: (495) 939-32-91; e-mail: secretary@msupress.com
Отдел реализации. Тел.: (495) 939-33-23; e-mail: zakaz@msupress.com
Сайт Издательства МГУ: <http://msupress.com>

Отпечатано в соответствии с предоставленными материалами в ООО «Амирит».
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 88. Тел.: 8-800-700-86-33 | (845-2) 24-86-33.
E-mail: zakaz@amirit.ru. Сайт: amirit.ru

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 129, вып. 4 **2024** Июль – Август
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 129, part 4 **2024** July – August
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Бенедиктов А.А. Обзор видового разнообразия стрекоз (Odonata) лесопарка «Кусково» до его благоустройства в 2022 г.	3
Селифонова Ж.П. Влияние дноуглубительных работ и дампинга на зоопланктон Керченского пролива, Черного и Азовского морей	14
Петрова С.Е., Сурикова М.Е. Особенности биологии и экологии редких видов рода <i>Pedicularis</i> (<i>P. palustris</i> L., <i>P. sceptrum-carolinum</i> L.) в Московской области	24
Федотов А.П., Озерова Л.В., Тимонин А.К. Развитие и функции листовых оснований у суккулентов из рода <i>Curio</i> (Asteraceae)	40
Широкова Н.Г. Изменчивость размеров лепестков и лопастей нектарного диска <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae) в связи с основными проявлениями редукции мужской генеративной сферы цветка	51
Матюхин Д.Л. Моноритмические системы побегов у хвойных	63
Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Казакова М.В. Спектр ведущих семейств: бухгалтерский анализ или дополнительный инструмент?	77

К истории науки

Кедров Г.Б. Эволюция древесины как структурно-функциональной системы (доклад на семинаре кафедры высших растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова 9.IV 86)	87
--	----

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 595.733:591.95

**ОБЗОР ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СТРЕКОЗ (ODONATA)
ЛЕСОПАРКА «КУСКОВО» ДО ЕГО БЛАГОУСТРОЙСТВА В 2022 г.**

Александр Александрович Бенедиктов

Московский государственный университет, биологический факультет, Москва,
Россия, entomology@yandex.ru

Аннотация. В 2019–2021 гг. проведены наблюдения имаго стрекоз (Odonata) в лесопарке «Кусково», проанализированы литературные данные с XIX в. и современная информация фотографов-натуралистов с 2016 г. Из 25 видов обнаружено и подтверждено 24, нахождение еще 1 вида вполне возможно. Из них 5 видов занесены в Красную книгу города Москвы, остальные 19 в ее Приложение – «Перечень видов животных, растений, и грибов, не занесенных в Красную книгу города Москвы, но нуждающихся на территории города Москвы в постоянном контроле и наблюдении». Полученный материал может быть основой для анализа изменения фауны Odonata после проведенного в 2022 г. благоустройства, во время которого биота прудов была почти уничтожена. Обсуждается возможное восстановление фауны стрекоз путем их вселения с окрестных прудов вне лесопарка.

Ключевые слова: фауна урбоценозов, насекомые-индикаторы, изменение экосистем

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-4-3-13

Благодарности. Автор сердечно благодарит Г.И. Рязанову (Москва, МГУ) за помощь в определении видов стрекоз и консультации в процессе работы, а также выражает свою признательность натуралистам-фотографам Д.В. Авдонину и Ю.В. Светозарову (Москва, Вешняки) за сообщения о находках редких видов.

Финансирование. Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300063-3.

Для цитирования: Бенедиктов А.А. Обзор видового разнообразия стрекоз (Odonata) лесопарка «Кусково» до его благоустройства в 2022 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 3–13.

ORIGINAL ARTICLE

**REVIEW OF SPECIES DIVERSITY OF DRAGONFLY (ODONATA)
IN THE KUSKOVO FOREST PARK BEFORE IMPROVEMENT
MEASURES ON ITS TERRITORY IN 2022**

Alexander A. Benediktov

Moscow State University, Biology Faculty, Moscow, Russia, entomology@yandex.ru

Abstract. In 2019–2021 Monitoring of dragonfly (Odonata) imagoes was carried out in the Kuskovo forest park. Data of scientific articles of the 19th century and up-to-date information from nature photographers since 2016 were analyzed. 24 species out of 25 was discovered and confirmed. Five species out of 24 are included in the Moscow Red Data Book, and other 19 to Appendix – «List of species of animals, plants, and fungi that are not included in the Red Data Book of the city of Moscow, but require constant control and observation on the territory of the city». This data is used for analyzing

changes in the Odonata fauna after the improvement measures in 2022, which caused habitat destruction of Kuskovo ponds. Recovery of local dragonfly diversity is being discussed.

Keywords: fauna of urbocenoses, insect indicators, ecosystem change

Acknowledgements. The author cordially thanks G.I. Ryazanova (Moscow, Moscow State University) for her help in determining the types of dragonflies and consultations in the process of work. I also express my gratitude to naturalists and photographers D.V. Avdonin and Yu.V. Svetozarov (Moscow, Veshnyaki) for reports on the finds of rare species.

Financial Support: The research was carried out within the framework of the scientific project of the state assignment of Moscow State University № 121032300063-3.

For citation: Benediktov A.A. Review of species diversity of dragonfly (Odonata) in the Kuskovo forest park before improvement measures on its territory in 2022 // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. S. 3–13.

Лесопарк «Кусково» площадью около 300 га расположен на востоке Москвы в границах МКАД и является районообразующим объектом муниципального округа Вешняки, занимая одну треть всей его площади. В XVIII–XX вв. здесь было создано большое число искусственных водоемов – прудов и каналов (Насимович, 1999). За долгие годы к концу XX – началу XXI вв. значительная их часть заросла околоводной растительностью и обмелела, некоторые стали пересыхать. В результате сложились хорошие условия для существования амфибиотических животных, особенно насекомых – стрекоз (Odonata). Однако информация по одонатофауне лесопарка скудна и обрывочна.

Первые сведения об имаго стрекоз «Кусково» мы встречаем в работе В. Ульянина (1869), где он приводит девять видов (табл. 1). Следующие данные опубликованы через 140 лет (Рязанова, Устинова, 2009) и содержат упоминания еще четырех видов, расширяя предыдущий список до 13. Наконец, в Пояснительных записках ГУП «НИ и ПИ Генплана Москвы» (2010, 2015) без дат и локаций перечислены еще три вида, два из которых ранее не указывались.

Таким образом, по литературным данным в лесопарке «Кусково» встречалось 15 видов имаго стрекоз. Наши исследования с привлечением накопленных с 2016 г. материалов фотографов-натуралистов позволили увеличить это число до 25 видов. Работы проводились в рамках подготовки 3-го издания Красной книги города Москвы (ККМ), а результаты частично представлены в виде отчетов (Бенедиктов, 2019, 2020а, 2021) или опубликованы (Бенедиктов, 2020б, 2022; Бенедиктов, Левченко, 2020; Красная кни-

га..., 2022). Однако общего анализа фауны стрекоз – индикаторов благополучия водоемов, сделано не было.

В 2022 и 2023 гг. проведено благоустройство лесопарка, включающее очистку восьми прудов (исключая Дворцовый), сопровождающуюся их полным осушением. Нарушена не только сложившаяся водная среда обитания, но и уничтожено подавляющее число биотопов, в которых проходили этапы развития стрекозы. Все мелководные пруды после осушения углублены до 3–4 м, донные отложения вычищены, родники забутованы. Дно и берега укреплены песком, щебнем, покрыты резиновой мембраной и гравием, организован подвод систем для наполнения водопроводной водой и переливов между прудами.

Цель настоящей работы – публикация материала, представляющего большое научное значение для будущего анализа восстановления и изменения фауны Odonata в связи с осуществленным благоустройством.

Материалы и методы

Наблюдения с фотофиксацией насекомых и биотопов проводили во время маршрутных обходов. Было выполнено 246 экскурсий: с 8.06 по 28.09.2019 – 57, с 6.06 по 22.09.2020 – 62, с 1.05 по 30.09.2021 – 127. Коллекционный материал не собирался. Определение насекомых проводили в природе, в сложных случаях – по макрофотографиям.

Обследовано девять водоемов (рис. 1), а также разнотравные луга, поляны, дороги, тропинки и другие места, которые имаго стрекоз могли использовать в качестве кормовых стаций. При обходах отмечалось наличие водоплавающих

Т а б л и ц а 1

Видовой состав стрекоз лесопарка «Жуково»

Номер	Список видов	1869	2009	2010 и 2015	2016–2021
Подотряд <i>Zygoptera</i> Семейство <i>Calopterigidae</i>					
1*	<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1780)	—	—	—	X
2*	<i>C. virgo</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	X
Семейство <i>Lestidae</i>					
3	<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823)	X	—	—	X
4	<i>L. dryas</i> Kirby, 1890 (= <i>L. nympa</i>)	X	—	—	X
5	<i>L. virens</i> (Charpentier, 1825)	—	—	—	X
6	<i>Sympetma paedisca</i> (Brauer, 1877)	—	—	—	X
Семейство <i>Coenagrionidae</i>					
7	<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)	—	X	—	X
8	<i>C. pulchellum</i> (Vander Linden, 1825)	—	X	—	X
9	<i>C. hastulatum</i> (Charpentier, 1825)	X	—	—	X
10	<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840)	—	—	—	X
11	<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823)	—	—	—	X
Подотряд <i>Anisoptera</i> Семейство <i>Aeshnidae</i>					
12	<i>Aeshna grandis</i> (Linnseus, 1758)	X	—	—	X
13*	<i>Ae. affinis</i> Vander Linden, 1820	X	—	—	X
14*	<i>Ae. mixta</i> Latreille, 1805	—	—	—	X
15	<i>Ae. cyanea</i> (Müller, 1764)	—	X	—	X
Семейство <i>Corduliidae</i>					
16	<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758)	X	—	—	—
Семейство <i>Libellulidae</i>					
17	<i>Libellula quadrimaculata</i> Linnseus, 1758	—	X	—	X
18	<i>Orthetrum cancellatum</i> (Linnseus, 1758)	—	—	—	X
19	<i>Sympetrum danae</i> (Sulzer, 1776)	—	—	X	X
20	<i>S. flaveolum</i> (Linnseus, 1758)	X	—	—	X
21	<i>S. sanguineum</i> (Müller, 1764)	—	—	—	X
22	<i>S. vulgatum</i> (Linnseus, 1758)	X	—	X	X
23*	<i>S. pedemontanum</i> (Müller in Allioni, 1766)	—	—	X	X
24	<i>Leucorrhinia pectoralis</i> (Charpentier, 1825)	—	—	—	X
25	<i>L. rubicunda</i> (Linnaeus, 1758)	X	—	—	X

П р и м е ч а н и е. Данные по: 1869 – Ульянову; 2009 – Рязановой, Устиновой; 2010 и 2015 – НИ и ПИ Генплана Москвы; 2016–2021 – ориг.; * виды в Красной книге города Москвы, 2022.

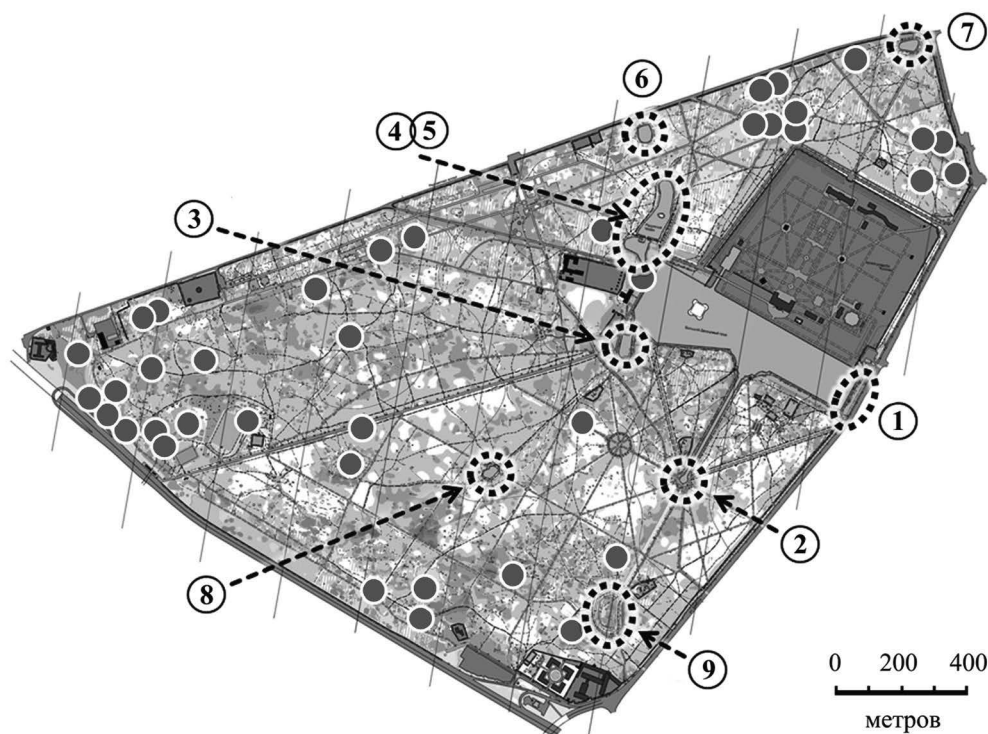


Рис. 1. Места находок стрекоз на территории лесопарка «Кусково» в 2016–2021 гг. возле прудов (обведены пунктиром) и вне их (точки). Цифрами обозначены пруды: 1 – Дворцовый (Большой); 2 – в конце канала Вешняковской перспективы; 3 – Руинный, 4 – Радужный малый, 5 – Радужный большой, 6 – Малый, 7 – Локасинский, 8 – Собачий (Лесной), 9 – Сухой (Вешняковский)

птиц на прудах. На Радужном большом, а также Дворцовом и Руинном их количество могло достигать нескольких десятков с птенцами; все они отнесены к активно посещаемым. Остальные пруды оценивались по максимальному числу особей встреченных за сезон одновременно: 3–5 – не часто, 2–3 – редко, 1–2 – почти не посещаемый.

Глубина водоемов оценивалась после их осушения в процессе реабилитации.

Результаты и их обсуждение

Обнаружено, подтверждено фотографиями и закартировано присутствие в лесопарке «Кусково» имаго 24 видов стрекоз (рис.1; табл.2), из которых 5 видов внесено в ККМ, а остальные 19 – в Приложение к ККМ. Один вид (*Cordulia aenea* (L.)) обнаружен не был.

Всех стрекоз можно условно разделить на три группы: 1) редкие по количеству встреченных особей (пять видов); 2) редкие по локализации на территории (11 видов); 3) прочие, широко распространенные в границах лесопарка (восемь видов). Находки по группам приводим ниже. Подавляющее большинство

находок сделано автором статьи и при них он не указан; прочие авторы таковых указаны после материала в скобках.

К видам 1-й группы, встреченным с 2016 по 2021 гг. в количестве не более пяти особей, относятся: *C. splendens* – луг между Малым и Локасинским прудами, 11.08.2019, 1♂; Дворцовый пруд, 27.07.2019, 21.08.2020 и 15.07.2021, 3♂♂; Радужный большой пруд, 9.08.2021, 1♂; *C. virgo* – поляна у стадиона Фрезер, 28.07.2016, 1♀ (Ю.В. Светозаров, личное сообщение и фотография); *S. paedisca* – луг у Северо-восточной хорды (далее СВХ) напротив платформы Плющево, 29.08.2021, 1♀ (Авдонин, 2021); *Ae. mixta* – Радужные большой и малый пруды, 5.08.2021, 3 особи; *S. paedemontanum* – Сухой пруд, 25.07.2021, 1♀.

К видам 2-й группы, встреченным локально, принадлежат: *L. dryas* – Сухой пруд, 30.06.2021, более 10♂♂ и 7♀♀. *L. virens* – луг между Малым и Локасинским прудами, 31.07.2013, 1♀; Радужный большой пруд, 3.09.2020, 5♂♂; конец канала Вешняковской перспективы, 3.08.2021, 1♂; луг юго-западнее Сухого пруда, 21.08.2021, 1♂; Сухой пруд, 30.08.2021, 3♂♂ и 2♀♀. *L. sponsa*

Т а б л и ц а 2

Находки стрекоз в лесопарке «Жуково» 2016–2021 гг.

Номер	Список видов	У прудов (нумерация приведена на рис. 1)									Вне прудов
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Подотряд Zygoptera Семейство Calopterigidae											
1	<i>Calopteryx splendens</i>	X	—	—	—	X	—	—	—	—	X
2	<i>C. virgo</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	X
Семейство Lestidae											
3	<i>Lestes sponsa</i>	X	X	—	—	—	—	—	—	X	—
4	<i>L. dryas</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	X	—
5	<i>L. virens</i>	—	X	—	—	X	—	—	—	—	X
6	<i>Sympetma paedisca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	X
Семейство Coenagrionidae											
7	<i>Coenagrion puella</i>	—	X	—	X	—	—	—	X	X	—
8	<i>C. pulchellum</i>	—	—	—	—	—	—	—	X	X	—
9	<i>C. hastulatum</i>	—	—	—	—	X	—	—	X	X	—
10	<i>Enallagma cyathigerum</i>	X	X	X	X	X	—	—	—	—	X
11	<i>Erythromma najas</i>	X	X	—	—	—	—	—	—	—	—
Подотряд Anisoptera Семейство Aeshnidae											
12	<i>Aeshna grandis</i>	—	—	—	X	—	—	—	—	X	X
13	<i>Ae. affinis</i>	—	X	—	—	—	—	—	—	X	—
14	<i>Ae. Mixta</i>	—	—	—	X	X	—	—	—	—	—
15	<i>Ae. cyanea</i>	—	X	—	X	—	—	X	X	—	X
Семейство Corduliidae											
16	<i>Cordulia aenea</i>	Вид не обнаружен									
Семейство Libellulidae											
17	<i>Libellula quadrimaculata</i>	—	—	X	X	X	—	—	X	X	X
18	<i>Orthetrum cancellatum</i>	X	—	—	—	—	—	—	—	X	X
19	<i>Sympetrum danae</i>	—	X	X	X	X	X	—	X	X	X
20	<i>S. flaveolum</i>	X	—	—	X	X	X	—	X	X	X
21	<i>S. sanguineum</i>	—	X	X	X	X	—	X	X	X	X
22	<i>S. vulgatum</i>	—	—	—	X	X	—	—	—	X	X
23	<i>S. pedemontanum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	X	—
24	<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	—	—	—	—	—	—	—	X	X	—
25	<i>L. rubicunda</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	X	—
	Всего:	6	9	4	10	10	2	2	9	16	13

– Сухой пруд, 26.07.2020, 1♂ (Т.В. Левченко); там же, 15, 22 и 27.08.2020, 8♂♂ и 9♀♀; там же, 30.06.2021, 6♂♂; Дворцовый пруд, 27.08.2020, 4♂♂; конец канала Вешняковской перспективы, 31.07.2020, 1♂; там же, 3.08.2021, 1♀; Радужный малый пруд, 10.08.2021, 2♂♂ и 3♀♀. *C. pulchellum* – Собачий пруд, 17.06.2021, 4♂♂; Сухой пруд, 30.06.2021, 2♂♂; также по личному сообщению Г.И. Рязановой стрекоза встречена на Радужном малом пруду, 7.06.2007, 2 особи (Рязанова, Устинова, 2009). *C. hastulatum* – Радужный большой пруд, 29.07.2019, 3♂♂ и 1♀; Сухой и Собачий пруды, с 15 по 17.06.2021, 8♂♂ и 1♀. *E. najas* – Дворцовый пруд, 21.08.2020, более 8♂♂ и 5♀♀; там же, 15.07.2021, 5 особей; конец канала Вешняковской перспективы, 3.08.2021, 2♂♂ и 1♀. *A. affinis* – Сухой пруд, 25.07 и 3.08.2021, 5♂♂ и 1♀; конец канала Вешняковской перспективы, 3.08.2021, 1♂; Сухой пруд, 31.07.2021, 11 ссылок на сайте iNaturalist (Онишко, 2021б), около 20 особей (Красная книга..., 2022). *Ae. grandis* – Радужный малый пруд, 3.09.2013, 1 особь; дорога между Радужными и Локасинским прудами, 28.07.2020, 1 особь; дорога между Радужными и Малым прудами, 7.08.2021, 1♀; Радужный малый пруд, 10.08.2021, 1 особь; Сухой пруд, 31.07.2021, 1 особь (Онишко, 2021а). *O. cancellatum* – луг к западу от Радужных прудов, 19.06.2020, 1♂; там же, 1.08.2020 1♀; дорога между Малым и Локасинскими прудами, 29.06.2020, 1♀; луг у мангальной зоны на севере лесопарка, 30.06.2020, 1♂; Сухой пруд, 5.08.2020, 2♂♂; Дворцовый пруд, 26.06.2021, 5♂♂; между Радужным малым и Дворцовым прудами, 20.07.2021, 4♂♂; посадки сосны западнее стадиона Фрезер, 31.07.2021, 1♂. *L. pectoralis* – Собачий пруд, 19.06.2020, 1♂; Сухой пруд, 25.06.2020, 2♂♂; там же, 16.06.2021, 1♂. *L. rubicunda* – Сухой пруд, 14.06.2020, более 3♂♂ и 2♀♀; там же 1♂, 16.06.2021; Собачий пруд, 13.06.2021, 1♂ (Т.В. Левченко).

К видам 3-й группы, многочисленным в пределах лесопарка, относятся: *C. puella* – конец канала Вешняковской перспективы, 19.06.2020, 8♂♂; там же, 26.06.2021, более 20 особей; Сухой пруд 25.06 и 22.07.2020, 3♂♂; Сухой, Собачий и Руинный пруды, 16 и 17.06.2021, 14♂♂ и 1♀; Радужный малый пруд, 27.06.2021, 3♂♂; Радужный большой пруд, 8.07.2021, 1♀. *E. cyathigerum* – Радужный малый пруд, 24.06.2020, 5♂♂ и 3♀♀; луг к западу от Радужных прудов, 4.07.2020, 1♂ и 1♀; Дворцовый пруд, 21.08.2020, 2♂♂ и 2♀♀; там же, 16.06.2021, 6♂♂; Руинный пруд, 2.09.2020, 2♂♂; южные окрестности Руинного

пруда, 28.06.2021, 1♀; Радужные пруды малый и большой, 20.07.2021, более 10 особей; конец канала Вешняковской перспективы, 3.08.2021, 5♂♂ и 3♀♀; там же, 31.07.2021, 1♂ (Онишко, 2021в). *Ae. cyanea* – пустырь западнее водонасосной станции на западе лесопарка, у его границы, 7.08.2019, 1♀; дорога между Дворцовым и Радужным малым прудами, 25.06.2020, 1♂; лесная поляна на западе лесопарка, 20.08.2020, 1♂; Собачий пруд и конец канала Вешняковской перспективы, 25.08.2020, 4♂♂; Радужный малый пруд, 3.09.2020, 1♂; луг севернее Малого пруда, 17.09.2020, 1♀; луг на возвышенности в истоках Лесного ручья, 7.07.2021, 1 особь; луг севернее Малого пруда, 21.07.2021, 1 особь; лесная дорога между Малым и Локасинскими прудами, 22.07.2021, 1 особь; лесная дорога между Кусковским просеком и многолучевой поляной у Лесного ручья, 29.07.2021, 1♀; Локасинский пруд, 4.08.2021, 1 особь; Собачий пруд, 17.08.2021, 2♂♂; луга на востоке сада «Гай», 17.08.2021, 1♀; центр Кусковского просека, 18.08.2021, 1♂; лесная дорога южнее мангальной зоны, 12.09.2021, 1♂; заросшая поляна-футбольное поле на юге лесопарка, 14.09.2021, 1♂. *L. quadrimaculata* – Сухой, Собачий, Руинный и Радужные пруды с прилежащим с запада лугом, 14, 19 и 22.06.2020, более 30 особей; Руинный пруд, 13.06.2021, 1♂ (Т.В. Левченко); Сухой и Собачий пруды, с 15 по 17.06.2021, 8 особей. *S. danae* – луга на востоке сада «Гай», луг западнее Радужных прудов, Сухой и Собачий пруды, 24.07, 15.08 и 14.09.2019, 5♂♂, 1♀; луг восточнее водонасосной станции на западе лесопарка, 1.08.2020, 1♀; луга на востоке сада «Гай» и луга вдоль СВХ напротив платформы Плющево, 19.08.2020, 3♂♂ и 4♀♀; луг на возвышенности в истоках Лесного ручья и Собачий пруд, 25.08.2020, 5♂♂ и 6♀♀; конец канала Вешняковской перспективы, 25 и 31.08.2020, 6♂♂ и 3♀♀; там же, 3.08.2021, 4♂♂ и 2♀♀; луг между Малым и Локасинским прудами, 31.08.2020, 1♀; Радужный малый и Руинный пруды, 2.09.2020, 4♂♂ и 5♀♀; Радужный большой пруд, 3.09.2020, 5♂♂ и 3♀♀; Малый пруд и луг возле него, 22.09.2020, 6♂♂; Сухой пруд, 22.07.2020, 1♀; там же, 5 и 15.08.2020, 4♂♂ и 4♀♀; там же, 19.07.2021, 1♂, и 3.08.2021 5♂♂; посадки сосны западнее стадиона Фрезер, 31.07.2021, 2♀♀; там же, 4.08.2021, 3♀♀; луг на возвышенности в истоках Лесного ручья, 7.08.2021, 1♂ и 2♀♀; Собачий и оба Радужных пруда, 17.08.2021, 7♂♂ и 5♀♀; заросшая поляна-футбольное поле на юге лесопарка, 21.08.2021, 1♂; луг северо-западнее Радужного большого

пруда, 27.08.2021, 1♂ и 3♀♀; – луга на востоке сада «Гай», 29.08.2021, 2♂♂. *S. flaveolum* – луг западнее Радужных прудов и пустырь западнее водонасосной станции на западной границе лесопарка, с 3.08 по 3.09.2013, 10♂♂ и 9♀♀; луга на востоке сада «Гай», луг между Радужным большим и Локасинским прудами, луг западнее Радужных прудов, Малый, Сухой и Собачий пруды, поляна южнее Сухого пруда, поляна западнее Сухого пруда, луг вдоль СВХ в южной части лесопарка, луг на возвышенности в истоках Лесного ручья, пустырь западнее водонасосной станции на западе лесопарка границе лесопарка, 21, 23, 24 и 29.07 и 4, 11, 15 и 21.08.2019, 15♂♂ и 17♀♀; Сухой пруд, 28.06 и 22.07.2020, 7♂♂ и 6♀♀; луга на востоке сада «Гай», луг между Радужным большим и Локасинским прудами, луг севернее Малого пруда, луг вдоль Рассветной аллеи между Малым и Локасинским прудами и луг восточнее водонасосной станции на западе лесопарка, 30.06.2020, более 10♂♂ и 10♀♀; луга на востоке сада «Гай» и луг вдоль СВХ в южной части лесопарка, 1.07.2020, 7♂♂ и 5♀♀; луг западнее Радужных прудов, 8.07.2020, 1♂ и 1♀; разнотравный газон между Малым и Локасинским прудами, 14.07.2020, 1♀; луга на востоке сада «Гай», 28.07.2020, 1♀; луга вдоль СВХ в южной части лесопарка и напротив платформы Плющево, 1.08.2020, 3♂♂ и 2♀♀; Дворцовый пруд, 3.09.2020, 1 особь; луг восточнее водонасосной станции на западе лесопарка и луга вдоль СВХ напротив платформы Плющево, 22 и 23.06.2021, 5 особей; Сухой пруд, с 23.06 по 1.07.2021, несколько сотен особей (массовый выход); Малый пруд и луг севернее его, 1.07.2021, более 10 особей; газон севернее Радужного большого пруда, 2.07.2021, 1 особь; поляна южнее Сухого пруда, 25.07.2021, 1♂; пустырь западнее водонасосной станции на западной границе лесопарка, 31.07.2021, 1♂; стадион Фрезер, 3.08.2021, 1♂; луг вдоль Рассветной аллеи между Малым и Локасинским прудами, 4.VIII.2021, 2♂♂; луг на возвышенности в истоках Лесного ручья, 7.08.2021, 2♂♂; луга на востоке сада «Гай», 29.09.2021, 2♂♂. *S. sanguineum* – луг к западу от Радужных прудов и луга вдоль СВХ напротив платформы Плющево, 3, 12 и 21.08.2013, 3♂♂ и 1♀; Сухой, Собачий и Радужные пруды с прилежащим с запада лугом, 14, 15 и 29.08.2019, 4♂♂; Сухой пруд, 22.07.2020, 1♀; там же, 25.07.2021, 4♂♂; Радужный малый пруд, 21.08.2020, 1♂; конец канала Вешняковской перспективы, 25 и 31.08.2020, 4♂♂ и 5♀♀; там же, 3.08.2021, 6♂♂ и 4♀♀; Руинный пруд, 2.09.2020, 2♂♂; Лока-

синский пруд, 4.08.2021, 3♂♂ и 2♀♀; Собачий, Дворцовый, Радужные малый и большой пруды, 17.08.2021, 11♂♂ и 7♀♀; поляна южнее Сухого пруда, 21.08.2021, 3♂♂; прогалины между Малым прудом и приютом животных, 23.08.2021, 2♂♂ и 1♀. *S. vulgatum* – луг западнее Радужных прудов и пустырь западнее водонасосной станции на западе лесопарка границе лесопарка, 3 и 21.08 и 3.09.2013, 3♂♂ и 2♀♀; Сухой пруд и футбольное поле в лесу южнее мангальной зоны на севере лесопарка, 29.07 и 11 и 15.08.2019, 4♂♂ и 2♀♀; луга вдоль СВХ напротив платформы Плющево, 5 и 19.08.2020, 4♂♂ и 5♀♀; Радужный большой пруд, 3.09.2020, 2♂♂; посадки сосны западнее стадиона Фрезер, 5 и 18.08.2021, 2♀♀ и 1♂; луг вдоль СВХ в южной части лесопарка, 8.08.2021, 1♀; лесная поляна на западе лесопарка севернее стадиона Фрезер, 18.08.2021, 1♀; мангальная зона на севере лесопарка, 21.08.2021, 1♂; луга вдоль СВХ в южной части лесопарка и напротив платформы Плющево, 21.08.2021, 2♂♂ и 3♀♀; луг северо-восточнее Радужного большого пруда, 27.08.2021, 3♂♂ и 1♀.

Обследовано девять прудов (рис. 1; 2; табл. 2), которые распределились следующим образом по мере убывания видов, обнаруженных возле них. Приводим краткую информацию по биотопам на момент изучения 2019–2021 гг.

Сухой (Вешняковский) пруд (0,4 га) (рис. 1, 9; 2, 9) – 16 видов. Последние десятилетия со второй половины каждого лета пересыхал, что препятствовало заселению хищных рыб. Максимальная глубина в весенний паводок не превышала 1 м. Большое количество растений на дне водоема создавало множество укрытий для водных и амфибиотических животных. Разнотравные луга в береговой полосе плавно переходили в околководную растительность. В момент разлива посещался птицами не часто.

Радужный большой пруд (0,7 га) (рис. 1, 5; 2, 5) – десять видов. Окружен со всех сторон высокими лиственными деревьями, в центре небольшой остров с деревьями. Дно сильно заилено, глубина воды до 2 м. Местами присутствовала береговая растительность, локально рогоз. Непроточный, активно посещаемый водоплавающими птицами, зарыбленный ротаном.

Радужный малый пруд (0,22 га) (рис. 1, 4; 2, 4) – десять видов. Соединен с предыдущим прудом коротким каналом и, по сути, представляющий продолжение такового. По характеристикам дна, наличию береговой растительности и инвазии ротана напоминал Радужный большой пруд.

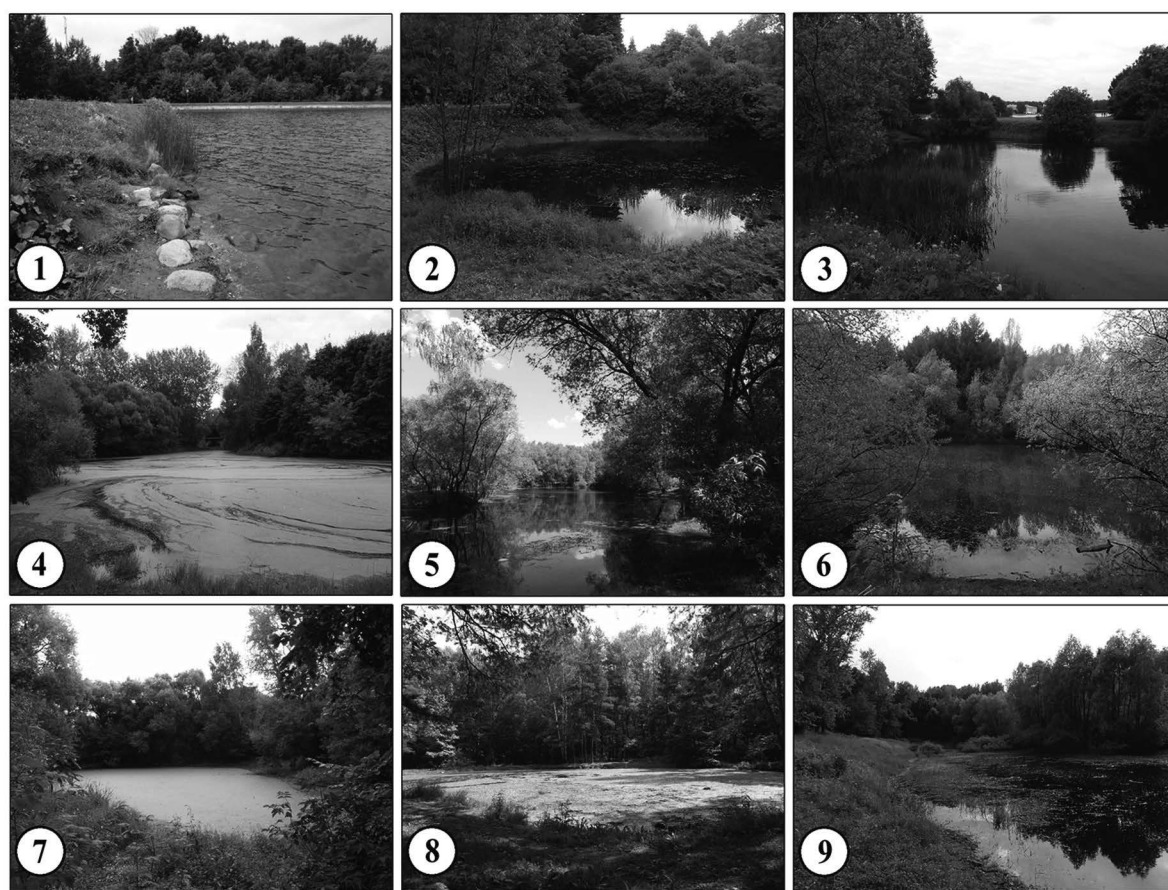


Рис. 2. Общий вид прудов, изученных в 2019–2021 гг. Нумерация приведена на рис. 1 (фото: А.А. Бенедиктов)

Собачий (Лесной) пруд (0,05 га) (рис. 1, 8; 2, 8) – девять видов. Расположен в центре Лесного ручья, текущего весной и пересыхающего летом. Окружен со всех сторон высокими деревьями с преобладанием сосны. Дно сильно заилено, глубина воды не более 1 м, локально до 2,5 м. На освещенном солнцем северо-западном берегу присутствовала околотовдная растительность. Имелась инвазия ротана. Водоплавающими птицами посещался не часто.

Пруд в конце канала Вешняковской перспективы (0,36 га с каналом) (рис. 1, 2; 2, 2) – девять видов. Искусственное расширение канала с периодически выкашиваемым разнотравными берегами и присутствием одиночных кустарников и деревьев.

Дворцовый (Большой) пруд (11,7 га) (рис. 1, 1; 2, 1) – шесть видов. В 2022 г. осушению не подвергался. После капитального ремонта в 2012 г. восточный берег оставлен пологим с присутствием высоких околотовдных растений. Остальные берега каменные и отвесные. Зарыблен, включая хищников (окунь и ротан). Активно посещаемый птицами. Вероятно, что по-

сле ремонта 10 лет назад мог вновь быть заселен стрекозами с ближайшего пруда в 70-и метрах через улицу Юности.

Руинный пруд (0,21 га) (рис. 1, 3; 2, 3) – четыре вида. Залив в западной части Дворцового пруда, в который весной впадает Лесной ручей. Неглубокий, до 1,5–2 м, сильно заиленный, активно посещаемый водоплавающими птицами. По берегам отдельные деревья, кустарники и заросли рогоза.

Малый пруд (0,1 га) (рис. 1, 6; 2, 6) – два вида. Обмелевший и заиленный водоем с гниющей органикой, берега густо заросли деревьями с кустарником. Максимальная глубина до 1 м. Пруд редко посещался птицами.

Локасинский пруд (0,15 га) (рис. 1, 7; 2, 7) – два вида. Обмелевший водоем, с активно гниющей органикой, по всему периметру окруженный и затененный высокими деревьями. Максимальная глубина около 0,5 м., местами илистые отложения выходили на поверхность. Пруд почти не посещался птицами.

Таким образом, наиболее привлекательным (16 видов) оказался открытый пересыхающий пруд с разнотравными берегами, отсутствием хищных

рыб и обилия водоплавающих птиц, а наименее (по два вида) – сильно заболоченные, затененные водоемы с гниющей органикой.

Также 13 видов стрекоз (из них семь были многочисленны в лесопарке) встречены вне прудов (рис. 1) вблизи прогреваемых солнцем сырых, затопляемых весной лугов, канав, оврагов, а также на лесных дорожках во время охоты (материал в: Бенедиктов, 2019, 2020а, 2021).

При постоянном наблюдении одних и тех же локаций было заметно, как происходит сезонная смена видового состава (в скобках приводим крайние даты обнаружения за разные годы). Особенно отчетливо это проявлялось среди имаго наиболее крупных разнокрылых стрекоз (Anisoptera). Так, в первой трети лета встречались *L. quadrimaculata* (13.06–22.06) и два вида рода *Leucorrhinia* Britt. (*L. pectoralis*, 16.06–25.06, и *L. rubicunda*, 13.06–16.06), но уже к июлю их лёт заканчивался. Со второй половины июня начинали появляться *O. cancellatum* (19.06–5.08), а уже ближе к июлю-августу – виды родов *Aeshna* Fabr. (*Ae. cyanea*, 25.06–17.09, *Ae. grandis*, 28.07–3.09, *Ae. affinis*, 25.07–3.08, *Ae. mixta*, 5.08) и *Sympetrum* Newm. (*S. sanguineum*, 25.07–2.09, *S. vulgatum*, 29.07–3.09). Некоторые из них при благоприятной погоде продолжали летать до сентября вплоть до его последней недели (например, *S. flaviolum*, 30.06–29.09, *S. danae*, 19.07–22.09).

При этом, *S. paedisca* – единственная стрекоза, зимующая на стадии имаго, и встречающаяся уже весной, раньше всех других стрекоз (находка во время благоустройства: задворки экошколы, 1.05.2022, 1 самка (Авдонин, 2022)).

Сопоставляя прежние сведения и наши данные, можно видеть, что видовой состав стрекоз лесопарка «Кусково» оказался более чем в 1,6 раза богаче. Можно подумать, что со времени последних работ произошли кардинальные изменения в условиях существования насекомых, но это, скорее всего, не совсем так. Дело в том, что последние исследователи (например, Рязанова, Устинова, 2009) проводили свои наблюдения, основываясь на методике В.Г. Колесова (1930), считая вполне достаточным двукратного мониторинга в мае-июне, а после во второй половине июля-августе, выполненных в один год. Также и наблюдения В. Ульянина кратковременны и ограничиваются несколькими днями. Как показала наша практика, такой подход не обеспечивает полного охвата фауны. Необходимы регулярные ежемесячные и еженедельные обследования на протяжении нескольких лет.

К сожалению, вопрос изучения личиночных стадий в каждом водоеме остался за рамками нашей работы. Выполнение этой задачи могло бы решить вопрос об аборигенных и залетных с ближайших прудов видах. Так, возможно, что какая-то часть редких здесь видов (*C. splendens*, *C. virgo*, *S. paedisca*, *Ae. grandis*, *A. affinis*, *Ae. mixta*, *S. paedemontanum*) до 2022 г. размножалась вне прудов лесопарка «Кусково». С одной стороны, попытки их проникновения сюда косвенно могли свидетельствовать о хороших локальных условиях, включая наличие свободного пространства для охоты и богатую кормовую базу. С другой стороны, этот факт оставляет надежду на возможность заселения этими видами прудов после благоустройства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

- Авдонин Д.В. Лютка сибирская (*Sympetrum paedisca*). iNaturalist. 2021. (дата обращения: 9.04.2024). [Avdonin D.V. Lyutka sibirskaya (*Sympetrum paedisca*). iNaturalist. 2021. (in Russ.) (accessed on: 9.04.2024)]. Accessed at: <https://www.inaturalist.org/observations/92920299>
- Авдонин Д.В. Лютка сибирская (*Sympetrum paedisca*). iNaturalist. 2022. (дата обращения: 9.04.2024). [Avdonin D.V. Lyutka sibirskaya (*Sympetrum paedisca*). iNaturalist. 2022. (in Russ.) (accessed on: 9.04.2024)]. Accessed at: <https://www.inaturalist.org/observations/114410160>
- Бенедиктов А.А. Отчет о проделанной работе на территории лесопарка Кусково в 2019 г. для 3-го издания Красной книги города Москвы с замечаниями по охране его фауны и флоры. М., 2019. 119 с. [Benediktov A.A. Otchet o prodelannoi rabote na territorii lesoparka Kuskovo v 2019 g. dlya 3-go izdaniya Krasnoi knigi goroda Moskvy s zamechaniyami po okhrane ego fauny i flory. M., 2019. 119 p. (in Russ.)]. (<https://istina.msu.ru/reports/236098870/>).
- Бенедиктов А.А. Отчет о биологическом мониторинге на территории лесопарка Кусково в 2020 г. для 3-го издания Красной книги города Москвы с замечаниями по наиболее ценным биотопам. М., 2020а. 214 с. [Benediktov A.A. Otchet o biologicheskom monitoringe na territorii lesoparka Kuskovo v 2020 g. dlya 3-go izdaniya Krasnoi knigi goroda Moskvy s zamechaniyami po naibolee tsennym biotopam. M., 2020a. 214 p. (in Russ.)] (<https://istina.msu.ru/reports/323313264/>).
- Бенедиктов А.А. Предварительный список насеко-

- мых (Insecta) с территории планируемого к созданию Природно-исторического парка «Кусково» для 3-го издания Красной книги города Москвы. «Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование». Симферополь: ИТ «Ариал», 2020б. С. 84–90. [Benediktov A.A. Predvaritel'nyi spisok nasekomykh (Insecta) s territorii planiruemogo k sozdaniyu Prirodno-istoricheskogo parka «Kuskovo» dlya 3-go izdaniya Krasnoi knigi goroda Moskvy. «Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie, sokhranenie, vosstanovlenie, ratsional'noe ispol'zovanie». Simferopol': IT «Ariall», 2020b. P. 84–90 (in Russ.).]
- Бенедиктов А.А., Левченко Т.В. Дополнение к списку насекомых (Insecta) лесопарка «Кусково» для 3-го издания Красной книги города Москвы // Труды Ставропольского отделения Русского Энтомологического Общества. 2020. Т. 16. С. 109–114. [Benediktov A.A., Levchenko T.V. Supplement to the list of insects (Insecta) from the forest park “Kuskovo” from the 3rd edition of the Moscow city Red book // Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo Entomologicheskogo Obshchestva. 2020. Vol. 16. P. 109–114 (in Russ.).]
- Бенедиктов А.А. Отчет об изучении в 2021 г. биоразнообразия лесопарка Кусково для 3-го издания Красной книги города Москвы с указанием новых находок. М., 2021. 44 с. [Benediktov A.A. Otchet ob izuchenii v 2021 g. bioraznoobraziya lesoparka Kuskovo dlya 3-go izdaniya Krasnoi knigi goroda Moskvy s ukazaniem novykh nakhodok. M., 2021. 44 p. (in Russ.)] (<https://istina.msu.ru/reports/389103638/>).
- Бенедиктов А.А. Биологическое разнообразие редких для Москвы видов в лесопарке «Кусково» под угрозой благоустройства в 2022 году // Актуальные проблемы зоологии России и сопредельных территорий. Ульяновск, 2022. С. 285–290. [Benediktov A.A. Biologicheskoe raznoobrazie redkikh dlya Moskvy vidov v lesoparke «Kuskovo» pod ugrozoi blagoustroystva v 2022 godu // Aktual'nye problemy zoologii Rossii i sopredel'nykh territorii. Ul'yanovsk, 2022. P. 285–290 (in Russ.).]
- Колесов В.Г. Экология Odonata Московской губернии // Записки биологической станции Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии в Болшеве Московской губернии. 1930. Вып. 4. С. 59–128. [Kolesov V.G. Ekologiya Odonata Moskovskoi gubernii // Zapiski biologicheskoi stantsii Obshchestva lyubitelei estestvoznaniya, antropologii i etnografii v Bolsheve Moskovskoi gubernii. 1930. Iss. 4. P. 59–128 (in Russ.).]
- Красная книга города Москвы. 3-е издание, переработанное и дополненное. Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы; Комиссия по редким и находящимся под угрозой исчезновения в условиях города Москвы видам животных и растений. М.: ООО «ОСТ Пак новые технологии», 2022. 848 с. [Krasnaya kniga goroda Moskvy. 3-e izdanie, pererabotannoe i dopolnennoe. Departament prirodopol'zovaniya i okhrany okruzhayushchei sredy goroda Moskvy; Komissiya po redkim i nakhodyashchimsya pod ugrozoi ischeznoventiya v usloviyakh goroda Moskvy vidam zhivotnykh i rastenii. M.: ООО «OST PAK novye tekhnologii», 2022. 848 p. (in Russ.).]
- Насимович Ю.А. Очерк природы Кускова в Москве. Рук. деп. в ВИНТИ 25.06.1999, N 2032-B99. ВНИИ охраны природы. М., 1999. 18 с. (дата обращения: 9.04.2024) [Nasimovich Yu.A. Ocherk prirody Kuskova v Moskve. Ruk. dep. v VINITI 25.06.1999, N 2032-B99. VNII okhrany prirody. M., 1999. 18 p. (in Russ.) (accessed on: 9.04.2024)]. Accessed at: <http://temnyjles.ru/Moskva/Kuskovo.shtml>
- Онишко В.В. Коромысло большое (*Aeshna grandis*). iNaturalist. 2021a. (дата обращения: 9.04.2024) [Onishko V.V. Koromyslo bol'shoe (*Aeshna grandis*). iNaturalist. 2021a. (in Russ.) (accessed on: 9.04.2024)]. Accessed at: <https://www.inaturalist.org/observations/99880445>
- Онишко В.В. Коромысло зеленобокое (*Aeshna affinis*). iNaturalist. 2021b. (дата обращения: 9.04.2024) [Onishko V.V. Koromyslo zelenobokoe (*Aeshna affinis*). iNaturalist. 2021b. (in Russ.) (accessed on: 9.04.2024)]. Accessed at: https://www.inaturalist.org/observations?nelat=55.744536117380015&nelng=37.81787354523289&place_id=any&subview=map&swlat=55.7232809043302&swlng=37.76985698113428&taxon_id=93426
- Онишко В.В. Эналлазма голубая (*Enallagma cyathigerum*). iNaturalist. 2021v. (дата обращения: 9.04.2024) [Onishko V.V. Enallagma golubaya (*Enallagma cyathigerum*). iNaturalist. 2021v. (in Russ.) (accessed on: 9.04.2024)]. Accessed at: <https://www.inaturalist.org/observations/100057439>
- Пояснительная записка Государственного унитарного предприятия ГУП «НИ и ПИ Генплана Москвы». Разработка материалов комплексного экологического обследования участков территорий, обосновывающих придание территории правового статуса особо охраняемой природной территории регионального значения (Природно-исторический парк «Кусково»). Госконтракт № 9.10.25// ПП-12/10. 2010. 53 с. [Poyasnitel'naya zapiska Gosudarstvennogo unitarnogo predpriyatiya GUP «NI i PI Genplana Moskvy». Razrabotka materialov kompleksnogo ekologicheskogo obsledovaniya uchastkov territorii, obosnovyvayushchikh pridanie territorii pravovogo statusa osobo okhranyae moi prirodnoi territorii regional'nogo znacheniya (Prirodno-istoricheskii park «Kuskovo»). Goskontrakt № 9.10.25// PP-12/10. 2010. 53 p. (in Russ.).]
- Пояснительная записка Государственного унитарного предприятия ГУП «НИ и ПИ Генплана Москвы». Материалы по внесению изменений в документацию комплексного экологического обследования, обосновывающую придание статуса особо охраняемой природной территории регионального значения «Природно-исторический парк «Кусково»

(в составе объекта «Северо-Восточная хорда от 4-го транспортного кольца до района Вешняки»), ВАО, г. Москва. Договор № 7-14/608. 2015. 36 с. [Poyasnitel'naya zapiska Gosudarstvennogo unitarnogo predpriyatiya GUP «NI i PI Genplana Moskvу». Materialy po vneseniyu izmenenii v dokumentatsiyu kompleksnogo ekologicheskogo obsledovaniya, obosnovuyayushchuyu pridanie statusa osobo okhranyae-moi prirodnoi territorii regional'nogo znacheniya «Prirodno-istoricheskii park «Kuskovo» (v sostave ob»ekta «Severo-Vostochnaya khorda ot 4-go transportnogo kol'tsa do raiona Veshnyaki»), VAO, g. Moskva. Dogovor № 7-14/608. 2015. 36 p. (in Russ.)].
Рязанова Г.И., Устинова В.В. Стрекозы (Insecta, Odonata) в мегаполисе (на примере Москвы) // Бюл-летень Московского общества испытателей при-

роды, Отдел биологический. 2009. Т. 114. Вып.4. С. 55–62 [Ryazanova G.I., Ustinova V.V. Dragonflies (Insecta, Odonata) in the megapolis (by example of Moscow) // Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii. 2009. Vol. 114. Iss. 4. P. 55–62 (in Russ.)].

Ульянин В. Список прямокрылых и сетчатокрылых насекомых губерний Московского учебного округа. Москва. Печатано по определению Императорского Общества Любителей Естествознания. Декабря 22 дня 1868 года. 1869. 120 столбцов. [Ul'yanin V. Spisok pryamokrylykh i setchatokrylykh naseko-mykh gubernii Moskovskogo uchebnogo okruga. Moskva. Pechatano po opredeleniyu Imperatorskogo Obshchestva Lyubitelei Estestvoznaniya. Dekabrya 22 dnya 1868 goda. 1869. 120 stolbtsov (in Russ.)].

Информация об авторе

Бенедиктов Александр Александрович – мл. науч. сотр. кафедры энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, действительный член МОИП (entomology@yandex.ru).

Information about the author

Benediktov Alexander Alexandrovich – Junior Researcher at the Department of Entomology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, full member of Moscow Society of Naturalists of Russia (entomology@yandex.ru).

Статья поступила в редакцию 05.03.2024; одобрена после рецензирования 01.05.2024; принята к публикации 15.05.2024.

The article was submitted 05.03.2024; approved after reviewing 01.05.2024; accepted for publication 15.05.2024.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 574.583

**ВЛИЯНИЕ ДНОУГЛУБИТЕЛЬНЫХ РАБОТ И ДАМПИНГА
НА ЗООПЛАНКТОН КЕРЧЕНСКОГО ПРОЛИВА, ЧЕРНОГО
И АЗОВСКОГО МОРЕЙ****Жанна Павловна Селифонова**Государственный морской университет имени адмирала Ф.Ф. Ушакова,
лаборатория морской биологии и экологии, selifa@mail.ru

Аннотация. Оценено влияние свала грунта в Темрюкском заливе, южной части Азовского моря, Керченском проливе, в районе мыса Дооб (Черное море) и дноуглубительных работ в Таманском порту на голопланктон и меропланктон (личинки донных животных). В сообществе зоопланктона районов свалок грунта статистически достоверных отличий от фона не обнаружено. В пределах площадок, отведенных под свал грунта, голопланктон и личинки недавно вселившегося в Азовское море полихет рода *Marenzelleria* в ряде случаев были более обильными в сравнении с фоном. Средние показатели личинок донных животных в районе дноуглубления в Таманском порту были сравнимы с фоном. Однако доля меропланктона, который наиболее подвержен воздействию дноуглубительных работ, в общей численности зоопланктона в районе дноуглубления была в 1,7 раза ниже фона. Дноуглубление землесосом не оказало заметного влияния на зоопланктон. В районе дноуглубления грейфером на расстоянии 25 и 50 м от места проводимых работ меропланктон был беден.

Ключевые слова: голо-, меропланктон, дампинг, дноуглубление грейфером и землесосом

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-4-14-23

Финансирование. Работа выполнена в рамках научно-исследовательского проекта «Биоразнообразие и продуктивность экосистем заливов и бухт северо-восточной части Черного моря и Азовского моря» Государственного морского университета имени адмирала Ф.Ф. Ушакова (НИОКТР № 122022200398-7).

Для цитирования: Селифонова Ж.П. Влияние дноуглубительных работ и дампинга на зоопланктон Керченского пролива, Черного и Азовского морей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 14–23.

ORIGINAL ARTICLE

**EFFECT OF GROUND DREDGING AND DUMPING
ON ZOOPLANKTON OF THE KERCH STRAIT,
THE BLACK SEA AND THE SEA OF AZOV****Zhanna P. Selifonova**Admiral Ushkov Maritime State University, laboratory of marine biology and ecology,
selifa@mail.ru

Abstract. The impact of the dumping of soil in the Temryuk Bay, the southern part of the Sea of Azov, the Kerch Strait, in the area of Cape Doob (the Black Sea) is estimated and dredging in the Taman port onr holoplankton and meroplankton (larvae of bottom animals). The statistically significant differences from the background were not found in the zooplankton community of landfill areas. Within the sites allocated to the landfill, zooplankton and larvae of the polychaete genus *Marenzelleria*, which recently

naturalized into the Sea of Azov, were in some cases more abundant in comparison with the background. The average values of bottom animal larvae in the dredging area in the Taman port were comparable to the background. However, the proportion of meroplankton, which is most affected by dredging, in the total number of zooplankton in the dredging area was 1.7 times lower than the background. Dredging by dredgers had no noticeable effect on zooplankton. In the area of dredging with a grab at a distance of 25 and 50 m from the site of the work, the meroplankton was poor.

Keywords: holoplankton, meroplankton, dumping, dredging by dredger and grab

Financial Support. The work was carried out under project of the NIOKTR 122022200398-7 «Biodiversity and productivity of ecosystems of bays and bays of the northeastern Black Sea and the Sea of Azov in the condition of intensification of navigation».

For citation: Selifonova Zh.P. Effect of ground dredging and dumping on zooplankton of the Kerch Strait, the Black Sea and the Sea of Azov // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. S. 14–23.

При дноуглубительных работах в портах и прокладке к ним каналов вынутый грунт сваливается на специально отведенные площадки. Как при заборе грунта, так и при свалке грунта (дампинг) разрушаются донные биоценозы на месте производимых работ, уменьшается прозрачность воды и, как следствие, снижается фотосинтез, заиляются донные биоценозы и обедняется донная фауна и флора (Замбриборщ и др., 1982; Медянцева и др., 2012; Березенко, 2014; Вдовина и др., 2022; Bamber, 1984; Lucursi & Gomes, 2009; Fernandes et al., 2023 и др.). Все это может привести к нарушению структуры и гибели донных макрофитов и пелофобных биоценозов, которые играют важную роль в биопродукционных процессах морских бассейнов. При взмучивании опасным может оказаться включение в круговорот уже захороненных в донных осадках токсических веществ, что приводит к повышению токсичности воды и организмов, аккумулирующих эти вещества. По данным корпуса военных инженеров США, 34% вынутого при дноуглубительных работах грунта было загрязнено (Дубах, 1978; Shelton, 1973). Токсичность суспендированных осадков имеет механическую природу и обусловлена заполнением жабр планктонных и донных животных твердыми частицами. Землечерпательные работы в Бью-Фиорде привели к снижению числа и фаунистического разнообразия бентосных видов (Rosenber, 1977). Анализ бентосной фауны позволил обнаружить накопление тяжелых металлов в тканях животных. Полное восстановление структуры бентосного сообщества и значительное снижение концентрации тяжелых металлов в организмах произошло только через полтора года. Разрушенные донные сообщества восстанавлива-

ются очень медленно, так как оставшийся после дночерпательных работ субстрат не обеспечивает нормальных условий существования. Восстановительный процесс занимает два-три года. Более эвриэдафические формы зообентоса первыми заселяют участки дна, нарушенные в результате прокладки судоходных каналов (Soule, 1976). Сваливаемый грунт, богатый детритом, представляет собой благоприятный биотоп для донных фильтраторов и осадкоедов. Землечерпательные работы для очистки подходного канала, проводившиеся на протяжении длительного времени, как правило сопровождались существенными изменениями таксономического состава и обилия бентосной фауны. Некоторые авторы сравнивают воздействие на окружающую среду землечерпательных работ со сходным действием естественных явлений – штормов, течений, стока рек и т.п..

В настоящее время на акватории Керченского пролива находятся семь зон дампинга, из которых одна действующая (Ломакин, 2019). Согласно работе (Петренко и др., 2002), концентрация загрязнителей в грунте, изымаемом из Керченского пролива, в 5–200 раз превышает фоновые значения. Содержание тяжелых металлов в воде через сутки после сброса грунта в 8–16 раз превосходит ПДК. Мутьевые потоки, содержащие токсины и тяжелые металлы, из зон дампинга системой вихревых образований основного черноморского течения разносятся на большие расстояния. Как действующие, так и закрытые зоны дампинга Керченского пролива не только представляют собой очаги экологической опасности, но они также не очень благоприятны в навигационном плане.

Цель работы – оценить влияние дампинга грунта и дноуглубления на голо- и меропланктон

(личинки донных животных) Керченского пролива и прилежащих акваторий Черного и Азовского морей. В литературе, касающейся бассейна южных морей России, этот вопрос освещен недостаточно, несмотря на его важное природоохранное значение.

Материал и методы

Исследования зоопланктона выполнены осенью и зимой в зонах свала грунта портов Новороссийска, Тамани, Темрюка и Порт-Кавказа. В холодное время года скорость самоочищения черноморских вод минимальна (Селифонова, Лукина, 2001). Поэтому зимние сбросы в море органических загрязнителей с грунтом в виду их слабой ассимиляционно-деструкционной трансформации наиболее опасны. Голо- и меропланктон собирали в Темрюкском заливе, южной части Азовского моря, Керченском проливе и в районе мыса Дооб (Черное море) (рис. 1). В каждом районе зоопланктон изучали на площади, отведенной под свал грунта, и за его пределами (фон), где воздействие изучаемых факторов должно сводиться к нулю. Пробы собирали через сутки после дноуглубления и захоронения донного грунта.

Район свала грунта Порто-Кавказ располагается в южной части Азовского моря (рис. 1, 1) на глубине 11–12 м (прозрачность воды 2 м, соленость 12–12,5‰). Сбор материала проводили в феврале 2019 г. при температуре воды 6 °С.

Район свала грунта Темрюкского порта находится в Темрюкском заливе у юго-восточного берега Азовского моря между мысами Каменный и Ачуевский (рис. 1, 2). Залив открыт к северу и вдается в материк на 27 км. Его ширина у входа 60 км, глубина до 7–10 м (прозрачность воды 0,9 м, соленость 9–10‰). С середины января по март Темрюкский залив замерзает.

В залив впадает основное русло р. Кубань. Вблизи устья Кубани находится г. Темрюк. Материал собран в декабре 2018 г. при температуре воды 3 °С.

Район свала грунта порта Тамань располагается в южной части Керченского пролива (рис. 1, 3). Пролив принадлежит акватории Азовского моря и соединяет его с Черным морем. Западным берегом пролива является Керченский полуостров, восточным – Таманский полуостров. Наибольшие глубины при входе в пролив со стороны Черного моря составляют 18 м. Основная роль в формировании течений Керченского пролива принадлежит ветру. Преобладающим является перенос вод в проливе из Азовского моря в Черное. В Керченском проливе на стыке черноморских и азовоморских вод располагается фронтальная зона с большими градиентами солености (от 11‰ на севере пролива до 17‰ на юге), которая имеет большое значение для распределения донных сообществ. Материал собирали в ноябре 2019 г. при температуре воды 10 °С.

Район свала грунта Новороссийского порта расположен на юго-востоке Новороссийской бухты у мыса Дооб (рис. 1, 4) на глубине 1200–1500 м (прозрачность воды 10–17,5 м, соленость 18‰). Наибольшая скорость течения у мыса Дооб 33 см/с (в среднем 15,2 см/с). При западных и юго-западных ветрах в бухту затягиваются поверхностные воды открытого моря (повторяемость 15% в год). Материал собирали в ноябре 2018 г. при температуре воды 15 °С.

Влияние дноуглубления на зоопланктон изучали в районе причала Таманского терминала навалочных грузов (рис. 1, 5). Таманский порт находится в северо-восточной части Черного моря на Таманском полуострове. Объем перевалки грузов в порту достигает 40–50 млн т грузов в год, среди которых нефть, нефтепродукты, аммиак,

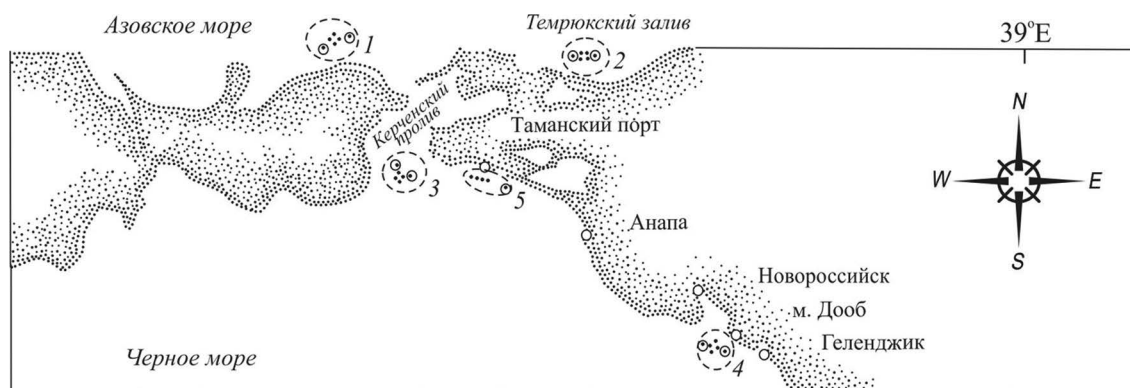


Рис. 1. Схема станций отбора проб зоопланктона: 1, 2 – Азовское море, 3 – Керченский пролив, 4, 5 – Черное море; зоны свалок грунта (1–4) и дноуглубление в Таманском порту (5); фоновые станции выделены кружками

минеральные удобрения, масло, зерно. Хороший водообмен в зоне причалов порта и интенсивное перемешивание прибрежных вод с открытым морем способствуют процессам самоочищения и, как следствие, низкому уровню загрязнения вод. Вследствие сильного заилиenia подходного канала, а также строительства причальных сооружений в этом районе постоянно проводятся дноуглубительные работы землесосом и грейфером. Материал собирали в июне 2021 г. при температуре воды 23 °С.

Зоопланктон (ракообразные, личинки донных животных и крупные коловратки размером 250–1500 мкм) собирали средней сетью Джели (диаметр входного отверстия 25 см, размер ячеей 100 и 110 мкм) с помощью тотальных ловов и фильтрацией 100 л воды через сеть Апштейна (размер ячеей 100 мкм). Пробы фиксировали 2–4%-м раствором нейтрального формалина и обрабатывали в лабораторных условиях по стандартной методике (Плотников и др., 2017). Численность зоопланктона рассчитывали с учетом коэффициента уловистости сети (Павельева, Сорокин, 1972). Большинство стандартных планктонных сетей имеют размер ячеей 150–200 мкм, поэтому улавливают существенно меньше мелких животных размером 0,15–0,25 мм (в 2–10 раз в зависимости от состава зоопланктона и типа сети). Для калибровки сети мы фильтровали 50 л воды, взятой ведром с поверхности, через сито с размером ячеей 40, 100 и 110 мкм.

Для определения степени общности видового разнообразия зоопланктона в исследуемых районах применяли коэффициент Жаккара (J):

$$J = [j / (a + b - j)] \times 100,$$

где a и b – число видов в одной и другой выборке соответственно; j – число видов, общих для двух выборок. При высоком сходстве значение индекса Жаккара приближается к 100 % (табл. 1).

Индекс разнообразия Шеннона – Винера (H) вычисляли с помощью уравнения:

$$H = -\sum (p_i) \times \ln (p_i),$$

где p_i – доля особей i -го вида ($p_i = n_i/N$). Диапазон значений индекса обычно составляет от 0 до 5. Статистический анализ проводили в программе Cluster 4.4.1.7. Ошибка среднего рассчитана с помощью Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Дампинг (Темрюкский залив). В голопланктоне при температуре 3 °С были идентифицированы 4 таксона: 3 – Copepoda, 1 – Rotifera (табл. 2). Суммарная численность голопланктона колебалась от $5,2 \cdot 10^3$ экз./м³ (свал грунта) до $4,6 \cdot 10^3$ экз./м³ (фон). В составе голопланктона доминировали солоноватоводные каляноидные копеподы *Eurytemora affinis* (57,6–64% от общей численности) и коловратки *Synchaeta* sp. (40–32,3%). В структуре популяции *E. affinis* копеподиты составляли 70%, науплии – 20%. В мезопланктоне абсолютно доминировал недавний вселенец в Таганрогский залив и Азовское море многощетинковый червь *Marenzelleria neglecta* (Polychaeta) (84–91% от общей численности мезопланктона). Численность личинок полихет *M. neglecta* (20,9 тыс. экз./м³) в районе свала грунта в среднем была почти в два раза выше в сравнении с фоновыми станциями. По сравнению с декабрем 2018 г. суммарная численность зоопланктона в районе дампинга в среднем возросла в 1,5 раза (Селифонова, 2019). В то же время фоновые значения численности зоопланктона не отличались от регистрируемых ранее. Это произошло за счет необычайного роста численности личинок многощетинковых червей *M. neglecta* в районе свала грунта в Темрюкском заливе. Считается, что вселение видов рода *Marenzelleria* в прибрежные воды Северной Европы приводит (вследствие активной биотурбации грунта) к улучшению кислородного режима придонного слоя вод (Семин и др., 2016). В результате увеличивается окисленный слой донных осадков, препятствующий выходу фосфатов из отложений, что приводит к уменьшению доли синезеленых водорослей в фитопланктоне. Следовательно, при

Таблица 1

Определение степени общности видового разнообразия по индексу Жаккара (Макрушин, 1974)

Степень общности	Индекс Жаккара, %
Нет соответствия	< 20
Малое соответствие	20 – 65
Большое соответствие	< 65 < 100
Полное соответствие	100

Т а б л и ц а 2

Средняя численность (10^3 экз./м³) голо- и меропланктон в районах дампинга в Азовском море зимой

Таха	Темрюкский залив (06.12.2018 г.)		Южная часть Азовского моря (21.02.2019 г.)	
	свалка	фон	свалка	фон
Голопланктон Copepoda, Calanoida				
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Krichagin, 1873	0,09±0,05	0,08±0,07	0	0
<i>Eurytemora affinis affinis</i> (Poppe, 1880)	3,0±1,0	2,3±1,4	0	0
Copepoda, Cyclopoida				
<i>Oithona davisae</i> Ferrari, Orsi, 1984	0	0	0,01±0,005	0,004±0
Rotifera				
<i>Synchaeta</i> sp.	2,1±0,008	2,2±0,2	19,5±0,3	17,8±1,3
Меропланктон Polychaeta				
<i>Harmothoe</i> sp.	0	0	0,003±0	0,003±0
<i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski, Bick, 2004	20,9±6,5	11,4±0,13	0,01±0,001	0,01±0,003
Cirripedia				
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	0	0	0,007±0	0,003±0

увеличении плотности этих полихет можно ожидать некоторое улучшение санитарного состояния вод в районе дампинга грунта. Статистически достоверных различий в сообществе зоопланктона по индексам сходства видового разнообразия Жаккара (количественный анализ) и Шеннона в Темрюкском заливе не обнаружено. Зоопланктон в районе свалки грунта и фона по индексу Жаккара имел большое соответствие (70%) (рис. 2, а), а индекс Шеннона при невысоких значениях колебался от 0,9 (свалка) до 1,1 бит/инд. (фон).

Южная часть Азовского моря. В районе исследования идентифицированы 2 таксона голопланктона: 1 – Copepoda, 1 – Rotifera (табл. 1). Общая численность голопланктона колебалась от 19,5 (свалка) до 17,8 тыс. экз./м³ (фон). Повсеместно доминировали коловратки синхеты (99,9% от общей численности голопланктона). Сетные зоопланктонные пробы были зеленого цвета из-за «цветения» воды диатомовыми водорослями. В составе голопланктона отмечены немногочисленные теплолюбивые копеподы *Oithona davisae*. В меропланктоне идентифицированы 3 таксона личинок донных животных: 2 – Polychaeta, 1 – Cirripedia. Среди них обнаружены личинки усоногих раков *Amphibalanus improvisus* и многощетинковых червей *Harmothoe* sp., *M.*

neglecta. В целом меропланктон был беден из-за слабого размножения донных беспозвоночных при низкой температуре воды (6 °С). Суммарная численность меропланктона колебалась от 0,02 (свалка) до 0,017·10³ экз./м³ (фон). Индекс Шеннона в сообществе зоопланктона был очень низким как в районе свалки грунта, так и на фоновой станции – 0,019 и 0,014 бит/инд. соответственно. Степень соответствия зоопланктона между районами по индексу видового разнообразия Жаккара достигала 85%, что свидетельствует о большом сходстве районов по этому параметру (рис. 2, б).

Мыс Дооб (Черное море). При температуре 15 °С в слое облова 0–25 м в голопланктоне отмечены 8 таксонов: 6 – Copepoda, 1 – Appendicularia, 1 – Dinophyta (*Noctiluca*) (табл. 3). Суммарная численность голопланктона составляла 6,2·10³ экз./м³ в районе свала грунта и 4,8·10³ экз./м³ на фоновой станции. В составе голопланктона доминировали каляноидные копеподы *Acartia clausi*, *Paracalanus parvus parvus* и циклопидные копеподы *O. davisae*. В меропланктоне идентифицированы три вида личинок донных животных: 2 – Bivalvia, 1 – Gastropoda. Среди личинок донных животных найдены личинки двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara*

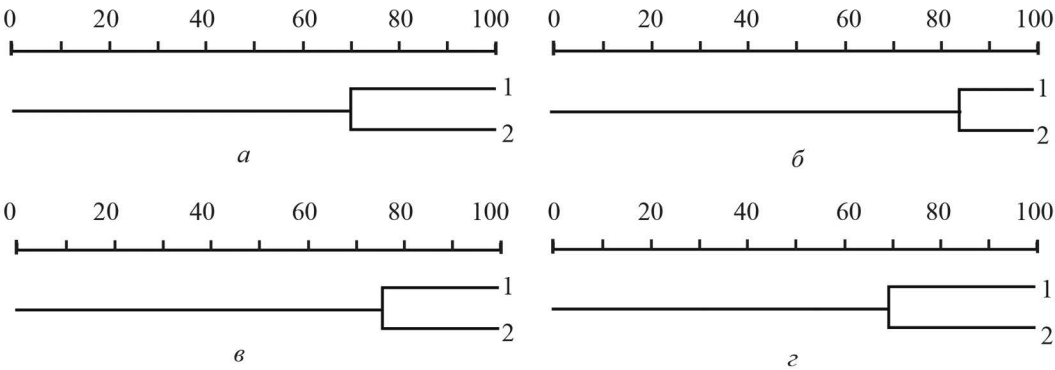


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового разнообразия зоопланктона по индексу Жаккара в районах дам-
пинга (1 – свалка грунта, 2 – фон): а – Темрюкский залив; б – Южная часть Азовского моря; в – Мыс Дооб,
Черное море; г – Керченский пролив

Т а б л и ц а 3

Средняя численность (10³ экз./м³) голо- и меропланктона в районах дампинга грунта в Черном море
и Керченском проливе осенью

Таха	Черное море, мыс Дооб (09.11.2018 г.)		Керченский пролив (11.11.2019 г.)	
	свалка	фон	свалка	фон
Голопланктон Copepoda, Calanoida				
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	2,1±0,3	1,2±0,2	1,1±0,014	1,0±0,1
<i>Centropages ponticus</i> Karavaev, 1895	0,5±0,12	0,5±0,14	0,8±0,4	0,68±0,3
<i>Paracalanus parvus parvus</i> (Claus, 1863)	1,7±0,4	1,5±0,3	0,2±0,1	0,2±0,1
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Brady, 1865)	0,03±0,015	0,06±0,002	0	0
<i>Calanus euxinus</i> Hulsemann, 1991	0,14±0,013	0,008±0.003	0,27±0,02	0,05±0,044
Copepoda, Cyclopoida				
<i>Oithona davisae</i> Ferrari, Orsi, 1984	1,6±0,2	1,4±0,14	2,7±0,44	1,8±0,5
Appendicularia				
<i>Oikopleura (Vexillaria) dioica</i> Fol, 1872	0,04±0,014	0,013±0,003	0	0
DINOPHYTA				
<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoid, Swezy, 1921	0,001±0,001	0,002±0,001	0,10. ±0,08	0,075±0,012
Меропланктон Bivalvia				
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	0,9±0,2	0,9±0,017	0,3±0,03	0,18±0,05
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	0,009±0,002	0,016±0,006	0	0
GASTROPODA				
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	0,048±0,006	0,03±0,0015	0	0
Cirripedia				
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	0	0	0,3±0,005	0,3±0,002

kagochinensis и брюхоногих моллюсков *Bittium reticulatum*. Показатели суммарной численности меропланктона имели сходные значения в районе свалки и на фоновой станции – $1,0 \cdot 10^3$ экз./м³.

Индекс Шеннона в сообществе зоопланктона районов свала грунта и фона (мыс Дооб, Черное море) повсеместно составлял 2,3 бит/инд. Степень соответствия между указанными районами по индексу видового разнообразия Жаккара достигала высоких величин – 75 % (рис. 2, в).

Керченский пролив. В этом районе было обнаружено 6 таксонов, включая 5 – Copepoda, 1 – Dinophyta (*Noctiluca*) при температуре 10 °C (табл. 3). Суммарная численность голопланктона в районе свала грунта в среднем была в 1,5 раза выше в сравнении с фоновыми станциями – $5,5 \cdot 10^3$ экз./м³. Известно, что в районе глубоководных отвалов за счет горизонтального перемешивания водных масс гибель зоопланктона, как правило, не регистрируется, если пробы взяты не сразу после сброса грунта (Суслопарова и др., 2012). При эксплуатации отвала авторы отмечали даже более высокие значения количественных показателей зоопланктона по сравнению с соседними участками. Этот факт можно объяснить тем, что на участке дампинга наблюдается вспышка развития фитопланктона, что приводит к увеличению численности зоопланктонных фитофагов и детритофагов. В составе голопланктона Керченского пролива доминировали каляноидные *A. clausi* и циклопоидные копеподы *O. davisae*. В меропланктоне идентифицированы 2 вида личинок донных животных: 1 – Bivalvia, 1 – Cirripedia. Среди личинок донных животных найдены усоногие раки *A. improvisus* и личинки двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis*. Показатели суммарной численности меропланктона на площадях, отведенных под свал грунта и фон, имели сходные значения. Индекс Шеннона в со-

обществе зоопланктона составлял 2,2 (свалка) и 2,0 бит/инд. (фон). Степень соответствия между районами в сообществе зоопланктона по индексу видового разнообразия Жаккара достигала 70% (рис. 2, г), следовательно, контрольные станции статистически мало отличались от зоны дампинга.

Дноуглубление. В районе дноуглубления Таманского терминала навалочных грузов идентифицированы 7 таксонов голопланктона: 2 – Cladocera, 2 – Copepoda. Общая численность голопланктона в районе дноуглубления колебалась от 0,6 до $4,7 \cdot 10^3$ экз./м³, при средних значениях $2,2 \cdot 10^3$ экз./м³ (табл. 4). На фоновой станции, которая была расположена противоположно течению, суммарные показатели численности голопланктона ($0,9 \cdot 10^3$ экз./м³) были в два раза ниже средних значений района дноуглубления. Здесь зарегистрированы только два вида каляноидных копепод *C. ponticus*, *A. tonsa* и один вид донных гарпактикоидных копепод. Очевидно, взмучивание как таковое не играет существенной роли в открытых портах и бухтах, где течения обновляют состав планктона. Вместе с тем показатели суммарной численности голопланктона в районе дноуглубления и фона в среднем были соответственно в 3–6 раз ниже отмечаемых в Таманском порту в июне 2020 г. (Selifonova, Boran-Keshishyan, 2021). На расстоянии 25 м от места работ грейфером зарегистрировано минимальное число видов (3 вида) и самая низкая численность голопланктона ($0,6 \cdot 10^3$ экз./м³), на этом же расстоянии при дноуглублении землесосом – максимальное число (6 видов) и высокая численность организмов ($4,7 \cdot 10^3$ экз./м³). В составе меропланктона отмечены 4 таксона личинок донных животных: 1 – Polychaeta, 1 – Bivalvia, 1 – Gastropoda, 1 – Cirripedia. Доля меропланктона в общей численности зоопланктона в районе дноуглубления составляла 28,9%, на фоновой станции – 50%. Общая численность меропланктона в районе дноуглу-

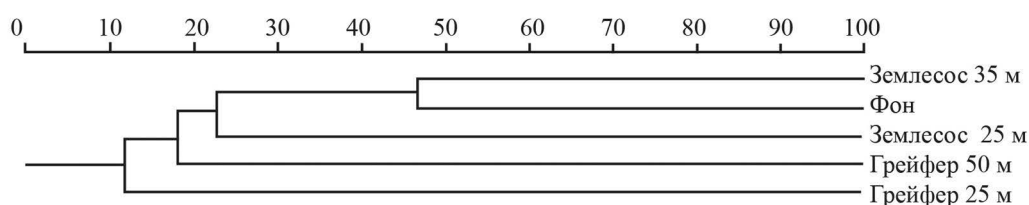


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового разнообразия зоопланктона по Жаккару в районе дноуглубления Таманского порта

Т а б л и ц а 4

Численность (10³ экз.м³) голо- и меропланктона в районе дноуглубления причала в Таманском порту
Черного моря (29.06.2021)

Taxa	Дноуглубление грейфером на расстоянии от места работ		Дноуглубление землесосом на расстоянии от места работ		Фон
	25 м	50 м	25 м	35 м	
Голопланктон					
<i>Penilia avirostris</i> Dana, 1849	0	0	0,3	0	0
<i>Pleopis polyphemoides</i> (Leuckart, 1859)	0	0	0,3	0	0
<i>Paracalanus parvus parvus</i> (Claus, 1863)	0	0,3	2,4	0	0
<i>Oithona davisae</i> Ferrari, Orsi, 1984	0,3	1,0	0,7	0,3	0
<i>Centropages ponticus</i> Karavaev, 1895	0	0,3	0,3	0,3	0,3
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889	0	0,7	0,7	0,3	0,3
Harpacticoida gen. sp.	0,3	0	0	0,3	0,3
Меропланктон Polychaeta					
Nereididae gen. sp.	0	0	0	0	0,3
Bivalvia					
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	0	0	1,0	0,7	0,3
Gastropoda					
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	0,3	0,3	0	0,3	0
CIRRIPIEDIA					
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	0	0	0,3	0,7	0,3

бления колебалась от 0,3 до 1,7·10³ экз./м³, при средних значениях 0,9·10³ экз./м³ (табл. 4).

В среднем суммарная численность меропланктона в районе дноуглубления была сравнима с фоновой станцией (0,9·10³ экз./м³). В районе дноуглубления грейфером на расстоянии 25 и 50 м от места проводимых работ видовой состав был беден (1 вид). Здесь наблюдали минимальные показатели численности личинок донных животных (0,3·10³ экз./м³). В районе дноуглубления найдены личинки двустворчатых моллюсков *Mytilaster lineatus*, личинки брюхоногих моллюсков *Bittium reticulatum*, личинки усоногих раков *A. improvisus*. На фоновой станции отмечены личинки двустворчатых моллюсков *M. lineatus*, многощетинковых червей семейства Nereididae и личинки усоногих раков *A. improvisus*. Индексы Шеннона в сообществе зоопланктона Таманского порта в районе дноуглубления грейфером были самыми низкими (1,5 бит/инд.) на расстоянии 25 м от места проводимых работ и (2,0 бит/инд.) на расстоянии 50 м. Более высокие индексы отмечены в районе дноуглубления землесосом на расстоянии 25 и 35 м от места проводимых работ и на фоновой станции (2,5; 2,7 и 2,3 бит./инд. соответственно). Сообщества зоопланктона фоновой станции и сообщества, отмеченные на расстоянии 35 м от места проводимых работ, по индексу видового разнообразия Жаккара имели небольшое сходство – 47% (рис. 3). Другие исследуемые районы по этому показателю не имели никакого соответствия.

Вывод

В сообществе зоопланктона районов свалок грунта статистически достоверных отличий от фона не обнаружено. Голопланктон – это часть зоопланктонных организмов, которые проводят весь свой жизненный цикл в толще воды (пелагиали), кроме донной стадии покоя (яйца) и др., поэтому дноуглубительные работы и дампинг грунта таким организмам наносят минимальный вред. В пределах площадок, отведенных под свал грунта, голопланктонные организмы и личинки недавно вселившегося в Азовское море полихет рода *Marenzelleria* в ряде случаев были более обильными в сравнении с фоном. Очевидно,

взмучивание как таковое не играет существенной роли в открытых гаванях, к которым относится Таманский порт, где течения быстро обновляют состав зоопланктона. Средняя численность личинок донных животных в районе дноуглубления Таманского порта была сравнима с фоном. Однако доля меропланктона, который наиболее подвержен воздействию дноуглубительных работ, в общей численности зоопланктона в этом районе была в 1,7 раза ниже. Дноуглубление землесосом не оказывало заметного влияния на голо- и меропланктон. В районе дноуглубления грейфером на расстоянии 25 и 50 м от места проводимых работ меропланктон был беден.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

- Березенко Н.С. Многолетняя динамика видового состава альгофлоры Новороссийской бухты в условиях антропогенного воздействия // Вестник государственного морского университета имени адмирала Ф.Ф. Ушакова. 2014. № 2 (7). С. 52–55 [Berezenko N.S. Mnogoletnyaya dinamika vidovogo sostava al'goflory Novorossiiskoi bukhty v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya // Vestnik gosudarstvennogo morskogo universiteta imeni admirala F.F. Ushakova. 2014. N 2 (7). P. 52–55 (in Russ.)].
- Вдовина, О.Н., Безматерных Д.М., Крылова Е.Н. Восстановление макрозообентоса после дноуглубительных работ на озере Манжерокском (Республика Алтай). // Трансформация экосистем. 2022. № 5 (2). С. 86–94. [Vdovina, O.N., Bezmaternykh D.M., Krylova E.N. Restoration of macrozoobenthos after dredging on Lake Manzherokskoe (Republic of Altai, Russia) // Transformatsiya ekosistem. 2022. N 5 (2). P. 86–94. (in Russ.)] (<https://doi.org/10.23859/estr-220323>).
- Дубах Г.В., Табер Р.В. 1001 вопрос об океане и 1001 ответ. Л.: Гидрометеиздат, 1978. С. 91–179 [Dubakh G.V., Taber R.V. 1001 vopros ob okeane i 1001 otvet. L.: Gidrometeizdat, 1978. P. 91–179 (in Russ.)].
- Замбриборщ Ф.С., Чернявский А.В., Соловьева О. Л. Влияние свала грунта на донные биоценозы // Гидробиологический журнал. 1982. Т. 18. № 1. С. 29–36 [Zambriborshch F.S., Chernyavskii A.V., Solov'eva O. L. Vliyanie svala grunta na donnye biotsenozy // Gidrobiologicheskii zhurnal. 1982. Vol. 18. N 1. P. 29–36 (in Russ.)].
- Ломакин П.Д. Зоны дампинга в Керченском проливе и их влияние на качество вод // Эксплуатация морского транспорта. 2019. № 1 (90). С. 45–50 [Lomakin P.D. Zony dampinga v Kerchenskom prolive i ikh vliyanie na kachestvo vod // Eksploatatsiya morskogo transporta. 2019. N 1 (90). P. 45–50 (in Russ.)] (https://www.aumsu.ru/images/sbornik/vypuski/EMT_1_2019.pdf).
- Медянкина М.В., Сергеева О.В., Кожемяченко Т.В., Лавренова Е.Ю., Удинцев С.И., Сушкова Е.А. Оценка влияния загрязнённости донных отложений на состояние зообентоса в акватории Туапсинского морского порта // Инженерные изыскания. 2012. № 2. С. 20–25 [Medyankina M.V., Sergeeva O.V., Kozhemyachenko T.V. Lavrenova E.Yu., Udintsev S.I., Sushkova E.A. Assessing influence of the bottom sediment pollution on the state of the zoobenthos in the Tuapse seaport water area // Inzhenernye izyskaniya. 2012. N 2. P. 20–25 (in Russ.)].
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод / Под ред. Г.Г. Винберга. Л., 1974. 60 с. [Makrushin A.V. Biologicheskii analiz kachestva vod / G.G. Vinberg (ed.) L., 1974. 60 p. (in Russ.)]
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. Оценка уловистости зоопланктона различными орудиями лова // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. АН СССР. 1972. Т. 15. С. 75–80. [Pavel'eva E.B., Sorokin Yu.I. Otsenka ulovistosti zooplanktona razlichnymi orudiyami lova // Biologiya vnutrennikh vod: Informatsionni byulleten' AN SSSR. 1972. Vol. 15. P. 75–80 (in Russ.)].
- Петренко О.А., Себах Л.К., Фашук Д.Я. Некоторые экологические последствия дампинга в Черном море грунтов, извлекаемых при дноуглублении в Керченском проливе // Водные ресурсы. 2002. № 5. С. 622–635 [Petrenko O.A., Sebach L.K., Fashchuk D.Ya. Some environmental consequences of soil dumping in the Black Sea as a result of dredging operations in Kerch strait // Vodnye resursy. 2002. N 5. P. 622–635 (in Russ.)].
- Плотников Г.К., Пескова Т.Ю., Шкуте А., Пупиня А., Пупиньш М. Сборник классических методов гидробиологических исследований для использования в аквакультуре. Даугавпилс: Академическое

- издательство Даугавпилсского университета «Сауле», 2017. 282 с. [Plotnikov G.K., Peskova T.Yu., Shkute A., Pupinya A., Pupin'sh M. Sbornik klassicheskikh metodov gidrobiologicheskikh issledovaniy dlya ispol'zovaniya v akvakul'ture. Daugavpils: Akademicheskoe izdatel'stvo Daugavpilsskogo universiteta «Saule», 2017. 282 p. (in Russ.)].
- Селифонова Ж.П., Лукина Н.В. 2001 Оценка запаса усвояемого органического вещества и скорости его деструкции в воде Новороссийской бухты Черного моря // Биология моря. 2001. Т. 27. № 3. С. 212–215 [Selifonova Zh. P., Lukina N. V. 2001 Estimation of the standing stock and decomposition rates of labile organic matter in waters of Novorossiysk Bay, the Black Sea // Biologiya morya. 2001. Vol. 27. N 3. P. 212–215 (in Russ.)].
- Селифонова Ж.П. Современное состояние голо- и меропланктона Азовского моря в период формирования ледового покрова // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4. № 2. С. 64–71 [Selifonova Zh.P. Current status of holo- and meroplankton of the Sea of Azov during the formation of the ice cover // Morskoi biologicheskii zhurnal. 2019. Vol. 4. N 2. P. 64–71 (in Russ.)] (<https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.07>).
- Семин В.Л., Сикорский Е.П., Коваленко Е.П., Булышева Н.И. Вселение представителей рода *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Polychaeta: Spionidae) в дельту Дона Таганрогский залив // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 109–120 [Semin V.L., Sikorskii E.P., Kovalenko E.P., Bulysheva N.I. Penetration of genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don River estuary and the Tadanrog bay // Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii. 2016. N 1. P. 109–120 (in Russ.)] (<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2155.1760>).
- Суслопарова О.Н., Шурухин А.С., Мицкевич О.И., Терешенкова Т.В., Хозяикин А.А., Митковец В.Н. Оценка влияния интенсивных гидротехнических работ, проводимых в последнее десятилетие в прибрежных районах Невской губы на ее биоту // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2013. № 28. С. 110–120 [Susloparova O.N., Shurukhin A.S., Mitskevich O.I., Tereshenkova T.V., Khozyaikin A.A., Mitkovets V.N. Evaluation of the influence of intensive hydrotechnical works carried out last decade in coastal areas of the Neva Bay on the biota // Uchenye zapiski Rossiiskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta. 2013. N 28. P. 110–120 (in Russ.)].
- Bamber R.N. The Benthos of a Marine Fly-Ash Dumping Ground // Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. 1984. Vol. 64. N 1. P. 211–226.
- Fernandes L.D. de A., Corte G.N., Moura L., Reis C., Matos T., Moreno D., Cortez P.S.A., de Carvalho W.F., Monteiro-Ribas W., Gonçalves J.E.A., Ribeiro F., Thomazelli F., Rizzini-Ansari N., Neto E.B.F., Gaelzer L.R., Martins E. de S., Lobão M.M., Baeta-Neves M.H., Coutinho R. Effects of dredging activities and seasonal variation on coastal plankton assemblages: results from 10 years of environmental monitoring // Environ Monit Assess. 2023. N 195 (261). P. 2–17. (<https://doi.org/10.1007/s10661-022-10867-2>).
- Licursi M., Gómez N. Effects of dredging on benthic diatom assemblages in a lowland stream // Journal of Environmental Management. 2009. 90 (2). P. 973–982 (<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.03.004>).
- Rosenberg R. Effect of dredging operations on estuarine benthic macrofauna // Mar. Pollut. Bull. 1977. N 8. P. 102–104.
- Selifonova Zh.P., Boran-Keshishyan A.L. Holoplankton of the port area of the Taman Peninsula: Kerch Strait, Black Sea // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2021. N 872 (1). P. 1–7. 012008 (<https://doi.org/10.1088/1755-1315/872/1/012008>).
- Shelton R.G.J. Some effect of dumped solid wastes on marine life and fisheries // N. Sea Sci Cambridge Mass. 1973. P. 415–436.
- Soule D. F. Biomass and recolonization studies in the outer Los Angeles Harbour // Mar Stud San Pedro Bay Calif. Part II. Los Angeles Calif., 1976. P. 91–152.

Информация об авторе

Жанна Павловна Селифонова – вед. науч. сотр. лаборатории морской биологии и экологии Государственного морского университета им. адмирала Ф.Ф. Ушакова, профессор кафедры судовождения (selifa@mail.ru).

Information about the author

a Zhanna Pavlovna Selifonov, Admiral Ushkov Maritime State University, laboratory of marine biology and ecology, leading researcher, professor of the Department of Navigation (selifa@mail.ru).

Статья поступила в редакцию 24.03.2024; одобрена после рецензирования 10.04.2024; принята к публикации 11.04.2024.

The article was submitted 24.03.2024; approved after reviewing 10.04.2024; accepted for publication 11.04.2024.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 581.4:581.5

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ РЕДКИХ ВИДОВ
РОДА *PEDICULARIS* (*P. PALUSTRIS* L., *P. SCEPTRUM-CAROLINUM* L.)
В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ****Светлана Евгеньевна Петрова, Марина Евгеньевна Сурикова**Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
биологический факультет**Автор, ответственный за переписку:** Светлана Евгеньевна Петрова,
petrovasveta@list.ru

Аннотация. Проведено комплексное изучение биологии двух редких видов рода *Pedicularis* (*P. palustris* L., *P. sceptrum-carolinum* L.) на территории Московской обл. в целях выявления возможных причин уязвимости и сокращения численности их популяций. На основании находок растений, представленных в гербариях МНА, MW, составлены карты распространения видов в Москве и Московской обл. Выявлены ключевые моменты перехода особей *P. sceptrum-carolinum* к частичной гетеротрофности. Популяция двулетника *P. palustris* обладала характерным для возобновляющихся семенами малолетников онтогенетическим спектром – левосторонним с пиком на ювенильных и имматурных особях. Ценопопуляции короткокорневищного многолетника *P. sceptrum-carolinum* преимущественно имели не типичный для его жизненной формы онтогенетический спектр, с преобладанием виргинильных особей, что указывает на неоптимальные условия развития растений. Показатели реальной семенной продуктивности *P. sceptrum-carolinum* (от 26 до 1200 семян на побег) и всхожести семян (56–66%), полученные в ходе исследования, оказались довольно высокими, что позволяет не рассматривать их в качестве определяющих лимитирующих факторов для поддержания стабильности популяций. Растения, наиболее часто сопутствующие двум изученным видам, отличались в зависимости от состава фитоценозов. Для *P. sceptrum-carolinum* в одном случае это были *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*, *Succisa praemorsa*, *Juncus tenuis* и *J. articulatus* (встречаемость 54–96%), в другом случае (в сходных для обоих видов условиях) – *Equisetum fluviatile* и *Comarum palustre* (до 88%). Для *P. palustris* сопутствующие растения – *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis* (почти 100%), *Comarum palustre* (80%); во всех изученных ценопопуляциях для обоих видов характерна ассоциированность с подростом березы и кустарниковыми ивами.

Ключевые слова: *Pedicularis*, редкие виды, ценопопуляция, онтогенетический спектр, семенная продуктивность, всхожесть, онтогенез

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-4-24-39

Благодарности. Выражаем благодарность за помощь в сборе материала сотрудникам каф. высших растений биологического ф-та МГУ: вед. науч. сотр. А.В. Щербакову и науч. сотр. Н.В. Любезновой, а также К.Ю. Теплому.

Финансирование. Работа выполнена по теме: Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении и таксономии; проблемы экологии города и устойчивого развития (№ ЦИТИС: 121032500084-6).

Для цитирования: Петрова С.Е., Сурикова М.Е. Особенности биологии и экологии редких видов рода *Pedicularis* (*P. palustris* L., *P. sceptrum-carolinum* L.) в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 24–39.

ORIGINAL ARTICLE

**BIOLOGY AND ECOLOGY OF RARE *PEDICULARIS* SPECIES
(*P. PALUSTRIS* L., *P. SCEPTRUM-CAROLINUM* L.) IN THE MOSCOW
REGION**

Svetlana E. Petrova, Marina E. Surikova

Lomonosov Moscow State University, Biology Faculty

Corresponding author: Svetlana E. Petrova, petrovasveta@list.ru

Abstract. A comprehensive study of the biology of two *Pedicularis* species (*P. palustris* L., *P. sceptrum-carolinum* L.) in the Moscow region was carried out in order to identify possible causes of vulnerability and reduce the number of their populations. On the basis of plant findings presented in the herbariums of MHA, MW, maps of species distribution in Moscow and the Moscow region was compiled. The key moments of the transition of *P. sceptrum-carolinum* individuals to heterotrophy were described. The population of the biennial *P. palustris* had an ontogenetic spectrum the most typical for such life form – left-sided with a peak on juvenile and immature individuals. Coenopopulations of the short-rhizomalous perennial *P. sceptrum-carolinum* predominantly had an ontogenetic spectrum that was not typical for its life form, with a predominance of virginal individuals, which indicates suboptimal conditions for plant development. Indicators of real seed productivity of *P. sceptrum-carolinum* (from 26 to 1200 seeds per shoot) and seed germination (56 – 66%) obtained during the study turned out to be quite high, which makes it possible not to consider them as determining limiting factors for maintaining population stability. The plants most often associated with the two studied species differed depending on the composition of the phytocenoses, in one case for *P. sceptrum-carolinum* – these were *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*, *Succisa praemorsa*, *Juncus tenuis* and *J. articulatus* (occurrence 54 – 96%), in another case (under similar conditions for both species) – *Equisetum fluviatile* and *Comarum palustre* (up to 88%); for *P. palustris* – *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis* (almost 100%), *Comarum palustre* (80%); in all studied coenopopulations, both species are characterized by association with the birch and shrubby *Salix* species.

Keywords: *Pedicularis*, rare species, coenopopulation, ontogenetic spectrum, seed regeneration, germination, ontogeny

Acknowledgements. We express our gratitude for the help in collecting the material to the staff of the Department of Higher Plants of the Biological Faculty of Moscow State University - V.N.S. A.V. Shcherbakov and N.S. N.V. Lyubeznova, as well as K.Yu. Teplov.

Financial Support. The work was carried out on the theme: Analysis of structural and chorological diversity of higher plants in connections with the problems of their phylogeny, taxonomy, urban ecology and sustainable development (121032500084-6).

For citation: Petrova S.E., Surikova M.E. Biology and ecology of rare *Pedicularis* species (*P. palustris* L., *P. sceptrum-carolinum* L.) in the Moscow region // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. S. 24–39.

Род *Pedicularis* L. – мытник (сем. Orobanchaceae, ранее сем. Scrophulariaceae) насчитывает около 600–800 видов (Косачев, 2016; Yu et al., 2015). Это

красивоцветущие, медоносные, часто лекарственные растения, большинство из которых является полупаразитами, способными к фотосинтезу, но

поглощающими воду с минеральными веществами из растений-хозяев с помощью корневых гаусторий. В настоящее время наблюдается существенная отрицательная динамика по числу местонахождений ряда представителей этого рода в отдельных регионах на территории европейской части России (Серегин, 2011). Сокращение численности некоторых видов рода – общая закономерность и для других стран (Rosenthal, Fink, 1996; Petru, Lepš, 2000), в связи с чем там создаются специальные программы по сохранению и мониторингу уязвимых мытников, включающие комплексный подход к проблеме (Allard, 2001). На современном уровне знаний нет общего понимания, какие причины исчезновения мытников являются важнейшими.

Многие некогда широко распространенные в Европейской России виды *Pedicularis* теперь включены в Красные книги большинства регионов данной территории. Для выяснения причин уязвимости, а также для разработки программ по восстановлению и поддержанию популяций редких растений необходим комплексный анализ экологии и биологии таких видов в конкретных местообитаниях на протяжении всего ареала. Необходимо тщательное изучение спектров-хозяев, онтогенеза, жизненности, особенностей прорастания семян. Такой подход тем более актуален, что в Красных книгах отмечаются целесообразность культивирования растений-полупаразитов (хотя это и затруднительно ввиду особенностей их биологии) и необходимость разработки методик выращивания. Мы предприняли попытку выявить возможные причины сокращения численности двух редких видов рода *Pedicularis* (*P. palustris* L., *P. sceptrum-carolinum* L.) на территории Московской обл. с применением комплексного морфолого-онтогенетического и популяционного анализа.

В России *P. palustris* распространен в европейской части, в Западной Сибири и Предкавказье. За пределами России встречается на большей части Европы и в восточных провинциях Канады (Квебек, Ньюфаундленд, Лабрадор, Новая Шотландия (Brace, 2019)). Произрастает преимущественно на болотах, заболоченных лугах и по берегам рек (Введенский, 1955). Достоверными хозяевами *P. palustris*, выявленными Н.С. Weber (1976), являются: *Carex ferruginea*, *C. nigra*, *Lychnis flos-cuculi*, *Myosotis laxa* subsp. *caespitosa*, *Phragmites communis*, *Trichophorum caespitosum*, *Phalaris arundinacea* (номенклатурные названия растений сохранены, как в источнике). *P. palustris* занесен в Мониторинговые списки Красных книг Московской и Орловской областей, значится в Красных

книгах Калужской (2015) и Тульской областей (2010). В 3-м переиздании Красной книги города Москвы (2022) мытник болотный имеет категорию редкости 1 (вид, находящийся под угрозой исчезновения), в то время как в 2011 г. вид был отнесен к категории 2, изменение статуса связано с резким сокращением численности особей в единственной известной в настоящее время для Москвы популяции. В Западной и Центральной Европе, начиная с 1950-х годов, *P. palustris* также стал очень редким растением и в настоящее время занесен в Красные книги многих европейских стран (Decleer et al., 2013). Как отмечается в большинстве источников, лимитирующие факторы и существующие угрозы для этого вида не совсем ясны. В качестве возможных (но не проверенных) отмечаются невысокая эффективность семенного размножения при отсутствии вегетативного, осушение болот и речных пойм, перевыпас или, наоборот, отсутствие выпаса, травяные пожары, сбор растений, зарастание подходящих местообитаний древесно-кустарниковой растительностью. В работе Decleer et al. (2013) на основании многолетних экспериментов было показано, что *P. palustris* может выступать в роли «экосистемного инженера», ускоряющего восстановление неосушенных бедных болотно-луговых экосистем с доминированием *Carex acuta*. Реинтродуцированный авторами в такую экосистему *P. palustris* за счет использования *C. acuta* в качестве растения-хозяина резко снизил ее численность, в результате чего образовались подходящие пробелы для заселения другими видами, в частности, более низкорослыми, что в целом привело к увеличению общего разнообразия растений в сообществе. Показательно, что в проведенном авторами эксперименте по посеву *P. palustris* в высокоосоковое сообщество вид вел себя очень успешно, увеличив численность особей с 14 в 1988 г. до более 5000 в 1995 г.

P. sceptrum-carolinum встречается по всей Евразии (в частности, в Европе, Монголии, Японии, Китае (Введенский, 1955)). В России распространен в европейской части, Восточной и Западной Сибири, на Дальнем Востоке. Это умеренно-бореальный (арктический), евразийский вид. *P. sceptrum-carolinum* произрастает во влажных местах, таких как болота, заболоченные луга, аккреционные и прибрежные зоны (Введенский, 1955). По-видимому, у *P. sceptrum-carolinum* нет одного или нескольких специфических растений-хозяев. Более 30 видов из различных семейств были обнаружены как наиболее часто встречающиеся виды с *P. sceptrum-carolinum* в Румынии (Stoicovici, 1984).

Н.С. Weber (1976) были выявлены 6 достоверных хозяев: *Betonica officinalis*, *Filipendula ulmaria*, *Galium boreale*, *Lythrum salicaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Polygonum bistorta*. Кроме того, особи *P. sceptrum-carolinum* могут паразитировать на других особях собственного вида (Weber, 1976). Вид, как правило, не подвергается целенаправленному антропогенному воздействию, однако численность популяций уменьшается, границы ареала изменяются; как пишет А.А. Серегин (2011): «южная граница равнинной части ареала вида за последнее время в Европе отодвинулась к северу и северо-востоку на несколько сотен километров». Вероятно, популяции этого вида сокращаются из-за неблагоприятного климата и конкурентного давления, а также осушения и других сельскохозяйственных мероприятий. В настоящее время в Европе наблюдается фрагментарное, изолированное, подобное островному, распространение популяций *P. sceptrum-carolinum* (Wroblewska, 2013). *P. sceptrum-carolinum* занесен в Красные книги Московской, Тверской, Ярославской и Калужской областей. В качестве лимитирующих факторов приводятся: антропогенное изменение ландшафтов, осушительная мелиорация, нарушение гидрологического режима, зарастание местобитаний сорным высокотравьем и древесными растениями, пожары (Красная книга Калужской обл., 2006, 2015; и др.). Во многих источниках отмечается необходимость контроля за состоянием популяций и целесообразность разработки методик выращивания.

Материалы и методы

Наблюдения за ростом и развитием особей *P. sceptrum-carolinum*, *P. palustris*, а также популяционные исследования проводили в природе в июне – августе 2018 г. и в июле 2022 г. на переходном болоте в Торгашинском лесничестве, в Государственном природном заказнике областного значения (Московская обл., Сергиево-Посадский р-н), в 2018 г. также на минералотрофном болоте в 1 км от дер. Остров (Московская обл., Сергиево-Посадский р-н).

При поиске мест распространения, а также при составлении карт изучали образцы из гербариев МГУ (MW) и Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (МНА). В частности, широко пользовались ресурсами цифрового гербария МГУ (Серегин, 2023).

Для изучения онтогенеза и получения эколого-популяционных характеристик были выбраны три ценопопуляции: 1) в Торгашино исследовали це-

нопопуляции *P. sceptrum-carolinum*, для этого были заложены в 2018 и 2022 гг. по 6 площадок 4×4 м общей площадью 96 м², включающие дорогу и обочину дороги вдоль ЛЭП, всего было изучено приблизительно по 100 особей на ценопопуляцию: 97 особей (2018 г.) и 105 особей (2022 г.); 2) близ дер. Остров изучали популяцию *P. palustris*; на пробной площадке 9 м²; также близ этого места были изучены отдельные разновозрастные особи *P. sceptrum-carolinum*. Описывали флористический состав сообществ. Определяли и фиксировали виды, растущие рядом с изучаемыми объектами, в пределах радиуса сопоставимого с размером особи (2018 г.). При описании онтогенеза были исследованы случайно выбранные 5–10 особей *P. sceptrum-carolinum* каждого возраста. Периодизацию большого жизненного цикла проводили по методике, предложенной Т.А. Работновым (1950) с учетом дополнений (Онтогенетический атлас растений, 2011). Возрастные состояния растений отмечены следующими символами: р – проростки, juv – ювенильные особи, im – имматурные особи, v – виргинильные (взрослые вегетативные) особи, g1 – молодые генеративные особи, g2 – средневозрастные генеративные особи, g3 – старые генеративные особи, sb – субсенильные особи, s – сенильные особи, v–g_{в.н.} – вегетирующие особи, включающие в себя истинно виргинильные растения и временно нецветущие особи и партикулы.

При изучении биологии видов мы пытались проверить выдвинутые нами предположения и ответить на ряд вопросов: насколько онтогенетические спектры изученных ценопопуляций соответствуют типичным спектрам для растений такой же жизненной формы, каковы значения семенной продуктивности и всхожести семян (параметров, от которых непосредственно зависит возможность успешного самоподдержания популяций), влияют ли способность видов к гетеротрофности на раннее развитие растений. Для того чтобы выявить потенциальных хозяев, а также понять компонентный состав фитоценозов, в которых потенциально можно было бы встретить изученные виды в дальнейшем, изучалось ближайшее флористическое окружение *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum*.

Большинство параметров, таких как семенная продуктивность и всхожесть семян, были подсчитаны только у одного вида – *P. sceptrum-carolinum*, так как изученные популяции *P. palustris* были крайне малочисленны и труднодоступны для повторных посещений. Получить достоверное число сравниваемых объектов (семян, зрелых побегов

и т.п.) не представлялось возможным. Главный принцип при изучении *P. palustris* – не навредить.

Реальную семенную продуктивность подсчитывали во всех коробочках на 10 особей в фазе полной зрелости семян (малочисленность выборки связана с небольшим числом генеративных растений и с желанием не нанести урон популяции). Для статистических подсчетов пользовались методиками, предложенными в «Популяционной экологии растений» (Скользнева, Кирик, Агафонов, 2003).

Семенная продуктивность *P. sceptrum-carolinum* определялась как число семян во всех зрелых коробочках на 10 растениях. Для изучения особенностей прорастания и строения проростков свежесобранные в сентябре (2018 г.) семена *P. sceptrum-carolinum* высевали в чашки Петри с увлажненным бумажным фильтром 14 января и 28 февраля (до этого сухие семена хранили в бумажных пакетах). В целях проверки зависимости процента прорастания от численности выборки в первом случае было посеяно 350 семян, во втором – 50 семян. Далее по две чашки Петри с разным числом семян помещали в разные условия. В первом варианте семена без предварительной страти-

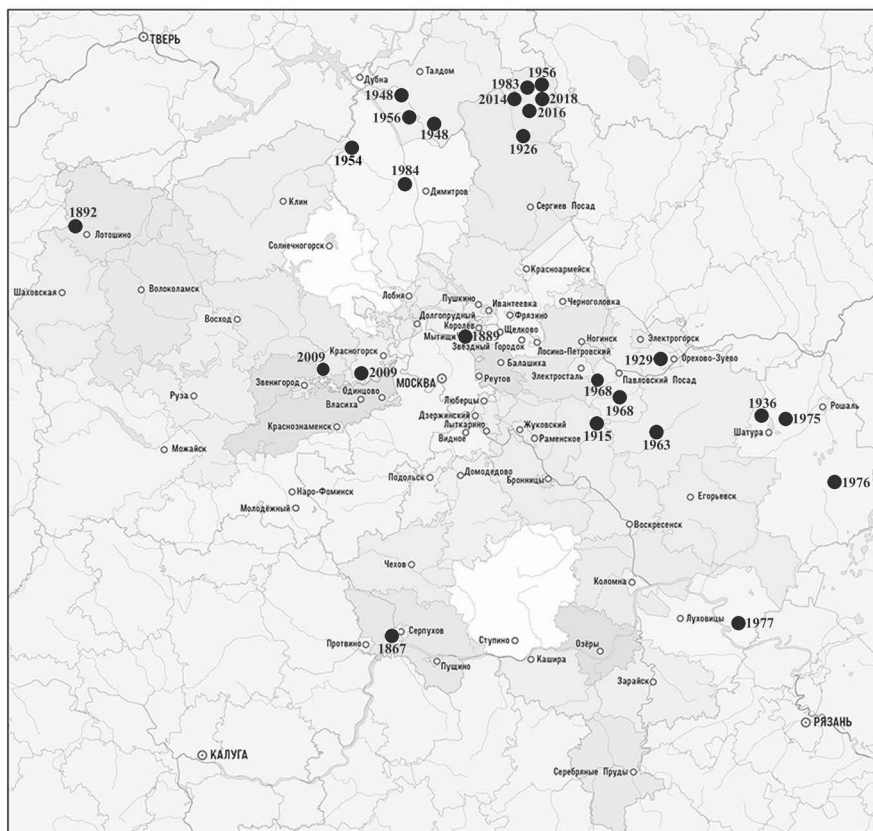
фикации оставляли при комнатной температуре. Во втором эксперименте семена выдерживали в холодильнике при температуре +4 °C в течение 25–30 дней, а затем проращивали при температуре от +22 до +24 °C. Фиксировали дату появления проростков. Наклюнувшиеся семена были пересажены в емкости со слоем почвы, толщиной 6–8 см, а также посажены к злаку в целях проверки избирательности вида к хозяевам.

Результаты

Распространение в Москве и Московской обл. (по результатам изучения гербариев MW, MHA) представлено на рис. 1, 2

Онтогенез

P. sceptrum-carolinum представляет собой короткорезищное придаточнокорневое многолетнее поликарпическое травянистое растение, симподиально возобновляющееся, с ортотропными полурозеточными ассимилирующими монокарпическими побегами, с неспециализированной дезинтеграцией по типу партикуляции; полупаразит с латеральными гаусториями. *P. palustris* – стержнекорневое или стержне-при-



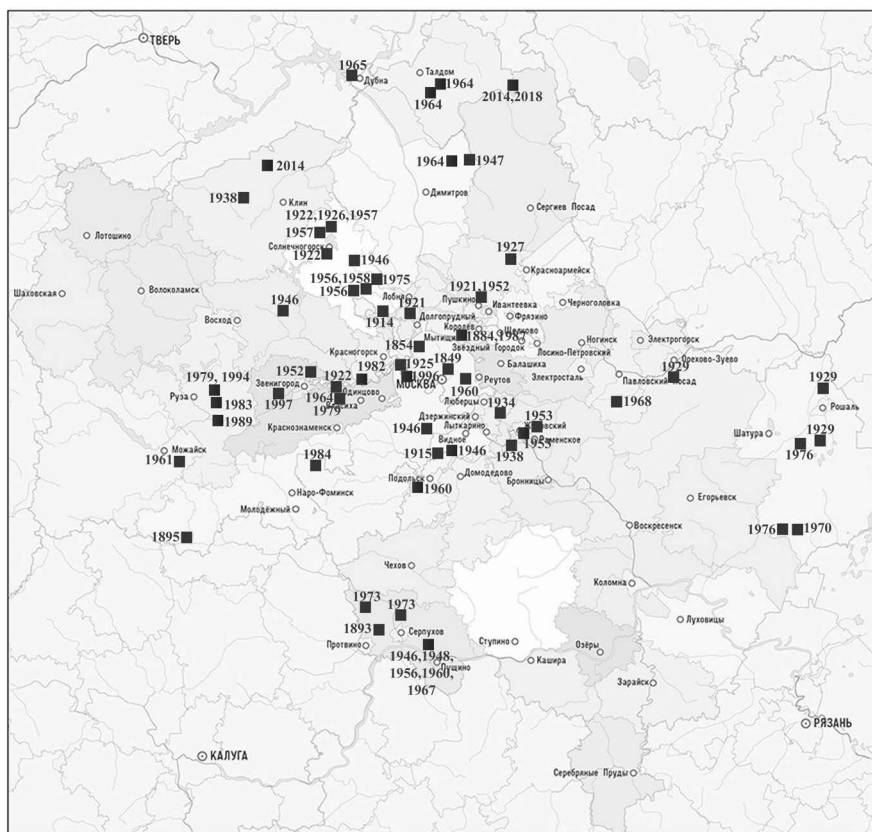


Рис. 2. Карта распространения *P. palustris* в Москве и Московской обл.

даточнокорневое двулетнее монокарпическое растение, с ортотропным или гемиортотропным полурозеточным монокарпическим побегом; полупаразит с латеральными гаусториями. Оба растения размножаются семенами, однако, как это следует из описания биоморф, имеют разные жизненные стратегии, в связи с чем наряду с общими закономерностями очень вероятны индивидуальные причины резкого сокращения их численности. В жизненном цикле *P. sceptrum-carolinum* можно выделить все основные этапы индивидуального развития, в то время как у *P. palustris* субсенильная и сенильная фазы отсутствуют, что в целом присуще малолетникам.

Для *P. sceptrum-carolinum* конкретные возрастные состояния характеризуются следующими признаками: проросток – однопобеговое растение с семядолями и неразветвленным главным корнем; этап проростка длится 20–30 дней. Ювенильные особи сохраняют семядоли, но характеризуются появлением первых настоящих листьев (последние имеют обычно не более пяти лопастей), стержневой корневой системой, формированием единичных придаточных корней; длительность ювенильного этапа около 2–3 месяцев. Иматурные особи без семядолей обладают

дважды перистолопастными листьями, корневая система смешанная, но к середине иматурной стадии главный корень часто отмирает; длительность иматурного этапа составляет два года и более. Виргинильные особи имеют мочковатую придаточнокорневую или стержне-придаточнокорневую систему, листья дефинитивного типа с дважды перистораздельной пластинкой, состоящей из 5–12 сегментов; длительность виргинильного этапа 1–2 года и более. Переход к молодому генеративному состоянию определяется развитием первого цветоноса; этап длится 1 год. Средневозрастным генеративным растением считается после отмирания первого цветоноса, как правило, имеет 1–3 цветоноса, 1 – несколько дупел на корневище или засохших стеблей от отмерших монокарпических побегов предыдущих лет; этап длится несколько лет. Старые генеративные особи с 3–4 (иногда более) живыми цветоносами, с массивным, обычно распадающимся на частицы корневищем, на котором видны множественные следы от отмерших прошлогодних цветоносов; этап длится несколько лет, в целом, при поверхностном рассмотрении растений слабо отличим от предыдущего, так как разницы в мощности цветоносов не наблюдается. Сенильные особи не

имеют живых цветоносов, у них сильно развита партикуляция, причем побеги партикул по облику напоминают ювенильные или виргинильные растения, происходит отмирание корней и участков корневища.

Для *P. palustris* критериями перехода из одного возрастного состояния в другое можно назвать следующие: из фазы проростка, имеющего две семядоли и неразветвленный главный корень, в фазу ювенильного растения особь переходит с началом развертывания первого настоящего листа. Ювенильные листья по облику напоминают взрослые дефинитивные, располагаются очередно, семядоли у ювенильных растений сохраняются, главный корень начинает ветвиться. При переходе к имматурной стадии семядоли отмирают, появляются боковые побеги первого порядка, происходит смена очередного листорасположения на супротивное, имеется разветвленная стержнекорневая система. Виргинильные особи характеризуются наличием короткого корневища, часто формированием удлиненных междоузлий, полеганием нижних мемеров побега, и наличием на них придаточных корней (при сохранении главного корня). У генеративных растений на боковых побегах образуются флоральные структуры.

Всхожесть семян *P. sceptrum-carolinum*

Опыт I (табл. 1). 14.01.2019. 14 января посеяли семена в чашки Петри (ЧП). В первом варианте опыта (I.1) семена были оставлены при комнатной температуре (без стратификации), проростки (14 особей) появились только через 4 месяца (6 мая) после посева в ЧП, причем корешки у этих особей быстро засыхали, к 13 мая появился еще 1 проросток, так что в сумме проросло всего 15 из 350 семян (4%). Во втором ва-

рианте (I.2, с холодовой стратификацией) стратифицированные семена были вынуты из холодильника 14 февраля, прорастание первых семян началось приблизительно через 1 месяц – 11 марта, наиболее высокая всхожесть отмечена через 1 месяц после начала прорастания первых семян. Всего проросло 198 из 350 семян (около 57%). Появившиеся растения имели нормально развитый корешок и довольно долго оставались живыми.

Опыт II. (табл. 2). 28.02.2019. 28 февраля были установлены две чашки Петри, в каждой находилось по 50 семян. Первая ЧП (II.1.) поставлена при комнатной температуре (без стратификации), вторая (II.2.) - в холодильник при +4 °С (35 дней), вынута из него 04.04.2019. Прорастание семян без стратификации началось через 30 дней после посева. Из 50 семян проросло 13 (26%). Прорастание семян со стратификацией началось через 11 дней после перемещения из холодильника в условия с комнатной температурой. Всего проросло 33 семени из 50 (66%).

Результаты экспериментов по подсаживанию проростков к другим растениям, а также контролю выживаемости в ЧП оказались следующими. Проростки, подсаженные к фикусу и молодым злакам, погибали в течение 1 ч. При добавлении в чашки Петри увлажненной почвы некоторые проростки продолжали развитие, один из них перешел в ювенильную фазу.

**Семенная продуктивность
*P. sceptrum-carolinum***

На изученных побегах у 10 выборочных особей было отмечено 45±36 зрелых семян на коробочку (min – 2, max – 154) и 530±309 (min – 26, max – 1200) семян на побег (табл. 3). Разброс по числу семян в коробочках оказался большим (например,

Т а б л и ц а 1

Всхожесть семян (опыт I)

Без стратификации			После стратификации										
Даты наблюдений (2019 г.)													
14.01	06.05	13.05	14.02	11.03	16.03	21.03	15.04	20.04	25.04	30.04	5.05	10.05	15.05
Число появившихся проростков, шт. (% от числа посеянных)													
0	14 (4)	1 (0,3)	0	1 (0,3)	1 (0,3)	1 (0,3)	27 (7,7)	6 (1,7)	77 (22)	46 (13)	31 (8,9)	4 (1,1)	4 (1,1)
Суммарное число проростков, шт. (% от числа посеянных)													
0	14 (4)	15 (4,3)	0	1 (0,3)	2 (0,6)	3 (0,9)	30 (8,6)	36 (10)	113 (33)	159 (45)	190 (54)	194 (55)	198 (57)

Т а б л и ц а 2

Всхожесть семян (опыт II)					
Без стратификации		После стратификации			
Даты наблюдений (2019 г.)					
28.02	19.03	26.03	04.04	15.04	20.04
Число появившихся проростков, шт. (% от числа посеянных)					
0	9 (18)	4 (8)	0	30 (60)	3 (6)
Суммарное число проростков, шт. (% от числа посеянных)					
0	9 (18)	13 (26)	0	30 (60)	33 (66)

Т а б л и ц а 3

Семенная продуктивность <i>P. sceptrum-carolinum</i>											
Номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Среднее
Суммарное число семян на побег, шт.	679	418	302	721	26	574	558	460	1200	370	530±309

на некоторых побегах диапазон был от 3 до 149), поскольку часто попадались неразвитые плоды, коробочки с поврежденными или с единичными семенами. Мы также заметили, что на сильно разветвленных побегах самые зрелые и многосеменные коробочки развиваются на главной оси. Так, у модельной особи на боковых побегах первого порядка было насчитано 33, 251, 139 семян на побег, а на главной оси – 777 семян на побег.

Флористический состав. Возрастной состав и возрастные спектры ценопопуляций *P. sceptrum-carolinum* и *P. palustris*

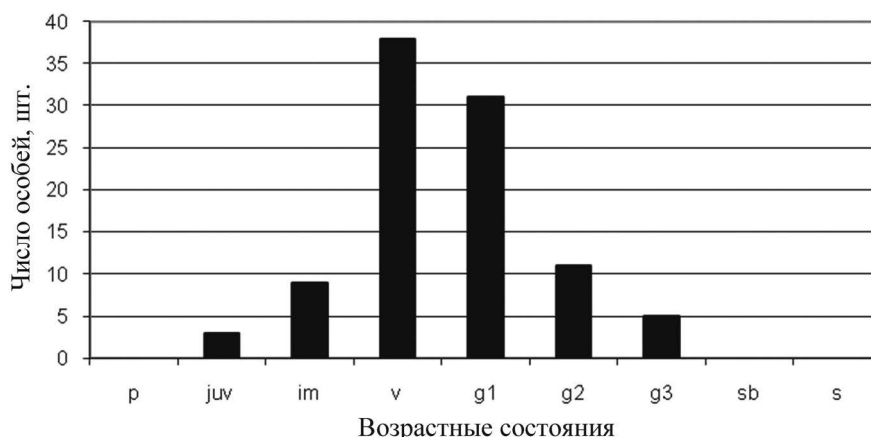
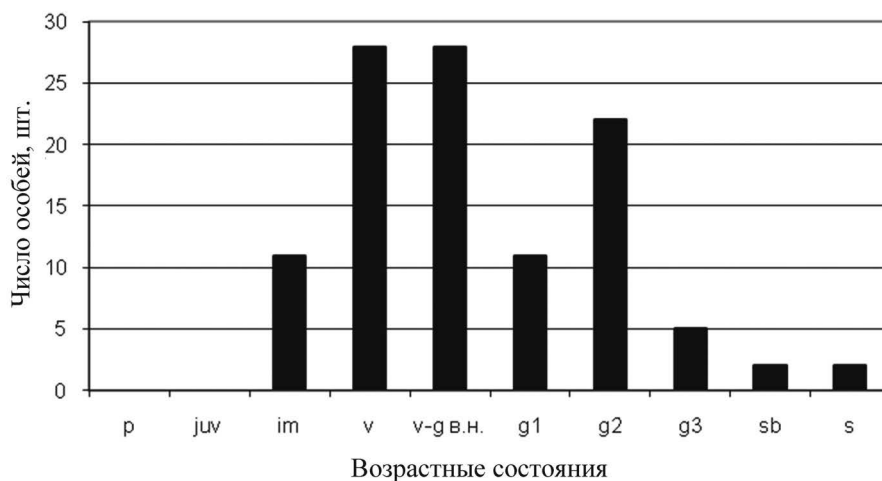
Флористический состав ценопопуляций *P. sceptrum-carolinum* насчитывал 31 вид цветковых и голосеменных растений (Торгашино) и 27 видов (Остров); для ценопопуляции *P. palustris* было отмечено 27 видов.

Подсчет разновозрастных особей в выбранных ценопопуляциях (Торгашино) *P. sceptrum-carolinum* выявил преобладание в них виргинильных особей, число молодых и средневозрастных растений разнилось в популяциях 2018 и 2022 гг. (рис. 3, 4). В 2018 г. вегетативные особи ценопопуляции *P. sceptrum-carolinum* были хорошо различимы по ряду признаков: более мелкие листья, чем у генеративных растений, наличие остатков главного корня, негрупповое расположение. В 2022 г. в изученной ценопопуляции было очень много нецветущих особей, причем некоторые из них имели типичное для виргинилов

строение и располагались отдельно – их мы выделили в группу v; другие особи были или более крупными, или располагались группами так, что без тщательного раскапывания подземных органов (что мы не делали, дабы не повредить растениям) определить точно их возрастное состояние было невозможно. Такие особи мы выделили в отдельную группу v–g_{в.н.}, так как они могли оказаться и виргинилами, и средневозрастными, и партикулами. Мы посчитали уместным выделить эту группу, так как она значительно не меняет картину распределения разновозрастных особей в ценопопуляции и глобально не изменяет полученный онтогенетический спектр, близкий к бимодальному. В популяции, изученной в 2022 г., по сравнению с 2018 г. было мало растений с полностью развитыми побегами и цветками, цветоносные стрелки находились в зачаточном состоянии. Популяция *P. sceptrum-carolinum*, изученная в 2018 г., у дер. Остров была неполноценной (рис. 5). Возрастной спектр *P. palustris* (Остров) представлен на рис. 6.

Обсуждение

1. В гербариях Главного ботанического сада (МНА) и МГУ (МВ) на момент изучения было представлено небольшое число находок *P. sceptrum-carolinum*, в основном это сборы из северных районов Подмосковья. Наиболее ранние находки датируются 1867 (Вяземский), 1889 (М. Голенкин) и 1895 (Сырейщиков) годами. В 2000–

Рис. 3. Возрастной спектр *P. sceptrum-carolinum* (Торгашино 2018 г.)Рис. 4. Возрастной спектр *P. sceptrum-carolinum* (Торгашино 2022 г.)

2023 гг. *P. sceptrum-carolinum* был собран всего 4 раза (Теплов, 2009; Тихонова, Теплов, 2014; Щербаков, Любезнова, 2016; Е. Сулова, 2018), с середины XX в. в послевоенное время – около 12 раз. Гербарных сборов *P. palustris* значительно больше, вид отмечается довольно равномерно во всех районах Подмосковья. Самые ранние (подтвержденные гербарными сборами) находки *P. palustris* в Москве и Подмосковье относятся, вероятно, к 1814 (Гольдбах), 1849 (Горожанкин) и 1884 (Сырейщиков) годам. В XXI в. (к 2023 г.) *P. palustris* был собран всего несколько раз (Теплов, 2014, 2018); в XX в., начиная с послевоенного 1945 г., сборов было чуть меньше 50. Однако, несмотря на относительно редкую встречаемость мытников, некоторые из известных популяций, судя по повторным

разногодичным сборам из близких локаций (Солнечногорский р-н, по берегу Вертлинского озера: Сырейщиков, 1922, Алехин, 1926; Загородняя, Тихомиров, 1957; Серпуховской р-н., близ с. Лужки: Смирнов и др., 1946; Чхеидзе, 1948; Макаров, 1956; Сухоносенко, 1960; Курченко, 1967; Рузский р-н, в окрестностях оз. Глубокое: Гогина и др., 1979; Костина и др., 1983; Костылева, 1989; Решетникова, 1994; Сергиево-Посадский р-н (первые сборы в этих местах датируются 1926 г.): Тихонова, Теплов, 2014; Щербаков, Любезнова, 2016; и др.) и нашему собственному исследованию, могут быть вполне стабильными на протяжении многих лет (*P. sceptrum-carolinum* – 97 лет и более, *P. palustris* – 35 лет и более). Для Калужской обл. есть сведения о возможности длительного существования популяций *P.*

palustris на одном месте более 100 лет (окраины Шатина болота (Красная книга Калужской области, 2015)).

Данные о нечастых находках *P. palustris* и *P. sceptrum-carolinum* в Московской обл., особенно в последнее время, вполне согласуются с информацией по смежным областям, в первую очередь Владимирской (Серегин, 2012). В более южной Калужской обл. *P. sceptrum-carolinum* ранее значился как вид с сокращающейся численностью, в последнем издании Красной книги Калужской области он уже имеет статус 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения (Красная книга Калужской области, 2006, 2015); в Тульской обл. вид вероятно исчез. Таким образом, не только в южных областях центральной России, но и в более северных, где, в принципе, условия произрастания и состав сообществ более благоприятствуют произ-

растанию обоих видов мытника, видна динамика сокращения числа популяций и их нестабильный характер.

2. Экспериментальное изучение ранних этапов прорастания *P. sceptrum-carolinum* позволило выявить ключевые моменты перехода растений к частичной гетеротрофности, что необходимо для понимания причин уязвимости вида. Показано, что семена способны прорасти без хозяина, и в дальнейшем появившиеся всходы могут развиваться автотрофно вплоть до середины ювенильного состояния. Способность семян к прорастанию без растений-хозяев (но необходимость последних для дальнейшего роста) была показана и ранее (Петрова, Павленко, 2017; Eberle, 1951; Lapirov, Belyakova, Lebedeva, 2021). На первых этапах развития главный корень *P. sceptrum-carolinum* может поглощать воду с растворенными в ней минераль-

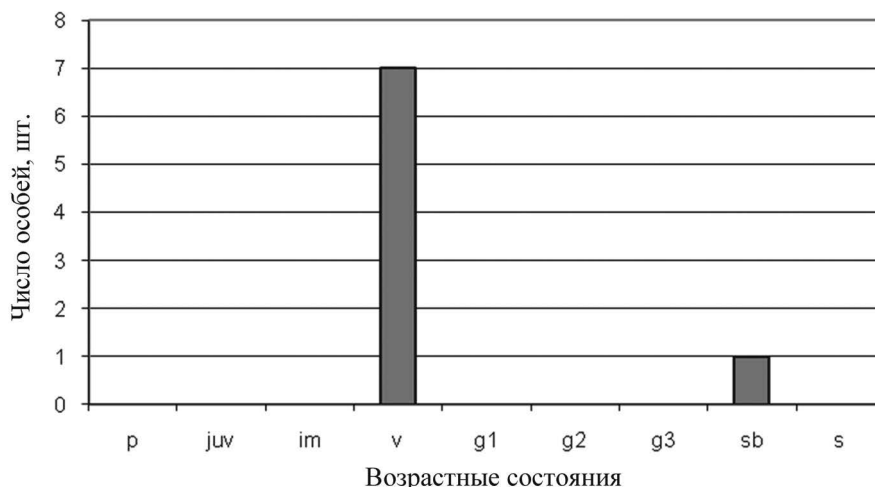


Рис. 5. Возрастной спектр *P. sceptrum-carolinum* (Остров)

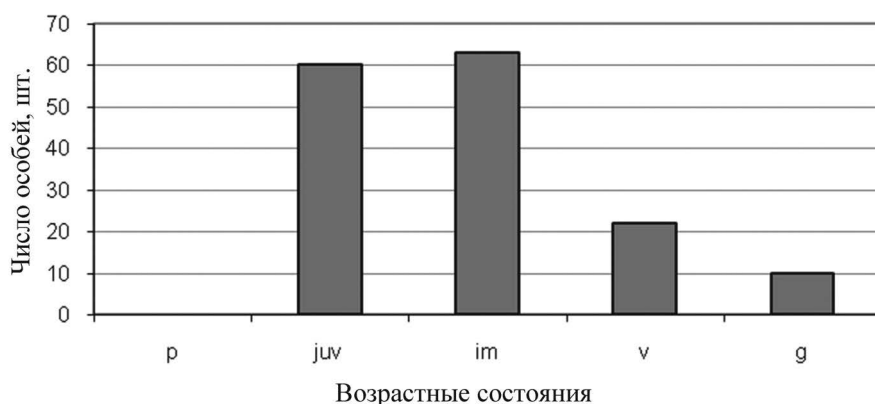


Рис. 6. Возрастной спектр *P. palustris* (Остров)

ными веществами самостоятельно, однако для дальнейшего развития нужны определенные условия. Отсутствие раннего перехода к паразитизму делает несостоятельным наше предположение об уязвимости *P. sceptrum-carolinum* исключительно из-за гетеротрофности и неспособности проростков поглощать воду самостоятельно. Несмотря на выявленную автотрофность молодых растений, они в равной степени могут развивать и многочисленные присоски при наличии рядом подходящего хозяина, что показано нами на особях, собранных в природных популяциях, т.е. фактически всходы являются факультативными полупаразитами.

3. Проведенные эколого-популяционные исследования дают представление о состоянии ценопопуляций обоих видов в естественных условиях Московской обл. Для ценопопуляций *P. sceptrum-carolinum* были выявлены три типа онтогенетических спектров. В ценопопуляции (Торгашино), изученной в 2018 г., онтогенетический спектр неполночленный, левосторонний с преобладанием виргинильных и чуть меньшим числом молодых генеративных особей. Как известно, такой тип спектра весьма динамичен и характерен преимущественно для некоторых видов деревьев, стержнекорневых монокарпиков, а также для видов с глубоким омоложением вегетативных зачатков (Скользнева, Кирик, Агафонов, 2003). Поскольку наш вид нельзя отнести ни к одной из перечисленных биоморфологических групп, по-видимому, такой спектр может свидетельствовать о нестабильности этой ценопопуляции, что вполне коррелирует и с нестабильным характером местообитания: переходное болото с элементами нарушенной луговины и антропогенного воздействия (ЛЭП, обочина дороги). В ценопопуляции *P. sceptrum-carolinum*, изученной в 2022 г., также преобладали виргинильные особи, но здесь было отмечено и большое число средневозрастных генеративных растений, что в принципе типично для короткокорневищных видов. Встречались также субсенильные и сенильные особи. Наличие большого числа виргинилов может быть связано с двойственностью в оценке таких особей, которые в отдельных случаях могли оказаться временно нецветущими генеративными растениями, в частности партикулами. Присутствие последних указывает на наличие неблагоприятных факторов для произрастания вида. Полученные данные не подтверждают представления о том, что главная причина выпадения

P. sceptrum-carolinum из сообществ - антропогенное воздействие, так как в нашем случае именно влияние человека отчасти и сохраняет наиболее подходящий для *P. sceptrum-carolinum* биотоп (открытые заболоченные участки по дороге под ЛЭП).

Другая изученная нами ценопопуляция *P. sceptrum-carolinum* близ дер. Остров отличалась от первой отсутствием антропогенного воздействия и уникальным видовым флористическим составом, богатым и другими краснокнижными видами. Здесь онтогенетический спектр *P. sceptrum-carolinum* оказался неполночленным левосторонним. В ней отсутствовали все возрастные группы, кроме многочисленной виргинильной и сенильной, представленной единственной, подвергшейся множественной партикуляции отмирающей особью. Описанная ценопопуляция фактически прекратила ежегодное возобновление после отмирания единственной генеративной особи, а новая волна молодых особей появилась, вероятно, в результате предыдущих плодоношений этой в настоящем отмирающей особи, о чем свидетельствует одновозрастность всех молодых растений. Очевидно, что состояние этой ценопопуляции также нестабильно, так как перспектива развития особей не вполне ясна.

У *P. palustris* близ дер. Остров ценопопуляция была неполночленной, онтогенетический спектр явно левосторонний с преобладанием ювенильных и имматурных особей. В целом, такой спектр характерен для возобновляющихся семенами одно-, двулетников и многолетних малолетников, к которым и относится этот вид.

Помимо возрастного состава в самоподдержании популяций большую роль играет реальная семенная продуктивность растений, поврежденность семязачатков, всхожесть семян. Такие данные были получены для ценопопуляции *P. sceptrum-carolinum* из Торгашино. Среднее число семян на побег составило 530 ± 309 , на одну зрелую коробочку – 45 ± 36 ($94,8 \pm 53,7$, по данным А.Г. Лапирова с соавторами (Lapirov, Belyakova, Lebedeva, 2021) для популяции вида в Ярославской обл.). Большой разброс среднего значения объясняется высокой степенью поврежденности коробочек вредителями, а также значительным числом коробочек с единичными семенами и, возможно, указывает на ряд таких признаков, как наличие неоптимальных условий для развития и самоподдержания ценопопуляции, особенности опыления или зависимость от погодных условий конкретного года; среднее число семян на побег

зависит также от степени разветвленности растения. По сравнению с *P. kaufmannii* (также краснокнижный вид Московской обл. (2008)) эти значения невысоки, у этого вида И.М. Ермакова (1996) отмечала реальную семенную продуктивность от 748 до 1784 семян на побег, а в среднем до 2425 на 1 особь. Для некоторых кавказских видов рода *Pedicularis* отмечено колебание средней семенной продуктивности от 150 (*P. caucasica* Bieb.) до 1800 (*P. atripurpurea* Nordm.) семян на 1 особь. (Попова, 1965). По данным Т.Г. Елумеевой, побеги *P. comosa* образуют в среднем 93 ± 7 (max – 309), *P. condensata* – 174 ± 12 (max – 761), *P. nordmanniana* – 53 ± 4 (max – 144) семян на побег, что в целом ниже или в пределах, полученных нами для *P. sceptrum-carolinum*. Что касается всхожести семян *P. sceptrum-carolinum*, то экспериментальные данные показали, что она может достигать 57–66%, при этом большое значение для прорастания имеет холодовая стратификация. Полученный нами ранее показатель всхожести семян у растений из северных популяций (окрестности Хибин) составил 15–60% (Петрова, Павленко, 2017) и также подтвердил необходимость стратификации для лучшего прорастания семян. Наблюдения А.Г. Лапирова с соавторами (Lapirou, Belyakova, Lebedeva, 2021), фактически повторивших наш эксперимент в несколько расширенном виде для ярославской популяции *P. sceptrum-carolinum*, показали максимальную всхожесть семян 88–93% и максимальную энергию прорастания 80–83% при содержании семян в холодильнике в сухом состоянии в течение 3 и 6 месяцев; при этом всхожесть семян, находящихся в лабораторных условиях была небольшой (в пределах 12–18% в зависимости от сроков хранения). Вероятно, такие важные показатели, как семенная продуктивность и всхожесть семян, не должны являться определяющими лимитирующими факторами для поддержания стабильности популяций *P. sceptrum-carolinum*. В то же время в нашем исследовании находки проростков и ювенильных растений *P. sceptrum-carolinum* к середине лета были редки. Если предположить, что всхожесть колеблется в пределах экспериментально полученных значений, то выживаемость проростков и ювенильных особей в изученных сообществах должна быть низкой, однако некоторые ювенильные растения в июне уже могли перейти в имматурное состояние. Для *P. palustris*, судя по результатам изучения прорастания у вида в Мурманской обл. (Кириллова, 2018), характер-

на очень низкая всхожесть семян (0,01–3%) и относительно длительный период прорастания (15 дней).

На более поздних стадиях развития особи *P. sceptrum-carolinum* непременно вступают в контакт с растениями-хозяевами, спектр которых имеет принципиальное значение. В сумме на изученной площадке в Торгашино насчитывался 31 вид цветковых и голосеменных растений. Видами, наиболее часто сопутствующими *P. sceptrum-carolinum*, оказались *Molinia caerulea* (встречаемость с полупаразитом 96%), *Potentilla erecta* (встречаемость 94%), *Succisa praemorsa* (встречаемость 54%), *Juncus tenuis* и *J. articulatus* (встречаемость 64 и 50% соответственно). Полученное соотношение обусловлено тем, что виды *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*, *Succisa praemorsa*, *Juncus tenuis*, *J. articulatus* являлись доминантными видами этого сообщества, причем *Molinia caerulea* и *Potentilla erecta* обладали высоким проективным покрытием. На основании полученного распределения частоты встречаемости видов рядом с *P. sceptrum-carolinum* можно предполагать потенциальный спектр хозяев: *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta*. Об этом также свидетельствуют данные гербарных сборов (среди *Agrostis canina*, *Calamagrostis canescens*, *Molinia caerulea*, Серегин, 2012; граница с сосняком с *Molinia caerulea*, Игнатов, 1983), сетчатого картирования по Владимирской обл. (Серегин, 2012), упоминания в литературе о частой встречаемости вида в сообществах, принадлежащих альянсу Molinion и классу Molinio-Arrhenatheretea (Stoicovici, 1984). В среднюю группу встречаемости входят все древесные растения на площадках: *Pinus sylvestris*, (встречаемость 24%), *Betula pubescens* (встречаемость 42%), *B. pendula* (встречаемость 35%), *Salix aurita* (встречаемость 14%), *Populus tremula* (встречаемость 9%), однако корневая система этих растений имеет более широкое простираание, нежели у травянистых форм, поэтому можно полагать, что такие корни имеют более высокую доступность для паразита. Вероятно, так же ситуация обстоит и с кустарничковыми и полукустарничковыми растениями, такими как *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*. Средняя встречаемость (10–27%) характерна для следующих видов травянистых растений: *Solidago virgaurea*, *Carex pallescens*, *Juncus effusus*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*. Низкая частота встречаемости (1–7%) отмечена для: *Lysimachia vulgaris*, *Galium uliginosum*,

Melampyrum pratense, *Cirsium heterophyllum*, *Picris hieracioides*, *Carex muricata*, *C. nigrum*, *Calamagrostis epigejos*. В работе L. Stoicovici (1984) было обнаружено 80 видов, произрастающих рядом с *P. sceptrum-carolinum*, но только 32 (включая наиболее распространенные *Festuca rubra* и *Succisa pratensis*) имели высокую частоту ассоциированности. Методом выкапывания и отмывки корней для *P. sceptrum-carolinum* нами был установлен единственный достоверный хозяин – *Salix*, вообще присоски на придаточных корнях взрослых растений *P. sceptrum-carolinum* встречались крайне редко. Массового изучения корней мытников нами не проводилось из соображений экологической безопасности.

Для ценопопуляции *P. sceptrum-carolinum* близ дер. Остров на площадке было отмечено 27 видов цветковых и голосеменных растений, из них в доступности особей изучаемого нами вида – 18 (72%). Наиболее часто сопутствующими *P. sceptrum-carolinum* являлись *Equisetum fluviatile* (встречаемость 87,5%), *Comarum palustre* (встречаемость 87,5%), *Betula humilis* (встречаемость 75%), *Salix aurita* (встречаемость 62,5%), *Carex chordorrhiza* (62,5%), *Salix cinerea*, *Filipendula ulmaria* и *Lysimachia vulgaris* (встречаемость по 50%).

На изученной площадке с *P. palustris* близ дер. Остров были обнаружены 27 видов цветковых и голосеменных растений, из которых в доступности особей нашего вида – 12 (42,8%). Видами, наиболее часто сопутствующими *P. palustris*, являлись *Equisetum fluviatile* и *Carex aquatilis* (встречаемость 100%), *Comarum palustre* (встречаемость 80%), *Betula pubescens* и *Salix rosmarinifolia* (встречаемость по 60%), несколько реже (встречаемость 40%) были отмечены виды *Carex chordorrhiza*, *Filipendula ulmaria*. На основании частоты встречаемости видов рядом с *P. palustris* можно предположить,

что потенциальный спектр хозяев составляют растения с высокой долей попадания в кольцо окружения. Об этом также свидетельствуют данные гербарных сборов (топкий ивняк Решетникова, 2012; Решетникова, Шмытова, Крылов, 2012; осоковое болото, Дейстфельдт, Насимович 1996). Методом выкапывания и отмывки корней для *P. palustris* были установлены следующие достоверные хозяева – виды рода *Salix*, *Carex aquatilis*, *Betula humilis* и *B. pubescens*.

Таким образом, большая общность между *P. sceptrum-carolinum* и *P. palustris* в характере ассоциированности с другими видами наблюдалась в сходных по флористическому составу ценозах (в частности, это касается весьма частой встречаемости обоих видов с *Equisetum fluviatile* и *Comarum palustre*). Однако в таких условиях у малолетника *P. palustris* ценопопуляция была с типичным для его жизненной формы онтогенетическим спектром, а у *P. sceptrum-carolinum* она оказалась угнетенной. В то же время во всех изученных ценопопуляциях для обоих видов характерна довольно высокая ассоциированность с подростом березы и кустарниковыми ивами.

Заключение

Необходим дальнейший мониторинг динамики популяций *Pedicularis palustris* и *P. sceptrum-carolinum* в Московском регионе и в близлежащих районах, где виды имеют статус редких, уязвимых растений; выявленные изменения могут служить индикатором как изменения эколого-климатических условий, так и увеличения антропогенной нагрузки на конкретные сообщества. Полученные авторами данные по всхожести семян, онтогенезу и фитоценологии могут быть использованы для экспериментов по выращиванию растений в искусственно созданных сообществах и при необходимости для восстановления природных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

- Введенский А.И. Мытник – *Pedicularis* L. // Флора СССР. 1955. Т. 22. С. 687–795 [Vvedensky A.I. Mytnik - *Pedicularis* L. // Flora of the USSR. 1955. Vol. 22. P. 687–795].
- Елумеева Т.Г. Семенная продуктивность мытников (*Pedicularis*, Scrophulariaceae) альпийских сообществ Тебердинского заповедника // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника (Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника). 2003. Вып. 20. С. 93–97 [Elumeeva T.G. Seed productivity of *Pedicularis* (*Pedicularis*, Scrophulariaceae) of alpine communities of the Teberda Nature Reserve // Structural and functional organization of alpine communities of the Teberda reserve. Transactions of the Teberda Reserve. Iss. 20. Moscow, 2003. P. 93–97].
- Ермакова И.М. Мытник Кауфмана // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М., 1996. С. 124–139 [Ermakova I.M. Mytnik Kaufmana // Bio-

- logicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 12. M., 1996. S. 124–139].
- Кириллова Н.Р. Развитие *Pedicularis palustris* L. (Orobanchaceae) на травяных болотах Мурманской области // Вестн. МГТУ. 2018. Т. 21. № 2. С. 199–206 [Kirillova N.R. Development of *Pedicularis palustris* L. (Orobanchaceae) on grassy bogs of the Murmansk region // Bulletin of MSTU. 2018. Vol. 21. № 2. С. 199–206].
- Косачев П.А. Система и конспект видов рода *Pedicularis* (Orobanchaceae) Алтайской горной страны и Тянь-Шаня // Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого. 2016. Т. 6. № 1. С. 115–166 [Kosachev P.A. The system and conspectus of the genus *Pedicularis* (Orobanchaceae) of the Altay mountains and Tian Shan // Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytsky Melitopol State Pedagogical University. 2016. Vol. 6. № 1. С. 115–166].
- Красная книга Калужской области. Калуга: Золотая аллея, 2006. 608 с. [Red data book of the Kaluga region. Kaluga, 2006. 608 p.].
- Красная книга Калужской области. Т. 1. Растительный мир. Калуга, 2015. 536 с. [Red data book of the Kaluga region. Vol. 1. Plants. Kaluga, 2015. 536 p.].
- Красная книга города Москвы. 2-е изд., перераб. и доп. М., 2011. 928 с. [Red data book of the city of Moscow. 2-nd ed., revised. and add. Moscow, 2011. 928 p.].
- Красная книга города Москвы. 3-е изд., перераб. и доп. М., 2022. 848 с. [Red data book of the city of Moscow. 3-nd ed., revised. and add. Moscow, 2022. 848 p.].
- Красная книга Московской области. М., 2008. 827 с. [Red data book of the Moscow Region. M., 2008. 827 p.].
- Красная книга Тверской области. Тверь, 2002. 256 с. [Red data book of the Tver Region. Tver, 2002. 256 p.].
- Красная книга Тульской области: растения и грибы: официальное издание. Тула, 2010. 393 с. [Red data book of the Tula region: plants and fungi: official publication. Tula, 2010. 393 p.].
- Красная книга Ярославской области. Ярославль, 2004. 384 с. [Red data book of the Yaroslavl Region. Yaroslavl, 2004. 384 p.].
- Онтогенетический атлас растений: науч. изд. Т. 6. Йошкар-Ола, 2011. 334 с. [Ontogenetic Atlas of Herbs: scientific edition. Vol. 6. Yoshkar-Ola, 2011. 334 p.].
- Петрова С.Е., Павленко Е.В. Биология и морфолого-анатомические особенности *Pedicularis sceptrum-carolinum* (Scrophulariaceae) (Хибины) // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 4. С. 526–539 [Petrova S.E., Pavlenko E.V. Biology and morpho-anatomical peculiarities of *Pedicularis sceptrum-carolinum* (Scrophulariaceae) in the Khibini foothills // Bot. Journ. 2017. Vol. 102. № 4. С. 526–539].
- Попова Т.Н. Род *Pedicularis* L. во флоре Кавказа (мытники Кавказа). Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1965. 21 с. [Popova T.N. Genus *Pedicularis* L. in the flora of the Caucasus (Pedicularis of the Caucasus). Author's abstract. diss. Ph.D. biol. Sci. Leningrad, 1965. 21 p.].
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204 [Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses // Tr. BIN Academy of Sciences of the USSR. 1950. 3. Iss. 6. С. 7–204].
- Серегин А.П. *Pedicularis palustris* и *P. sceptrum-carolinum* (Orobanchaceae) во Владимирской области и в Средней России: динамика и причины вымирания // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 12. С. 41–54 [Seregin A.P. *Pedicularis palustris* and *P. sceptrum-carolinum* (Orobanchaceae) in Vladimir Region and Middle Russia: dynamics and causes of extinction // Bot. Journ. 2011. Vol. 96. № 12. P. 41–54].
- Серегин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула, 2012. 620 с. [Seregin A.P. Flora of Vladimir Oblast, Russia: checklist and atlas. Tula, 2012. 620 p.].
- Серегин А.П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. М., 2023. – Режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru/> [Seregin A.P. (ed.) Digital herbarium of Moscow State University: Electronic resource. M., 2023. – Access mode: <https://plant.depo.msu.ru/>].
- Скользнев Л.Н., Кирик А.И., Агафонов В.А. Популяционная экология растений: практический курс. Воронеж, 2003. 120 с. [Skolzneva L.N., Kirik A.I., Agafonov V.A. Population ecology of plants: a practical course. Voronezh, 2003. 120 p.].
- Allard D.J. *Pedicularis lanceolata* Michx. Swamp Wood-betony. New England Plant Conservation. Program Conservation and Research Plan. 2001. 22 p.
- Bruce W.R. *Pedicularis palustris* / Flora of North America. New York, 2019. Vol. 17. P. 527.
- Cameron D.D., Coats A.M., Seel W.E. Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor* // Annals of Botany. 2006. Vol. 98. P. 1289–1299.
- Decler K., Bonte D., Van Diggelen R. The hemiparasite *Pedicularis palustris*: ‘Ecosystem engineer’ for fen-meadow restoration // Journal for Nature Conservation. 2013. Vol. 21. P. 65–71.
- Harley J.L., Harley E.L. A check-list of mycorrhizae in the British flora // New Phytologist. 1987. Vol. 105. P. 1–102.
- Lackney V.K. The parasitism of *Pedicularis lanceolata* Michx., a root hemiparasite // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1981. Vol. 108. P. 422–429.
- Lapirov A.G., Belyakov E.A., Lebedeva O.A. Effects of

- duration and conditions of storage on germination of seeds of *Pedicularis sceptrum-carolinum* (Orobanchaceae). Regulatory Mechanisms in Biosystems. 2021. Vol. 12. N 2. P. 234–239.
- Li A.-R., Li Y.-J., Smith S.E., Smith F.A., Guan K.-Y. Nutrient requirements differ in two *Pedicularis* species in the absence of a host plant: implication for driving forces in the evolution of host preference of root hemiparasitic plants // Ann. Bot. 2013. Vol. 112. P. 1099–1106.
- Marvier M.A., Smith D.L. Conservation implications of host use for rare parasitic plants // Cons. Biol. 1997. Vol. 11. P. 839–848.
- Nilsson C.H., Svensson B.M. Host affiliation in two subarctic hemiparasitic plants: *Bartsia alpina* and *Pedicularis lapponica* // Ecoscience. 1997. Vol. 4. N 1. P. 80–85.
- Piehl M.A. Mode of attachment, haustorium structure, and hosts of *Pedicularis canadensis* // Am. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 10. P. 978–985.
- Phiel M.A. Studies of root parasitism in *Pedicularis lanceolata* // The Michigan Botanist. 1965. Vol. 4. P. 75–81.
- Phoenix G.K., Press M.C. Effect of climate change on parasitic plants: the root hemiparasitic Orobanchaceae // Folia Geobotanica. 2005. Vol. 40. P. 205–216.
- Pop E. Regiunea de mlaștini eutrofe Dragoiaisa-Bilbor-Borsec și importanța ei fitogeografică // Ocrot. Naturii. 1958. Vol. 3. P. 11–42.
- Petrů M., Lepš J. Regeneration dynamics in populations of two hemiparasitic species in wet grasslands // Proceedings IAVS Symposium. 2000. P. 329–333.
- Radke P., Sotek Z. Distribution and dynamic trends of *Pedicularis sylvatica* L. in Poland // Journal of Ecology and Protection of the Coastline. 2017. P. 225–232.
- Ren Y.-Q., Guan K.-Y., Li A.-R., Hu X.-J., Zhang L. Host Dependence and Preference of the Root Hemiparasite, *Pedicularis cephalantha* Franch. (Orobanchaceae) // Folia Geobot. 2010. Vol. 45. P. 443–455.
- Rosenthal G., Fink S. *Pedicularis palustris* L. im Bremer Gebiet – Verbreitung, Ökologie und Rückgangursachen. Abh. Naturw. Verein Bremen. 1996. Vol. 43. N 2. 429–447.
- Stoicovici L. Interspecific relationships of the glacial relics *Swertia perennis* L. and *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. in a Rumanian fen // Plant Ecology. 1984. Vol. 56. N 3. P. 139–145.
- Weber H.C. Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer Rhinanthoideae (Scrophulariaceae) // Plant Syst. Evol. 1976a. Vol. 125. P. 97–107.
- Weber H.C. Studies on new types of haustoria in some central European Rhinanthoideae (Scrophulariaceae) // Plant Syst. Evol. 1976b. Vol. 125. P. 223–232.
- Weber H.C. Anatomische Studien an den Haustorien einiger parasitischer Scrophulariaceen Mitteleuropas // Ber Dtsch Bot Ges. 1976c. Vol. 89. P. 57–84.
- Weber H.C. Zur Evolution des Parasitismus bei den Scrophulariaceae und Orobanchaceae. Plant Syst Evol. 1980. Vol. 136. P. 217–223.
- Weber H.C., Uhlarz H. Die Kontaktaufnahme parasitischer Rachenblütler mit den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen // Naturwissenschaften. 1976. Vol. 63. P. 296–297.
- Wróblewska A. High genetic diversity within island-like peripheral populations of *Pedicularis sceptrum-carolinum*, a species with a northern geographic distribution // Ann. Bot. Fenn. 2013. Vol. 50. P. 289–299.
- Yang H., Holmgren N.H., Mill R.R. *Pedicularis* Linnaeus. Flora of China. 1998. Vol. 18. P. 97–209.
- Yu W.-B., Liu M.-L., Wang H., Mill R., Ree R., Yang J.-B., Li D.Z. Towards a comprehensive phylogeny of the large temperate genus *Pedicularis* (Orobanchaceae), with an emphasis on species from the Himalaya-Hengduan Mountains // BMC Plant Biology. 2015. Vol. 15. P. 1–14.

Информация об авторах

Светлана Евгеньевна Петрова – науч. сотр. кафедры высших растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (petrovasveta@list.ru);

Марина Евгеньевна Сурикова – бакалавр кафедры высших растений биологического факультета МГУ (alukardhels@gmail.com).

Information about the author

Svetlana Evgenievna Petrova – Candidate of Biological Sciences, scientific researcher, Dept. of Higher Plants, Biology Faculty of Lomonosov Moscow State University; 1, building 12, Leninskie Gory, Moscow, 119234, Russia (petrovasveta@list.ru);

Marina Evgenievna Surikova – bachelor of Biology, Dept. of Higher Plants (alukardhels@gmail.com).

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 07.04.2023; одобрена после рецензирования 28.02.2024; принята к публикации 04.03.2024.

The article was submitted 14.11.2023; approved after reviewing 28.02.2024; accepted for publication 04.03.2024.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 58.01

**РАЗВИТИЕ И ФУНКЦИИ ЛИСТОВЫХ ОСНОВАНИЙ
У ЛИСТОВЫХ СУККУЛЕНТОВ ИЗ РОДА *CURIO* P.V. HEATH
(ASTERACEAE)****Алексей Павлович Федотов^{1,2}, Людмила Викторовна Озерова³,
Александр Константинович Тимонин¹**¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
биологический факультет² РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, Институт садоводства и ландшафтной
архитектуры, кафедра ботаники, селекции и семеноводства садовых растений³ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук**Автор, ответственный за переписку:** Алексей Павлович Федотов,
Alex-f96@yandex.ru

Аннотация. Листовое основание у двудольных, в отличие от однодольных, редко разрастается в листовое влагалище, обычно оставаясь едва заметным в дефинитивном листе. В силу этого им обычно пренебрегают при исследовании морфогенеза листьев двудольных. Однако отсутствие данных о развитии листовых оснований двудольных с различными морфологическими типами листьев не позволяет сравнивать морфогенез листьев в этой группе с разработанными моделями морфогенеза соответствующих морфологических типов листьев однодольных. На примере унифациальных, субунифациальных и бифациальных листьев представителей рода *Curio* (Asteraceae) нами было показано, что концепция двух зон, используемая чаще всего применительно к однодольным, применима и для двудольных. Однако провести точную морфологическую границу между нижней и верхней зонами листа у исследованных видов *Curio* становится возможным только после перехода развивающегося листа к интеркалярному росту, а не в момент дифференциации зон. Показано, что, как и у однодольных, листовые основания двудольных выполняют защитную функцию, прикрывая более молодые развивающиеся листья внутри почки. Латеральное разрастание листовых оснований, увеличивающее обхват главной оси побега, представляет собой проявление ксероморфизма. У двух видов описано образование углублений в листовых основаниях, которые возникают в местах контакта с более молодыми развивающимися листьями, что обеспечивает последним большую защиту.

Ключевые слова: листовое основание, морфогенез листа, *Curio*, нижняя зона листа, верхняя зона листа

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-4-40-50

Благодарности. Исследование методом СЭМ было проведено в в общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ

Финансирование. Исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121032500084-6) и госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№ госрегистрации 122042700002-6) на базе УНУ «Фондовая оранжерея».

Для цитирования: Федотов А.П., Озерова Л.В., Тимонин А.К. Развитие и функции листовых оснований у суккулентов из рода *Curio* (Asteraceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 40–50.

ORIGINAL ARTICLE

**DEVELOPMENT AND FUNCTIONS OF LEAF BASES
IN LEAF-SUCCULENT *CURIO* P.V. HEATH
(ASTERACEAE)**

Alexey P. Fedotov^{1,2}, Ludmila V. Ozerova³, Alexander C. Timonin¹

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Higher Plants

² Russian State Agrarian University, Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

³ N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences

Corresponding author: Alexey P. Fedotov, Alex-f96@yandex.ru

Abstract. The leaf base in dicots, unlike that in monocots, rarely grows into a leaf sheath and it usually remains barely discernible in the definitive leaf. As a result, the leaf base is frequently overlooked when studying the morphogenesis of dicot leaves. The lack of information of the development of leaf bases in dicots with different morphological leaf types hampers comparing the morphogenesis of their leaves with the morphogenesis of monocot leaves of similar morphological types. The theory of two zones which is generally used in studies of monocot leaf morphogenesis is shown to be quite applicable to the morphogenesis of unifacial, subunifacial, and bifacial leaves of members of the genus *Curio* (Asteraceae). However, in the investigated species of *Curio*, these two zones become clearly discernible only after the leaf has begun to grow intercalary. The leaf bases in these species are shown to be quite similar with monocot leaf bases in their protective function as they sheath the younger growing leaves in the bud. The lateral growth of the leaf base to result in spanning a large part of the stem circumference is concluded to be a xeromorphic trait of *Curio* species. The leaf bases in two species develop adaxial depressions to embrace the younger growing leaves to better protect them.

Acknowledgements. SEM studies were carried out at Electron microscopy laboratory of Moscow State University Biology Faculty.

Financial Support: The research was carried out within the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 121032500084-6) and in accordance to Institutional research project project № 122042700002-6 at the Unique Scientific Installation Fund Greenhouse.

For citation: Fedotov A.P., Ozerova L.V., Timonin A.C. Development and functions of leaf bases in succulents of the genus *Curio* (Asteraceae) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. S. 40–50.

Морфологическое разнообразие листьев покрытосеменных, согласно современным представлениям, объясняется вариациями в развитии частей листа, которые начинают проявляться со стадии дифференциации двух зон листа (Eichler, 1861; Troll, 1939; Hagemann, 1970; Kaplan, 1973; Bharathan, 1995; Conklin et al., 2018). Эта стадия, первая различимая в ходе морфогенеза листа после инициации, проявляется в разделении листового примordia на нижнюю зону (НЗЛ), или Unterblatt (нем.), и

верхнюю зону (ВЗЛ), или Oberblatt (нем.) (Troll, 1939). Различия между ними проявляются прежде всего в направлениях роста. НЗЛ растет в основном латерально, тогда как ВЗЛ характеризуется преимущественно апикальным ростом (Kaplan, 1970).

НЗЛ образует листовое основание, которое может разрастаться в листовое влагалище, и прилистники, а ВЗЛ дает начало листовой пластинке (Kaplan, 1973). Черешок возникает на стыке двух зон уже после заложения других частей листа, и

его природа может быть различной (Hagemann, 1970; Rudall and Buzgo, 2002). Кроме того, у некоторых растений дистальная часть развивающегося листа дифференцируется прежде других морфологических частей листа в самостоятельную структуру, *Vorläuferspitze* (нем.), которая часто имеет унифациальное строение (Kaplan, 1973; Fedotov et al., 2023). В зависимости от вклада каждой зоны листа в развитие его дефинитивной морфологической структуры возникают те или иные типы листьев (Kaplan, 1973; Conklin et al., 2018). Так, у однодольных бифациальные листовые пластинки и черешки могут происходить из НЗЛ, а унифациальные листовые пластинки – исключительно из ВЗЛ при участии *Vorläuferspitze* (Rudall and Buzgo, 2002).

Как развитие (Johnston et al., 2015) и морфогенетическая роль листового основания в развитии различных типов листьев (Kaplan, 1973; Tilich, 1998; Rudall and Buzgo, 2002), так и его возможные функции (Tomlinson, 1962; Cornwall et al., 2021), хорошо изучены у однодольных. Сведения о развитии и функциях листовых оснований у двудольных остаются фрагментарными, очевидно, потому, что у двудольных листовые влагалища образуются редко (Eichler, 1861; Troll, 1939; Hagemann, 1970) и в дефинитивном состоянии листовое основание чаще всего едва заметно (Eichler, 1861; Troll, 1939). Хорошо различимые листовые влагалища образуются у представителей *Apiaceae* (Xu and Chang, 2017), однако их морфогенез остается изученным лишь на примере отдельных представителей (Mitra and Majumdar, 1952). Листовые влагалища свойственны также представителям семейства *Polygonaceae* (Agrwal and Saxene, 2012), однако ботаников интересовало только отграничение их от раструбов (специфичной структуры этого таксона (Brandbyge, 1993; Agrwal and Saxene, 2012)), которые и становились предметом специального исследования (Agrwal and Saxene, 2012). Недостаток сведений о развитии листовых оснований у двудольных делает крайне затруднительным сопоставление путей морфогенеза различных морфологических типов листьев двудольных и однодольных, хотя этот вопрос стоит перед ботаниками без малого 200 лет (de Candolle, 1827). Формирование морфологического разнообразия листьев растений связано напрямую с изменениями в паттернах экспрессии генов и роста, происходящих на разных стадиях раз-

вития, в разных местах развивающихся структур и с разной интенсивностью у разных видов (Cheng et al., 2023), поэтому для исследования морфогенеза листа двудольных очень важно иметь подробную картину развития как листа в целом, так и его отдельных частей, включая и листовое основание.

В силу вышеизложенного особенности формирования листовых оснований у двудольных заслуживают специального исследования, в первую очередь у южноафриканских листовых суккулентов из рода *Curio* (*Asteraceae*: *Senecioneae*), у которых выявлены все основные морфологические типы листьев (Timonin and Ozerova, 1993), свойственные и однодольным растениям. Развитие листьев у представителей этого рода ранее не раз становилось предметом исследований (Hillson, 1979; Timonin et al., 2006; Ozerova, Timonin, 2009, 2021; Fedotov et al., 2016, 2023), однако в них не было уделено должного внимания генезису НЗЛ.

Материалы и методы

Для настоящего исследования были выбраны виды с бифациальными (*C. muirii* (L. Bolus) van Jaarsv.), унифациальными (*C. citriformis* (G.D. Rowley) P.V. Heath) и субунифациальными листьями (*C. rowleyanus* (H. Jacobsen) P.V. Heath, *C. hallianus* (G.D. Rowley) P.V. Heath и *C. herreanus* (Dinter) P.V. Heath).

Растительный материал был получен из коллекции Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Растения были размножены черенкованием и выращены в световой комнате при стандартных условиях (23 °C, 16 ч/8 ч, день/ночь).

Морфология листовых примордиев на разных стадиях развития была изучена с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) в общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. Верхушки побегов были собраны и зафиксированы в 70%-м этиловом спирте в фосфатно-солевом буфере (PBS) с pH 7,0. Затем материал обезживали в серии спиртов возрастающей концентрации (80, 90%, дважды 96%, дважды 100%) и замещали спирт ацетоном через серию растворов этиловый спирт : ацетон (1:1), 100%-й ацетон (дважды). Образцы высушивали в критической точке на приборе «HCP-2» («Hitachi»), монтировали на металлические столики, напыляли смесью Pd–Au на установке «IB-3 Ion Coater» («EIKO») и изучали на сканирующую

щем электронном микроскопе «Camscan-S2» («Cambridge Instruments») (ускоряющее напряжение 20 кВ; режим регистрации вторичных электронов; система оцифровки изображений «АЦП LCard» с использованием программы MicroCapture (ООО «СМА»)).

Анатомию развивающихся листьев исследовали на серийных срезах терминальных почек. Материал фиксировали в фиксаторе FAA в течение ночи с постфиксацией в 70%-м этиловом спирте (Ruzin, 1999). Образцы обезжировали в серии спиртов возрастающей концентрации (80, 90%, два раза 96%, два раза 100%), переводили в ксилол через серию растворов этанол : ксилол (3:1; 1:1; 1:3), дважды чистый ксилол и заключали в парафин. Серийные поперечные срезы толщиной 10 мкм получали на ротационном микротоме «Micom

HM355S» («Thermo Fisher Scientific») и высушивали в течение двух дней в термостате при температуре 37 °С. Препараты окрашивали по Шарману с модификациями (Jernstedt et al., 1992), алциановым синим или толуидиновым синим по стандартным методикам (Барыкина и др., 2004). При окрашивании использовали автоматический аппарат для окрашивания постоянных препаратов «Varistain Gemini ES» («Thermo Fisher Scientific»). Образцы исследовали на световом микроскопе «AxioPlan» («Carl Zeiss») или с использованием слайд-сканера «BX61VS» («Olympus»).

Результаты

Заложение листового примordia и развитие листового основания происходят схожим образом у всех исследованных видов.

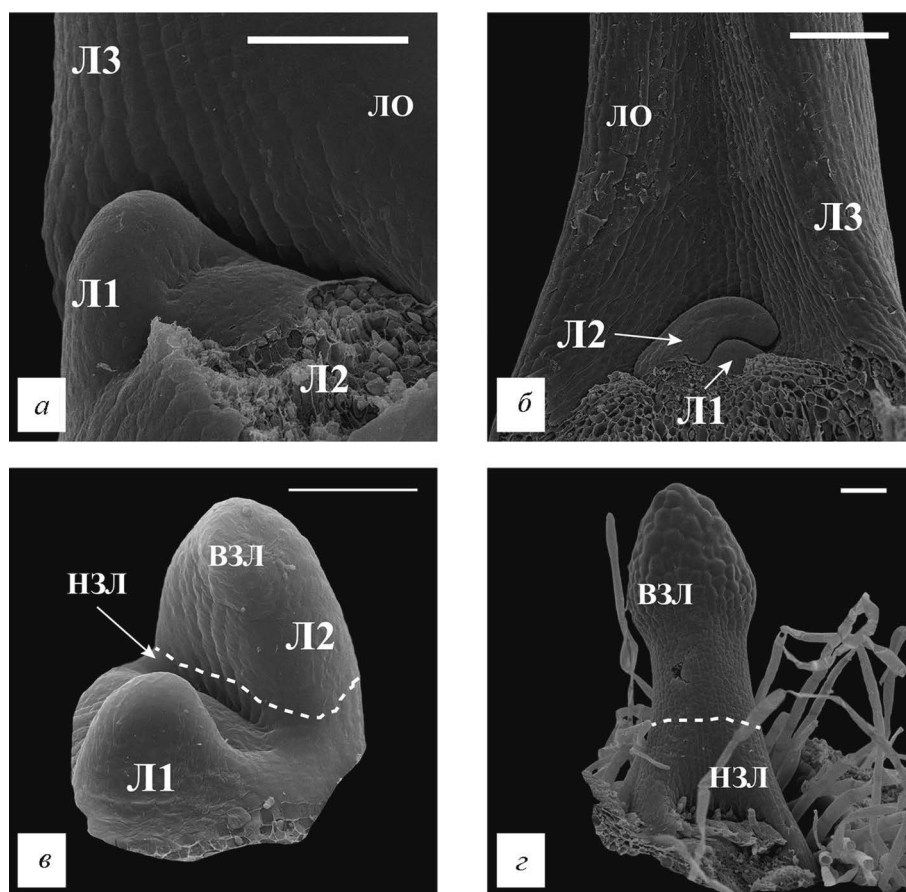


Рис. 1. Развивающийся лист *C. rowleyanus* после инициации (а); развивающийся лист *C. rowleyanus* нависает над апикальной меристемой (б); молодой лист *C. halilanus*, вновь принявший вертикальную ориентацию (в); развивающийся лист *C. citrifolius* после перехода к интеркалярному росту (г). ВЗЛ – верхняя зона листа, ЛО – листовое основание, НЗЛ – нижняя зона листа. Развивающиеся листья отмечены буквой Л и пронумерованы от самого молодого к более старому. Размерные линейки: (а), (в), (г) – 100 мкм; (б) – 300 мкм

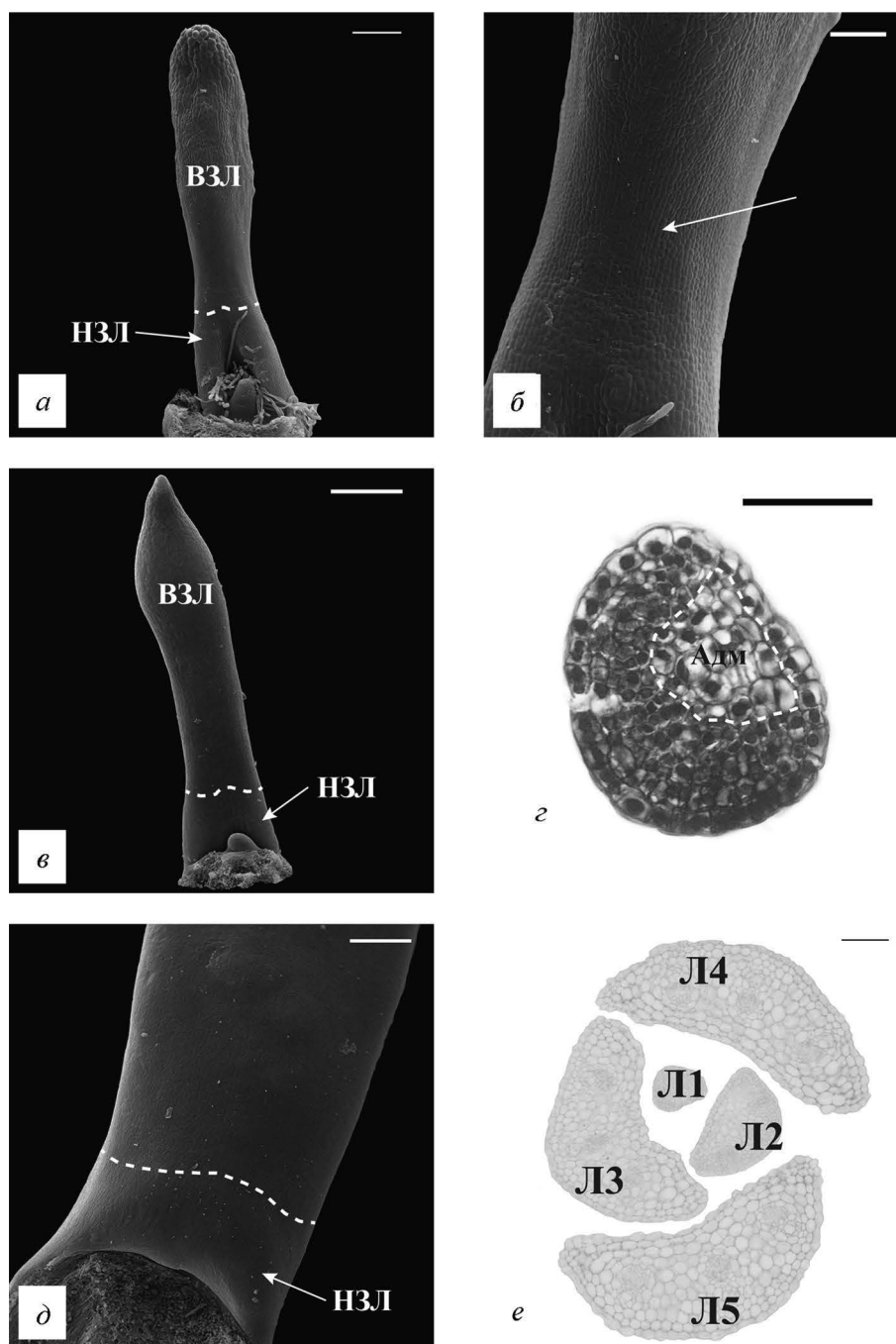


Рис. 2. Развивающийся лист *C. citrifolmis* в период интеркалярного роста (а); область интеркалярного роста (отмечена стрелкой) развивающегося листа *C. citrifolmis* (б); развивающийся лист *C. hallianus* в период интеркалярного роста (в); поперечный срез дифференцирующей листовой пластинки *C. hallianus* (различима область функционирования адаксиальной меристемы) (г); проксимальная часть развивающегося листа *C. muirii* (д); поперечный срез терминальной почки *C. hallianus* (е). Адм – адаксиальная меристема, ВЗЛ – верхняя зона листа, НЗЛ – нижняя зона листа. Развивающиеся листья отмечены буквой Л и пронумерованы от самого молодого к более старому. Размерные линейки: (а), (в), (д) – 300 мкм; (б), (е) – 100 мкм; (г) – 50 мкм

Развитие листа начинается с заложения дорсивентрально уплощенного листового примордия (рис. 1, а), растущего преимущественно апикально и обладающего выраженными морфологическими краями. На этой

стадии развития абаксиальная сторона листового примордия обгоняет адаксиальную в скорости роста. В результате листовой примордий загибается на адаксиальную сторону и прикрывает собой апикальную меристему

побега (рис. 1, б). К началу следующей стадии развития скорости роста абаксиальной и адаксиальной сторон выравниваются, листовой примордий выпрямляется и приобретает вертикальную ориентацию (рис. 1, в).

Когда развивающийся лист ориентирован вертикально, в нем становится возможным различить дистальную и проксимальную части, отличающиеся направлениями роста (рис. 1, в). Проксимальная часть характеризуется преимущественно латеральным ростом, в то время как дистальная растет преимущественно апикально. Смена направления роста вдоль оси развивающегося листа происходит постепенно. В результате апикального роста формируется листовая ось (рис. 1, г).

Вслед за завершением формирования листовой оси апикальный рост в дистальной части развивающегося листа прекращается, а дальнейшее увеличение листового примордия в длину обуславливается интеркалярным ростом (рис. 2, а-в). Область интеркалярного роста с поверхности выглядит как более мелкоклеточная и более узкая, чем соседние участки примордия (рис. 2, б). На этом этапе морфогенеза происходит дифференциация основных морфологических частей листа. Из проксимальной части развивающегося листа возникает листовое основание (рис. 2, а). Прилистники у изученных видов отсутствуют на всех стадиях развития листьев. Дистальная часть дает начало листовой пластинке (рис. 2, а), а между областью интеркалярного роста и листовым основанием начинает формироваться черешок.

Листовая пластинка и черешок у изучаемых видов с момента своего заложения начинают значительно утолщаться и терять различимый морфологический край благодаря активности адаксиальной меристемы (рис. 2, г). Это приводит к формированию унифациальных и субунифациальных дефинитивных структур. Адаксиальная меристема расположена субэпидермально и характеризуется образованием характерных антиклинальных рядов клеток (рис. 2, г). Исключением является *C. muirii*, у которого вся дистальная часть листа сохраняет четко различимый край, но и у него листовая пластинка и черешок оказываются значительно толще листового основания (рис. 2, д).

Проксимальная часть развивающегося листа в ходе всего морфогенеза характеризуется латеральным ростом и наличием выраженного морфологического края (рис. 1, а, г; 2, в). При этом не происходит значительного утолщения этой

зоны. В результате листовое основание после начала интеркалярного роста приобретает куполообразную форму и охватывает более молодые листовые примордии (рис. 2, а).

В целом морфогенез листовых оснований происходит схожим образом у всех изученных видов, однако степень разрастания листового основания в ширину у них различается, причем независимо от морфологического типа листовой пластинки.

У *C. muirii*, *C. hallianus* и *C. herreanus* листовые основания молодых листьев на поздних этапах интеркалярного роста охватывают меньше трети окружности терминальной почки (рис. 2, е). У листьев *C. rowleyanus* на схожих этапах морфогенеза листовое основание охватывает около половины окружности терминальной почки (рис. 3, а). При этом следующий по времени заложения листовой примордий, находящийся в начале стадии интеркалярного роста, практически полностью закрывает оставшуюся часть апекса и самые молодые листовые примордии. У *C. citrififormis* края листового основания особенно сильно разрастаются, охватывая около 3/4 окружности терминальной почки (рис. 2, а; 3, б).

В листовых основаниях *C. muirii* и *C. hallianus* обнаруживаются углубления на адаксиальной поверхности, располагающиеся напротив самых молодых листовых зачатков (рис. 1, а; рис. 3, в, г). Последние оказываются в разной степени погруженными в углубления в листовых основаниях более развитых листьев. Углубления могут иметь сложную форму, различную высоту (рис. 3, в, г). На листовых основаниях может быть одно или несколько углублений (рис. 3, г), а на некоторых листовых основаниях оно может отсутствовать. У *C. muirii* в листовом основании выявляется адаксиальная меристема (рис. 3, д), тем не менее, оно остается существенно более тонким, чем листовая пластинка и черешок.

После завершения интеркалярного роста листовой примордий растет в основном благодаря растяжению клеток и делениям клеток, не приуроченным к функционированию каких-либо меристем.

Обсуждение

Концепция двух зон (Eichler, 1861) имеет ряд недостатков, обнаруживающихся при ее использовании в анализе морфогенеза листьев, которые были обозначены еще в работе Bower (1884). Во-первых, это ее ретроспективный характер, когда развитие той или иной части

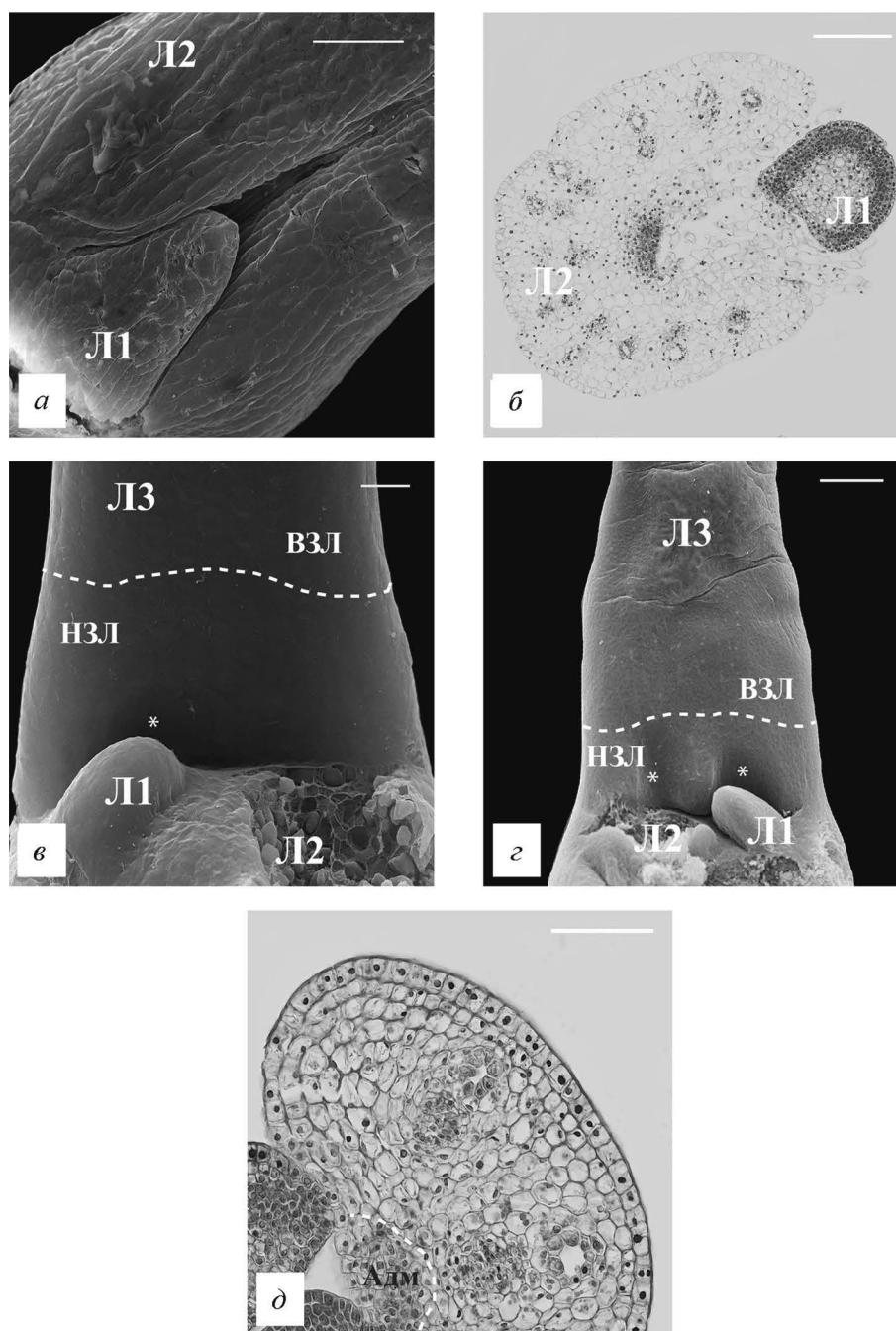


Рис. 3. Листовое основание развивающегося листа (Л2) *C. rowleyanus* обхватывает более молодой развивающийся лист (Л1) (а); поперечный срез терминальной почки *C. citrifolmis* (б); углубление в листовом основании развивающегося листа (Л3) *C. halilianus*, в которое погружен более молодой развивающийся лист (Л1) (в); углубления в листовом основании развивающегося листа (Л3) *C. muirii*, в которое погружен более молодой развивающийся лист (Л1) (г); поперечный срез через листовое основание развивающегося листа *C. muirii* (д). Адм – адаксиальная меристема, ВЗЛ – верхняя зона листа, НЗЛ – нижняя зона листа. Развивающиеся листья отмечены буквой Л и пронумерованы от самого молодого к более старому. Звездочкой (*) отмечены углубления в листовых основаниях развивающихся листьев. Размерные линейки: (а), (б) – 100 мкм; (в) – 30 мкм; (г) – 150 мкм; (д) – 50 мкм

листа прослеживают от дефинитивной структуры к той зоне листа, из которой она формируется. Во-вторых, выделение зон листа происходит не на основании строго морфологических различий, а

на основании характера роста. Возможно, именно этим обусловлено успешное применение этой концепции к представителям однодольных, у которых латеральный рост НЗЛ выражен наиболее ярко в

силу образования впоследствии из этой области листового влагалища, как, например, у *Acorus calamus* (Kaplan, 1973) или ряда представителей Iridaceae (Rudall, 1990). У таких растений переход от НЗЛ к ВЗЛ оказывается достаточно резким, что позволяет пользоваться логикой «или/или», широко используемой в морфологических исследованиях (Sattler, 1996).

У исследованных в настоящей работе представителей рода *Curio* уже на ранних этапах морфогенеза проксимальная и дистальная части развивающегося листа различаются по характеру роста (рис. 1). Поскольку проксимальная часть развивающегося листа имеет ярко выраженный латеральный рост, а дистальная часть характеризуется апикальным ростом, то становится возможным использовать логику «или/или» по аналогии с изученными листьями однодольных. В таком случае проксимальная часть будет соответствовать НЗЛ, а дистальная – ВЗЛ. Однако, поскольку у изученных видов не образуется листовых влагалищ, то переход между зонами оказывается плавным, и провести между ними четкую морфологическую границу непосредственно на стадии двух зон невозможно.

Точно разграничить НЗЛ и ВЗЛ у видов *Curio* становится возможным только после перехода к интеркалярному росту (рис. 1, з; 2, а, в, д). У видов с унифациальными и субунифациальными листовыми пластинками это обусловлено различиями в фациальности структур. Листовое основание, как это характерно и для других видов растений, остается бифациальным (Conklin et al., 2018), тогда как дифференцирующаяся листовая пластинка начинает утолщаться благодаря активности адаксиальной меристемы (рис. 2, з) и приобретает унифациальное (рис. 1, з) или субунифациальное (рис. 2, в) строение соответственно типу дефинитивного листа и в зависимости от особенностей функционирования адаксиальной меристемы. Из-за различий в фациальности между зонами листа бифациальная НЗЛ неизбежно приобретает куполообразную форму, т.к. в ее дистальной части происходит сближение морфологических краев листа (рис. 1, з). Морфологические края полностью сливаются в случае унифациальных листьев (рис. 1, з; 2, а) и оказываются сильно сближенными в случае субунифациальных листьев (рис. 2, в). Соответственно граница между НЗЛ и ВЗЛ проходит по верхней границе образующегося «купола».

Больше сложностей возникает при разграничении НЗЛ и ВЗЛ у *C. muirii* с бифациальными

листьями, у которого в листовой пластинке не образуется адаксиальной меристемы и не происходит изменения фациальности структур на стыке двух зон. Соответственно морфологические и анатомические признаки для разграничения зон листа, применимые в случае унифациальных и субунифациальных листьев, в этом случае не могут быть использованы. Тем не менее, у *C. muirii* также возникает куполообразное углубление в листовом основании (рис. 2, д; 3, з). Вероятно, его формирование обусловлено неравномерным распределением активности адаксиальной меристемы (рис. 3, д), которая функционирует в дистальной части НЗЛ и практически не функционирует в ее проксимальной части. Исходя из вышесказанного, мы полагаем, что по верхней границе области функционирования адаксиальной меристемы можно провести границу между НЗЛ (листовым основанием) и ВЗЛ (развивающимся черешком) у *C. muirii*.

Таким образом, начиная лишь со стадии интеркалярного роста становится возможным использовать в качестве критерия для разграничения двух зон морфологический признак. Черешок у исследованных видов начинает формироваться раньше, при переходе листового зачатка к интеркалярному росту. Соответственно, на основании морфологических данных не представляется возможным определить, из какой зоны образуется черешок.

Куполообразная структура листового основания неизбежно формируется у видов с унифациальными и субунифациальными листьями, так как фациальность соседних морфологических частей листа различается. Тем не менее, листовое основание приобретает куполообразную форму и у *C. muirii* с бифациальной листовой пластинкой (рис. 2, д). Вероятно, такая форма листового основания обусловлена его функциями.

Наряду с функцией прикрепления листа к стеблю листовое основание у однодольных выполняет также функцию защиты более молодых развивающихся листьев в почках (Tomlinson, 1962). В дефинитивном состоянии оно играет важную механическую функцию у растений, обладающих стеблем-соломиной, придавая ему дополнительную механическую прочность на изгиб (Niklas, 1990). Кроме того, листовое влагалище у однодольных прикрывает образующиеся боковые почки.

У нас нет оснований предполагать, что листовые основания в дефинитивных листьях у

исследованных видов *Curio* играют специфичную механическую функцию помимо удержания листа в пространстве и прикрепления его к стеблю. Тем не менее, благодаря куполообразной структуре развивающиеся листья прикрывают терминальную почку, а в дефинитивном состоянии – боковую почку (рис. 2, б).

Степень обхвата листовым основанием апекса побега варьирует от 1/3 до 3/4, причем листовые основания *C. rowleyanus* и *C. citrifolmis* охватывают значительно бóльшую часть окружности апекса побега, чем у других видов (рис. 3, а, б). Это позволяет двум последовательно растущим листьям полностью закрывать собой апикальную меристему, листовые примордии и более молодые развивающиеся листья и способствует лучшей защите этих структур от неблагоприятных факторов среды. Оба вида отличаются от других *Curio* более ксероморфными чертами. Так, они имеют шаровидные листовые пластинки, в отличие от вальковатых и уплощенных листовых пластинок других представителей рода, что позволяет им минимизировать площадь поверхности при сохранении максимального объема водозапасающей ткани (Hillson, 1979). Возможно, что увеличение обхвата окружности апекса листовым основанием может быть связано с усилением выполняемых листовым основанием защитных функций и его следует рассматривать как проявление ксероморфных черт этих растений. Для *C. citrifolmis*, у которого листовое основание разрастается сильнее всего, характерно наличие многоклеточных трихом на адаксиальной поверхности листового основания (рис. 1, г; рис. 2, а), что также возможно истолковать как признак ксероморфизма.

Другая особенность, которая направлена на усиление защитной роли листовых оснований, – образование дополнительных углублений в куполообразных листовых основаниях *C. muirii* и *C. hallianus* (рис. 3, в, г). Механизм их образования остается неизвестным, и такая форма листа может возникать как автономно, так и в результате импринтинга (Endress, 2008). У *C. muirii* их образование может быть связано с неравномерным

распределением активности адаксиальной меристемы (рис. 3, д) вдоль адаксиальной поверхности листовых оснований, т.е. могут быть задействованы собственные механизмы морфогенеза листа. Однако четкое соответствие друг другу углублений и листовых примордиев, изменение числа углублений в зависимости от расположения примордиев, позволяют предположить, что эти углубления формируются под некоторым физическим воздействием новых листовых примордиев на морфогенез листовых оснований, т.е. такая форма является импринтной.

Заключение

В настоящей работе показано, что, как и у однодольных, листовое основание листьев двудольных является важной частью листа, хотя и менее заметной. В частности, было показано, что листовое основание у двудольных с различными морфологическими типами листьев выполняет функцию защиты более молодых развивающихся листьев в почках. Степень обхвата листовыми основаниями оси побега варьирует от вида к виду и не связана с морфологическим типом листа. Увеличение степени обхвата может быть связано с усилением ксероморфных черт. У *C. muirii* и *C. hallianus* защитная функция листовых оснований усиливается благодаря образованию в них углублений, в которые погружены более молодые развивающиеся листья.

Концепция двух зон (Eichler, 1861) в полной мере применима и к различным морфологическим типам листьев двудольных. Тем не менее, поскольку у большинства двудольных не формируется листовое влагалище, провести точную морфологическую границу между зонами листа становится возможным, только начиная со стадии интеркалярного роста. Соответственно, в дальнейшем требуется найти дополнительные признаки, которые позволили бы разграничивать зоны листа двудольных с момента дифференциации двух зон до начала интеркалярного роста. В этой связи может оказаться перспективным изучение экспрессии генов, специфичных для формирования НЗЛ и ВЗЛ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с. [Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatkov

A.G., Dzhaliylova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnikе. Osnovy i metody. M., 2004. 312 s].
Тимонин А.К., Озерова Л.В. Строение, происхождение и

- эволюция вальковатых листьев в секции Rowleyani C. Jeffrey рода *Senecio* L. (Asteraceae). Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 1993. № 3. С. 393–401 [Structure, origin and evolution of the terete leaves in Rowleyani C. Jeffrey section of *Senecio* L. genus (Asteraceae). Biology Bulletin. 1993. № 3. P. 393–401].
- Agrwal D.K., Saxena N.P. Anatomy of ochrea and stipule in Polygonaceae. The Journal of Indian Botanical Society. 2012. Vol. 91. I. 4. P. 299–309.
- Bharathan G. Does the monocot mode of leaf development characterize all monocots? Aliso: A journal of systematic and evolutionary botany. 1995. Vol. 14. I.4. P. 271–279.
- Bower F.O. On the comparative morphology of the leaf in the vascular cryptogams and gymnosperms. Phil. Trans. R. Soc. 1884. Vol. 175. P. 565–615.
- Brandbyge J. Polygonaceae / Kubitzki K., Rohwer J.G., Bittrich V. (eds) Flowering plants · dicotyledons. the families and genera of vascular plants. Vol. 2. Springer. Berlin. Heidelberg. 1993 (DOI: 10.1007/978-3-662-02899-5_63).
- Cheng J., Yao X., Li X., Yue L., Duan X., Li B., Fu X., Li S., Shan H., Yin X., Whitewoods C., Coen E., Kong H. Diversification of ranunculaceous petals in shape supports a generalized model for plant lateral organ morphogenesis and evolution. Science Advances. 2023. T. 9. N 16 (DOI:10.1126/sciadv.adf8049).
- Conklin P.A., Strable J., Li S. and Scanlon M.J. On the mechanisms of development in monocot and eudicot leaves. New Phytol. 2019. Vol. 221. P. 706–724.
- Cornwall J., Stubbs C.J., McMahan C.S., Robertson D.J. The overlooked biomechanical role of the clasping leaf sheath in wheat stalk lodging. Front. Plant Sci. 2021. Vol. 12 (DOI: 10.3389/fpls.2021.617880).
- De Candolle A.P. Organographie végétale. 2 vols. Gernier Bailliere, Paris, 1827.
- Eichler A.W. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. (Inaug. Diss.) Marburg, 1861. P. 1–60.
- Endress P.K. The whole and the parts: relationships between floral architecture and floral organ shape, and their repercussions on the interpretation of fragmentary floral fossils // Annals of the Missouri Botanical Garden. 2008. Vol. 95. I. 1. P. 101–120.
- Fedotov A.P., Ozerova L.V., Timonin A.C. Leaf development in *Curio articulatus* (L. f.) P.V.Heath (Asteraceae – Senecioneae). Wulfenia, 2016. Vol. 23. P. 135–146 (DOI: 10.3417/2006190).
- Fedotov A.P., Ozerova L.V., Timonin A.C. Development of the leaf forerunner tip (Vorläuferspitze) in *Curio* affinities (Asteraceae: Senecioneae), a structure unique to dicots // Botanica Pacifica. 2023. Vol. 12. I. 1. P. 39–46 (DOI: 10.17581/bp.2023.12116).
- Hagemann W. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter // Bot. Jb. 1970. Vol. 90. P. 297–413.
- Hillson C.J. Leaf development in *Senecio rowleyanus* (Compositae) // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. I. 1. P. 59–63.
- Jernstedt J.A., Cutter E.G., Gifford E.M., Lu P. Angle meristem origin and development in *Selaginella martensii*. Annals of Botany. 1992. Vol. 69. I. 4. P. 351–363 (DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088352).
- Johnston, R., Leiboff, S. and Scanlon, M.J. Ontogeny of the sheathing leaf base in maize (*Zea mays*). New Phytol. 2015. Vol. 205. P. 306–315 (DOI: 10.1111/nph.13010).
- Kaplan D.R. Comparative foliar histogenesis in *Acorus calamus* and its bearing on the phyllode theory of monocotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. P. 331–361 (DOI: 10.2307/2485311).
- Kaplan D.R. The problem of leaf morphology and evolution in the monocotyledons // Quart. Rev. Biol. 1973. Vol. 48. N 3. P. 437–457.
- Mitra G.C., Majumdar G.P. The leaf-base and the Internode – their true morphology. Journal of Palaeosciences. 1952. Vol. 1. P. 351–367 (DOI: 10.54991/jop.1952.416).
- Niklas K.J. The mechanical significance of clasping leaf sheaths in grasses: evidence from two cultivars of *Avena sativa* // Annals of Botany. 1990. Vol. 65. I. 5. P. 505–512 (DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087962).
- Ozerova L.V. and Timonin A.C. On the evidence of subunifacial and unifacial leaves: Developmental studies in leaf-succulent *Senecio* L. species (Asteraceae). Wulfenia, 2009. Vol. 16. P. 61–77.
- Ozerova L.V. and Timonin A.C. Development of ensiform leaves in *Senecio crassissimus* Humber and *Curio ficoides* (L.) P.V. Heath (Asteraceae: Senecioneae). Wulfenia, 2021. Vol. 28. P. 23–28.
- Rudall P.J. Comparative leaf morphogenesis in Iridaceae. Botanische Jahrbücher. 1990. Vol. 112. I. 2. P. 241–260.
- Rudall P.J., Buzgo M. Evolutionary history of the monocot leaf / Developmental genetics and plant evolution (Ed. Q.C.B. Cronk, R.M. Bateman, J.A. Hawkins). L., 2002. P. 431–458.
- Ruzin, S.E. Plant microtechnique and microscopy. New York, 1999. 322 p.
- Sattler R. Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum. Annals of Botany. 1996. Vol. 78. P. 577–581 (DOI: 10.1006/anbo.1996.0163).
- Tillich H.-J. Development and organization / K. Kubitzki, ed. Flowering plants: Monocotyledons. The families and genera of vascular plants. Berlin. Heidelberg. 1998. P. 1–19.
- Timonin A.C., Ozerova L.V., Remizowa M.V. Development of unifacial leaves in *Senecio* s. lat. (Asteraceae). Wulfenia, 2006. Vol. 13. P. 217–227.
- Tomlinson P.B. The leaf base in palms, its morphology and mechanical biology. J. Arnold Arboretum. 1962. Vol. 43. I. 1. P. 23–50.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Band 1. Vegetationsorgane. Teil 2. Berlin, 1939.
- Xu Z., Chang L. Apiaceae or Umbelliferae / Identification and control of common weeds. Vol. 3. Springer, Singapore. 2017.

Информация об авторах

Алексей Павлович Федотов – аспирант кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, ассистент кафедры ботаники, селекции и семеноводства садовых растений РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева (alex-f96@yandex.ru);

Людмила Викторовна Озерова – ст. науч. сотр., куратор коллекции растений южноафриканской флоры ГБС РАН им. Н.В. Цицина, канд. биол. наук (lyozerova@yandex.ru);

Александр Константинович Тимонин – профессор кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (timonin58@mail.ru).

Information about the authors

Alexey Pavlovich Fedotov – PhD student, Department of Higher Plants, Faculty of Biology, MSU; assistant professor, department of Botany, Selection and Seed Production of Garden Plants, Russian State Agrarian University, Moscow Timiryazev Agricultural Academy, alex-f96@yandex.ru.

Lyudmila Viktorovna Ozerova – senior researcher of Tsitsin Main Botanical Garden RAS, PhD, lyozerova@yandex.ru.

Alexander Constantinovich Timonin – professor, Department of Higher Plants, Faculty of Biology, MSU, Doctor of Science, timonin58@mail.ru.

Вклад авторов

Всеми авторами был сделан равноценный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests

The authors declare no conflict of interests.

Статья поступила в редакцию 29.12.2023; одобрена после рецензирования 12.04.2024; принята к публикации 16.04.2024.

The article was submitted 29.12.2023; approved after reviewing 12.04.2024; accepted for publication 16.04.2024.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 581.46

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЛЕПЕСТКОВ И ЛОПАСТЕЙ
НЕКТАРНОГО ДИСКА *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE)
В СВЯЗИ С ОСНОВНЫМИ ПРОЯВЛЕНИЯМИ РЕДУКЦИИ
МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ЦВЕТКА**

Нина Глерьевна Широкова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
ngs9346@gmail.com

Аннотация. Изучены характер вариации размеров лепестков и лопастей нектарного диска, а также их связь со степенью основных проявлений редукции мужской генеративной сферы цветка у *Spiraea salicifolia*. Показано, что размеры лепестков и лопастей нектарного диска значимо различаются в цветках с разной степенью проявлений редукции мужской сферы и могут рассматриваться как вторичные половые признаки. Уменьшение размеров лепестков статистически связано как с возрастанием доли стерильных пыльников в цветке, так и с увеличением процентного содержания дефектной пыльцы в пыльнике. Уменьшение размеров лопастей нектарного диска статистически связано только с увеличением доли дефектной пыльцы в пыльниках.

Ключевые слова: вторичные половые признаки, половой полиморфизм, *Spiraea salicifolia*, лепесток, нектарник

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-4-51-62

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность профессору Александру Леоновичу Эбелю (Биологический институт Томского государственного университета); Данилу Романовичу Барашкову; Николаю Александровичу Трусову (Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН); Сергею Викторовичу Купцову (Ботанический сад МГУ) за оказанную ими помощь в работе.

Финансирование. Работа выполнена в рамках госзадания № 121031600198-2 (МГУ).

Для цитирования: Широкова Н.Г. Изменчивость размеров лепестков и лопастей нектарного диска *Spiraea salicifolia* L. (Rosaceae) в связи с основными проявлениями редукции мужской генеративной сферы цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 51–62.

ORIGINAL ARTICLE

**VARIABILITY OF THE SIZES OF PETALS AND NECTAR DISK
BLADES OF *SPIRAEA SALICIFOLIA* L. (ROSACEAE)
IN CONNECTION WITH THE MAIN MANIFESTATIONS
OF THE FLOWER MALE GENERATIVE SPHERE REDUCTION**

Nina G. Shirokova

Lomonosov Moscow State University, ngs9346@gmail.com

Abstract. Nature of variation of the sizes of petals and nectar disk lobes as well as their connection with the degrees of the main manifestations of flower male generative sphere reduction were studied in *Spiraea salicifolia*. The sizes

of petals and nectar disk lobes were found to vary significantly in flowers with different degrees of the manifestations of male sphere reduction and therefore can be considered as secondary sex characteristics. Decrease in the petal size appeared to be statistically associated both with an increase in the proportion of sterile anthers in the flower and with an increase in the percentage of defected pollen in the anther. Decrease in the nectar disk lobe size was shown to be statistically connected only with an increase in the percentage of defected pollen in an anther.

Keywords: secondary sex characteristics, sexual polymorphism, *Spiraea salicifolia*, petal, nectary

Acknowledgements. The author expresses his sincere gratitude to Professor Alexander Leonovich Ebel (Biological Institute of Tomsk State University); Danil Romanovich Barashkov; Nikolai Alexandrovich Trusov (N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences); Sergey Viktorovich Kuptsov (Botanical Garden of Moscow State University) for their assistance in their work.

Financial Support. The work was supported by the state assignment theme No.121031600198-2 (MSU).

For citation: Shirokova N.G. Variability of the sizes of petals and nectar disk blades of *Spiraea salicifolia* L. (Rosaceae) in connection with the main manifestations of the flower male generative sphere reduction // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. S. 51–61.

У многих раздельнополых видов различия между половыми формами (растениями разного пола или разнополыми цветками в пределах одного растения) распространяются не только на мужскую и женскую генеративные сферы цветка, но и на ряд других, так называемых вторичных половых признаков. К числу наиболее активно изучаемых вторичных половых признаков у покрытосеменных относятся размеры околоцветника (особенно венчика), а также количество и качество выделяемого нектара.

Для характеристики размеров венчика могут быть использованы следующие показатели: диаметр венчика (Годин, 2005; Демьянова, Клименко, 2011; Eckhart, 1992), иногда его длина, ширина и высота (Delph, Lively, 1992); длина и ширина лепестка (Годин, 2005; Ashman, 2000). У видов со спайнолепестными и зигоморфными венчиками (в частности, у представителей семейства Lamiaceae) измеряют длину трубки венчика, длину его верхней и нижней губы и др. (Годин, Евдокимова, 2017).

К показателям, характеризующим особенности выделения нектара, относятся: объем или вес нектара, выделяемого цветком за определенный промежуток времени (Пономарев, Демьянова, 1975б; Wawa, Opler, 1975; Delph, Lively, 1992; Ashman, 2000); концентрация сахаров, иногда аминокислот (Petanidou et al., 2000).

Кроме того, показано, что размеры нектарника положительно коррелируют с количеством выделяемого нектара (Petanidou et al., 2000); уменьшение размеров нектарников у пестичных цветков многих гинодиэичных видов приводит к снижению их нектаропродуктивности (Пономарев, Демьянова, 1975б). Таким образом, для характеристики способности продуцировать нектар могут быть (с большой осторожностью) использованы и морфологические признаки.

Результаты, полученные при исследовании разных видов, существенно различаются. Так, во многих случаях однополые (особенно женские) цветки имеют меньшие размеры околоцветника, чем обоеполые (Крупнов, 1973; Пономарев, Демьянова, 1975а; Демьянова, Клименко, 2011; Baker, 1957; Wawa, Opler, 1975; Eckhart, 1992; Ashman, 2000. Показано, что на размер околоцветника оказывают влияние даже относительно слабые проявления редукции генеративных органов. Например, у гинодиэичного вида *Geranium maculatum* L. обоеполые цветки, в которых редуцированы некоторые пыльники, имеют более мелкие лепестки, чем обычные обоеполые цветки (Ågren, Willson, 1991). По данным ряда исследователей (Демьянова, Клименко, 2011; Baker, 1957), уменьшение размера околоцветника у однополых цветков обусловлено тем, что редукция мужской (или женской)

генеративной сферы влияет на гормональный фон цветка, в первую очередь на содержание и активность ауксинов.

В то же время у ряда видов наблюдается иное соотношение: обоеполые и мужские цветки мельче женских (Годин, Евдокимова, 2017; Bawa, Opler, 1975). У *Pentaphylloides fruticosa* (L.) Schwarz в ряду от обоеполых к мужским и женским цветкам происходит увеличение размеров околоцветника и его частей (Годин, 2005). Наконец, у *Hebe stricta* (Banks et Sol. ex Benth.) L.B. Moore (Delph, Lively, 1992) обоеполые и женские цветки практически равны по размеру.

Нектаропродуктивность женских цветков у одних видов больше, чем у обоеполых (Bawa, Opler, 1975), у других - меньше (Пономарев, Демьянова, 1975б; Bawa, Opler, 1975; Delph, Lively, 1992; Ashman, 2000), а в некоторых случаях количество нектара, выделяемого обоеполыми и женскими цветками, почти одинаково (Пономарев, Демьянова, 1975б).

У некоторых видов, полиморфных в половом отношении, выделяется несколько форм (или «типов стерильности»), характеризующихся разными проявлениями редукции генеративных органов цветка. Так, у *Daucus carota* L. (Morelock, 1974), помимо цветков, имеющих сморщенные, лишенные пыльцы коричневые пыльники, встречаются цветки, в которых тычинки превращены в лепестковидные структуры. У *Plantago coronopus* L. и *P. lanceolata* L. выявлено несколько типов стерильности, различающихся по наличию пыльников, их размерам, окраске, способности вскрываться, содержанию в них пыльцы и ее жизнеспособности. (Stout, 1919; Van Damme, Van Delden, 1982; Koelewijn, Van Damme, 1995). При этом у *P. lanceolata* цветки, относящиеся к разным типам стерильности, различаются не только отсутствием пыльников, но и некоторыми особенностями строения околоцветника (Van Damme, Van Delden, 1982). Однако в целом литературные данные о различиях

по размеру и другим особенностям строения околоцветника, а также о продукции нектара у цветков с разными типами стерильности в пределах одного вида немногочисленны.

У многих видов, отличающихся половым полиморфизмом, различия размеров околоцветника и показателей, характеризующих продукцию нектара, у разных половых форм практически не изучены; отсутствуют также сведения о разнообразии проявлений редукции генеративных органов и наличии типов стерильности. В частности, к таким видам относятся представители рода *Spiraea* L.

У *Spiraea salicifolia* L. были выявлены (Широкова, 2015; 2018) признаки редукции мужской генеративной сферы, наблюдающиеся в большинстве исследованных цветков. Известно, что это явление характерно для ряда вариантов полового полиморфизма, в частности гинодизии и тесно связанной с ней гиномоноэзии (Хохлов, Зайцева, 1975; Dufay et al., 2010). При этом отмечены два основных проявления редукции мужской сферы:

- а) полная или частичная стерилизация некоторых пыльников в цветке;
- б) увеличение процентного содержания дефектной пыльцы в пыльнике сверх критического уровня. По рекомендации П.Г. Куприянова и В.Г. Жолобовой (1975), критическим уровнем считали 11% от общего числа пыльцевых зерен в пыльнике; в указанной работе на основе анализа литературных данных установлено, что у видов со степенью дефектности пыльцы, превышающей это значение, более высока вероятность отклонений от нормального полового процесса. Дефектная пыльца может быть подразделена на несколько категорий – мелкая, дегенерирующая и полностью лишенная содержимого (Широкова, 2015; Широкова, 2018). Указанные проявления редукции мужской сферы, как правило, встречаются в разных цветках *S. salicifolia*; однако в некоторых

Т а б л и ц а 1

Места произрастания и происхождение исследуемых образцов *Spiraea salicifolia*

Место произрастания		Происхождение
Окрестности г. Томск		окрестности г. Томск
Ботанический сад МГУ	образец 1	заповедник Кедровая Падь
	образец 2	Рижский ботанический сад
Главный ботанический сад РАН		окрестности г. Советская Гавань

случаях они могут сочетаться в одном цветке (Широкова, 2015; Широкова, 2018).

Задачи настоящей работы: исследование общего характера вариации размеров лепестков и нектарников (лопастей нектарного диска) у *Spiraea salicifolia*; статистическая оценка связи размеров лепестков и лопастей нектарного диска со степенью выраженности основных проявлений редукции мужской генеративной сферы.

Материал и методика

В исследования, проведенные в 2021–2022 гг., были включены растения *Spiraea salicifolia*, происходящие из четырех географически удаленных друг от друга мест произрастания (табл. 1). В 2021 г. работы осуществляли на всех четырех образцах, а в 2022 г. – на *S. salicifolia*, произрастающей в окрестностях Томска и на образце из ГБС РАН.

У всех исследованных образцов *S. salicifolia* отмечали на кустах соцветия с готовыми распуститься бутонами. На следующий день собирали только что распустившиеся цветки (как правило, 20–25) и фиксировали 70%-м спиртом.

В ходе морфометрических исследований с помощью окуляр-микрометра измеряли длину и ширину лепестка, а также длину и ширину лопасти нектарного диска (цветки с разной выраженностью лопастей нектарного диска показаны на рисунке); кроме того, подсчитывали число стерильных пыльников и определяли их долю от общего числа пыльников в цветке. При оценке процентного содержания дефектной пыльцы в пыльниках использовали методику, приведенную в ранее опубликованных работах (Широкова, 2015; Широкова, 2018).

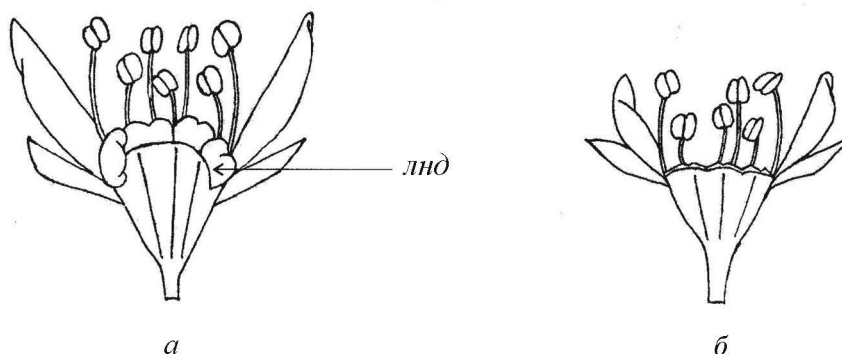
Для статистической обработки материала использовали программы, входящие в пакет STATISTICA 6.0 для Windows. Достоверность различий между выборками оценивали с помощью критерия Манна – Уитни (путем попарного сравнения), а также перекрестно-иерархической модели трехфакторного дисперсионного анализа. Для изучения степени связи между показателями использовали коэффициент корреляции Спирмена. Вычисления проводили для уровней значимости, не превышающих 0,05.

Результаты и их обсуждение

Вариация лепестков и лопастей нектарного диска. В целях общей характеристики степени вариации размеров (длины и ширины) лепестка были объединены данные по всем образцам, исследованным в 2021 г., и вычислены значения коэффициентов вариации исследуемых показателей.

Лопастей нектарного диска у образца 2 из Ботанического сада МГУ не выражены – отмечено лишь небольшое утолщение края гингантия (рисунок); поэтому коэффициенты вариации их длины и ширины были вычислены на основе данных за 2021 г. по остальным трем образцам.

Коэффициенты вариации размеров лепестков существенно превышают коэффициенты вариации длины и ширины нектарников (табл. 2, а). Таким образом, размеры лепестков *S. salicifolia* в целом значительно более изменчивы, чем размеры лопастей нектарного диска. При этом трехфакторный дисперсионный анализ (перекрестно-иерархическая модель) данных за 2021 г. позволил выявить значимые различия



Цветки *Spiraea salicifolia* L. с разной выраженностью лопастей нектарного диска (продольные разрезы, гинецей удален): а – цветок с выраженными лопастями нектарного диска; б – цветок без лопастей нектарного диска. лнд – лопасть нектарного диска

Т а б л и ц а 2, а

Размеры лепестков, лопастей нектарного диска и показатели, характеризующие степень нарушений в мужской сфере у *Spiraea salicifolia* (данные за 2021 г.)

Образец	Куст	Соцветие	LPet		WPet		LNect		WNect		BAnth		BPol	
			M	s	M	s	M	s	M	s	M	s	M	s
Томск*	1	1	2,73	0,22	2,72	0,24	0,32	0,02	0,63	0,03	0	–	0,71	0,53
		2	2,90	0,25	2,70	0,18	0,32	0,03	0,72	0,04	0	–	0,66	0,41
		3	2,74	0,22	2,82	0,24	0,33	0,03	0,63	0,05	0	–	0,40	0,46
	2	1	2,52	0,10	2,64	0,12	0,33	0,03	0,66	0,04	0,09	0,45	0,25	0,53
		2	2,42	0,12	2,44	0,18	0,30	0,04	0,66	0,06	2,46	4,67	0,69	0,48
	3	1	2,90	0,17	2,69	0,20	0,33	0,02	0,63	0,05	9,24	9,06	11,06	2,21
		2	2,52	0,17	2,53	0,20	0,32	0,03	0,63	0,04	32,94	15,35	10,57	3,28
		3	2,53	0,26	2,44	0,27	0,32	0,02	0,63	0,04	44,98	15,57	9,43	5,01
	4	1	2,71	0,19	2,34	0,20	0,33	0,03	0,63	0,05	0	–	0,68	0,86
	5	1	2,44	0,23	2,21	0,18	0,32	0,02	0,61	0,05	0,27	1,33	0,44	0,49
БС МГУ образец 1	1	1	2,48	0,18	2,62	0,12	0,32	0,02	0,61	0,04	50,94	10,25	1,84	2,04
		2	2,37	0,19	2,50	0,16	0,33	0,02	0,63	0,04	27,37	12,00	2,58	3,57
		3	2,38	0,19	2,49	0,14	0,32	0,02	0,64	0,04	6,47	8,38	3,46	2,00
БС МГУ образец 2	1	1	1,58	0,15	1,09	0,14	–	–	–	–	0,31	1,08	2,34	3,67
		2	1,30	0,14	0,99	0,11	–	–	–	–	44,62	13,33	0,76	0,59
ГБС РАН	1	1	2,77	0,16	2,76	0,17	0,32	0,03	0,62	0,03	0,15	0,77	1,31	1,28
		2	2,97	0,15	2,96	0,13	0,35	0,01	0,63	0,04	3,50	4,31	2,78	1,64
		3	2,88	0,19	2,71	0,21	0,33	0,03	0,63	0,04	3,94	5,29	0,99	1,01
Коэффициент вариации (CV), %	2	1	2,99	0,20	3,03	0,20	0,34	0,02	0,63	0,05	0	–	1,43	1,17
				19,40	24,36		8,24		7,29		–		–	

* В 2021 и 2022 гг. исследования проводили на разных кустах *Spiraea salicifolia*.

Обозначения: LPet – длина лепестка (мм); WPet – ширина лепестка (мм); LNect – длина лопасти нектарного диска (мм); WNect – ширина лопасти нектарного диска (мм); BAnth – доля стерильных пыльников в цветке (% от общего числа пыльников); BPol – доля дефектной пыльцы в пыльнике (% от общего количества пыльцевых зерен).

Т а б л и ц а 2, б
Размеры лепестков, лопастей нектарного диска и показатели, характеризующие степень нарушений в мужской сфере у *Spirea salicifolia* (данные за 2022 г.)

Образец	Куст	Соцветие	LPet		WPet		LNect		WNect		BAnth		BPol			
			M	s	M	s	M	s	M	s	всего		в том числе			
											M	s	SPol	EPol		
Томск	1	1	3,01	0,15	3,07	0,27	0,31	0,03	0,63	0,04	0	–	0,97	1,35	0	0,97
		2	2,85	0,27	2,85	0,27	0,31	0,03	0,63	0,03	4,02	5,75	1,27	0,91	0	1,27
	2	1	2,96	0,20	3,11	0,19	0,31	0,03	0,62	0,03	0	–	2,17	1,13	0	2,17
		2	2,98	0,15	3,13	0,15	0,30	0,03	0,63	0,03	0,18	0,68	0,76	0,62	0	0,76
	3	1	2,67	0,16	2,71	0,18	0,29	0,03	0,63	0,03	0	–	0,53	0,35	0	0,53
	4	1	2,65	0,19	2,66	0,24	0,32	0,03	0,61	0,04	0,13	0,57	0,48	0,49	0	0,48
	5	1	2,55	0,12	2,46	0,19	0,32	0,03	0,61	0,03	0	–	0,68	1,25	0	0,68
6	1	3,10	0,18	3,11	0,21	0,32	0,02	0,60	0,04	1,52	3,23	2,60	3,14	0	2,90	
7	1	3,05	0,21	3,10	0,24	0,30	0,03	0,61	0,03	0	–	1,42	1,89	0	1,42	
ГБС РАН	1	1	2,32	0,19	2,12	0,17	0,25	0,03	0,56	0,03	26,79	16,92	58,87	20,27	0,52	58,35
		2	2,22	0,12	2,09	0,14	0,24	0,03	0,58	0,03	0	–	71,53	14,79	1,50	70,03
	3	3	2,30	0,11	2,14	0,13	0,26	0,03	0,58	0,03	12,15	13,98	70,42	13,35	1,24	69,18
		4	1,89	0,16	1,79	0,19	0,24	0,03	0,55	0,07	18,49	16,57	74,15	15,27	0,97	73,18
	5	5	1,99	0,13	1,84	0,24	0,25	0,03	0,57	0,04	11,41	10,07	74,40	16,67	1,27	73,13
		6	2,18	0,09	2,01	0,14	0,29	0,02	0,57	0,03	2,07	3,96	80,57	9,98	0,73	79,84
	7	7	2,10	0,22	1,84	0,22	0,27	0,03	0,56	0,03	18,92	24,23	69,95	15,62	0,83	69,12

Обозначения. SPol – доля мелкой пыльцы в пыльнике (% от общего количества пыльцевых зерен); EPol – доля пыльцы, полностью лишенной содержимого (% от общего количества пыльцевых зерен).

по длине лепестка между образцами и между соцветиями, расположенными на одном кусте. Ширина лепестка достоверно различалась у разных образцов, кустов в пределах образца и соцветий в пределах одного куста.

Кроме того, длина и ширина лепестков различались в разные сезоны цветения. Так, оценка по критерию Манна – Уитни показала, что в 2022 г. у цветков *S. salicifolia* из окрестностей Томска лепестки оказались достоверно более крупными, чем в 2021 г., а у образца из ГБС РАН (куст 1) – напротив, значительно более мелкими (табл. 2, а, б).

Длина и ширина лопастей нектарного диска достоверно различались только у соцветий в пределах одного куста; различия между образцами, а также кустами в пределах образца оказались незначимыми. В то же время эти показатели, как и размеры лепестков, различались в разные сезоны цветения. Так, у *S. salicifolia* из окрестностей Томска в 2022 г. наблюдалось небольшое, хотя и достоверное, уменьшение размеров лопастей нектарного диска в сравнении с прошедшим сезоном; у образца из ГБС РАН (куст 1) уменьшение значений этих показателей было выражено более четко (табл. 2, а, б).

Вариация показателей, характеризующих проявления редукции мужской генеративной сферы. Стерильные пыльники в 2021 г. были отмечены в цветках всех исследованных образцов. У *S. salicifolia* из окрестностей Томска и обоих образцов из Ботанического сада МГУ их содержание достигало 45–50% от общего числа пыльников в цветке; для образца из ГБС РАН были характерны небольшие значения этого показателя (табл. 2, а). В окрестностях Томска доля стерильных пыльников в цветке существенно различалась у разных кустов (в частности, у кустов 1 и 3), а также у соцветий, расположенных на одном кусте (пример – куст 3); различия между соцветиями в пределах одного куста были отмечены и у других исследованных образцов (табл. 2, а).

В 2022 г. доля стерильных пыльников в цветках *S. salicifolia* из окрестностей Томска в целом достоверно уменьшилась в сравнении с прошедшим годом. В то же время у образца из ГБС РАН в цветках большинства соцветий наблюдались достоверно увеличенные, в сравнении с 2021 г., значения изучаемого показателя. Исключение составили соцветия 2 и 6 (табл. 2, а, б).

Дефектная пыльца, так же, как и стерильные пыльники, в 2021 г. была отмечена у всех исследованных образцов. Она была представлена исключительно пыльцевыми зернами, полностью лишенными содержимого. Ее процентное содержание в пыльниках не превышало критического уровня (11%), за исключением соцветия 1 на кусте 3 из окрестностей Томска (табл. 2, а).

В 2022 г. значения изучаемого показателя у *S. salicifolia* из окрестностей Томска в целом достоверно не отличались от данных 2021 г. (табл. 2, а, б). Однако у образца из ГБС РАН было отмечено резкое увеличение доли дефектной пыльцы в пыльниках. У всех исследованных соцветий оно превышало 50% от общего количества пыльцы. Отмечены в основном пыльцевые зерна, полностью лишенные содержимого; кроме того, было выявлено небольшое количество мелкой, хотя и нормально сформированной, пыльцы (табл. 2, б).

Связь размеров лепестков и лопастей нектарного диска с проявлениями редукции мужской генеративной сферы. Большинство значений коэффициентов корреляции Спирмена между LPet и BAnth, а также между WPet и BAnth, вычисленных для каждого из исследованных соцветий, достоверно не отличалось от 0 (табл. 3). Это свидетельствует об отсутствии монотонной зависимости между размерами лепестков и процентным содержанием стерильных пыльников в цветке.

Средние длина и ширина лепестка, вычисленные для каждого из соцветий в пределах одного куста, в некоторых случаях также не связаны четкой прямой или обратной зависимостью с долей стерильных пыльников в цветке. Так, по данным 2021 г., у соцветий 1, 2 и 3 на кусте 1 образца 1 из МГУ достоверно различается доля стерильных пыльников в цветке. Однако значимые отличия по длине лепестков выявлены только между соцветиями 1 и 2, а по ширине – между соцветиями 1 и 2, а также 2 и 3. Таким образом, несмотря на достоверно более высокое содержание стерильных пыльников, цветки соцветия 2 имеют практически те же размеры лепестков, что и цветки соцветия 3 (табл. 2, а).

При этом в том же году (табл. 2, а) у *S. salicifolia* из окрестностей Томска цветки соцветий 1 и 2 на кусте 3, содержавшие достоверно больше стерильных пыльников, чем цветки соцветия 3, отличались от него и достоверно

Т а б л и ц а 3
Значения коэффициентов корреляции Спирмена между размерами лепестков, долей нектарного диска и показателями, характеризующими степень редукции мужской сферы

Год	Образец	Куст	Соцветие	Коэффициентов корреляции Спирмена							
				BAnth – LPet	BAnth – WPet	BAnth – LNect	BAnth – WNect	BPol – LPet	BPol – WPet	BPol – LNect	BPol – WNect
2021	Томск	1	1	–	–	–	–	–0,17	–0,02	–0,12	+0,03
			2	–	–	–	–	+0,38	+0,14	+0,15	+0,74
			3	–	–	–	–	–0,27	–0,03	+0,04	–0,05
		2	1	–0,09	–0,13	+0,18	+0,35	+0,02	–0,28	–0,09	+0,19
			2	–0,62*	–0,32	+0,41	–0,04	+0,29	+0,42	–0,53*	+0,002
		3	1	–0,06	–0,03	–0,21	–0,29	+0,37	+0,18	+0,17	–0,07
			2	–0,44	–0,30	–0,07	+0,50	+0,05	–0,41	–0,11	–0,13
			3	–0,01	+0,05	–0,04	–0,04	+0,25	–0,32	+0,11	+0,73*
		4	1	–	–	–	–	–0,07	–0,15	+0,24	+0,18
		5	1	–	–	–	–	+0,23	+0,14	–0,40	–0,08
	БС МГУ образец 1	1	1	+0,07	+0,16	+0,19	–0,02	+0,23	+0,02	–0,17	–0,19
			2	–0,37	–0,12	–0,06	–0,04	+0,46*	+0,44*	+0,10	–0,12
			3	+0,06	+0,17	+0,54*	–0,10	+0,04	–0,17	–0,13	–0,20
	БС МГУ образец 2	1	1	+0,36	+0,27	–	–	–0,05	+0,06	–	–
			2	–0,22	–0,02	–	–	–0,33	–0,10	–	–
	ГБС РАН	1	1	+0,27	+0,33	–0,18	–0,15	–0,05	–0,10	–0,20	–0,12
			2	–0,25	–0,26	+0,37	–0,22	–0,19	+0,25	+0,22	+0,02
			3	–0,21	–0,06	+0,12	–0,12	–0,06	+0,21	–0,32	–0,30
		2	1	–	–	–	–	+0,14	–0,24	+0,02	–0,09

Окончание табл. 3

Год	Образец	Куст	Соцветие	Коэффициентов корреляции Спирмена							
				BAnth – LPet	BAnth – WPet	BAnth – LNect	BAnth – WNect	BPol – LPet	BPol – WPet	BPol – LNect	BPol – WNect
2022	Томск	1	1	–	–	–	–	–0,57	–0,24	+0,20	+0,88*
			2	–0,52	–0,32	–0,29	–0,25	+0,32	+0,19	–0,14	+0,07
		2	1	–	–	–	–	–0,08	+0,01	+0,28	+0,10
			2	+0,09	–0,25	–0,07	–0,28	–0,04	–0,09	–0,11	+0,10
		3	1	–	–	–	–	+0,27	+0,32	+0,04	0
		4	1	+0,09	–0,09	+0,23	–0,08	+0,10	+0,03	–0,19	+0,13
		5	1	–	–	–	–	+0,17	+0,12	–0,22	–0,01
		6	1	+0,32	–0,03	+0,25	+0,29	–0,14	–0,07	–0,07	–0,23
		7	1	–	–	–	–	–0,18	–0,16	+0,08	–0,10
		1	1	0	+0,02	+0,13	+0,17	–0,11	–0,01	–0,42	–0,02
			2	–	–	–	–	+0,23	–0,23	+0,21	+0,38
			3	+0,32	+0,14	+0,16	+0,15	–0,05	–0,43	–0,18	+0,13
			4	+0,03	–0,12	+0,13	–0,29	–0,01	+0,13	+0,06	–0,33
			5	–0,24	–0,50*	+0,09	+0,19	+0,50*	–0,14	+0,22	+0,22
			6	–0,22	–0,09	+0,21	–0,23	–0,28	+0,23	–0,03	+0,20
			7	–0,47*	–0,35	–0,01	–0,62*	–0,22	–0,27	+0,20	+0,05

*Значения коэффициентов корреляции, достоверные при $p < 0,05$.

меньшей длиной лепестков. Значимо более мелкие размеры (длина и ширина) в сочетании с достоверно увеличенной долей стерильных пыльников в цветках наблюдались также и у соцветия 2 (сравнительно с соцветием 1) на кусте 1 образца 2 из МГУ (табл. 2, а). Эти данные позволяют предположить наличие статистической связи между уменьшением размеров лепестка и возрастом процентного содержания стерильных пыльников в цветке.

Отрицательная взаимосвязь между размерами лепестка и процентным содержанием стерильных пыльников статистически проявляется также при сравнении средних выборочных значений этих показателей у образца из окрестностей Томска за два года исследований. Наряду с достоверным снижением доли стерильных пыльников в цветках в 2022 г. отмечено и значимое увеличение размеров лепестков. Коэффициенты корреляции Спирмена между показателями, характеризующими размеры лепестка, и процентным содержанием дефектной пыльцы в пыльнике в пределах отдельных соцветий, за немногими исключениями, достоверно не отличались от 0 (табл. 3). Таким образом, монотонная связь между размерами лепестков и долей дефектной пыльцы в пыльниках также не выявлена.

В то же время сравнение данных по кусту 1 из ГЭС за два года исследований показало, что цветки 2022 г., отличавшиеся значительно более высоким процентным содержанием дефектной пыльцы, имели и более мелкие лепестки, чем цветки в 2021 г. (табл. 2, а, б). Указанная закономерность была отмечена, в частности, у цветков из соцветия 2, в которых полностью отсутствовали стерильные пыльники. Таким образом, именно статистическая связь между уменьшением размеров лепестков и возрастом доли дефектной пыльцы в пыльниках выражена в данном случае более четко.

Между размерами (длиной и шириной) лопастей нектарного диска и содержанием стерильных пыльников в цветке в пределах отдельных соцветий также не выявлено монотонной зависимости; большая часть коэффициентов корреляции Спирмена достоверно не отличалась от 0 (табл. 3).

Средние значения LNect и WNect для соцветий, расположенных на одном кусте, как правило, достоверно не различались даже при значимых различиях показателя BAnth. При-

мером могут служить соцветия 1, 2 и 3 на кусте 3 из окрестностей Томска (данные за 2021 г., табл. 2, а). Эта закономерность указывает также на отсутствие статистической связи между размерами лопастей нектарного диска и долей стерильных пыльников в цветке.

Размеры лопастей нектарного диска не связаны монотонной зависимостью и с процентным содержанием дефектной пыльцы в пыльниках. Почти все значения коэффициентов корреляции Спирмена между LNect и BPol для отдельных соцветий достоверно не отличались от 0 (табл. 3).

В то же время все цветки на кусте 1 образца из ГЭС РАН в 2022 г. имели, в сравнении с цветками прошлого сезона цветения, достоверно более мелкие лопасти нектарного диска (табл. 2, а, б). Это явление, как и отмеченное в том же году значимое уменьшение размеров лепестков, наблюдалось даже при полном отсутствии стерильных пыльников в цветках и, следовательно, статистически более четко связано с достоверным возрастом доли дефектной (полностью лишенной содержимого) пыльцы в пыльниках.

Таким образом, уменьшение размеров лепестков у *Spiraea salicifolia* происходит как при стерилизации пыльников, так и при резком возрастании доли лишенной содержимого пыльцы. В то же время значительное уменьшение размеров лопастей нектарного диска наблюдается только при увеличении процентного содержания дефектной пыльцы.

Выводы

1. Размеры лепестков *Spiraea salicifolia* отличаются значительно большей изменчивостью, чем размеры лопастей нектарного диска. В то же время выявлен образец *S. salicifolia*, характеризующийся отсутствием лопастей нектарного диска.

2. Размеры лепестков и лопастей нектарного диска значимо различаются в цветках с разной степенью проявлений редукции мужской сферы и, таким образом, могут рассматриваться как вторичные половые признаки.

3. Размеры лепестков статистически связаны как с процентным содержанием стерильных пыльников в цветке, так и с процентным содержанием дефектной пыльцы в пыльнике.

4. Размеры лопастей нектарного диска статистически связаны только с процентным содержанием дефектной пыльцы в пыльниках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

- Годин В.Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журнал. 2004. Т. 89. № 3. С. 123–130 [Godin V.N. Flower morphology of *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) in the context of sex differentiation // Bot. Zhurn. 2004. T. 89. № 3. S. 123–130].
- Годин В.Н., Евдокимова Т.А. Морфология обоеполых и пестичных цветков *Origanum vulgare* // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Биология. 2017. № 1 (17). С. 3–12 [Godin V.N., Evdokimova T.A. Morphology of perfect and pistillate flowers of *Origanum vulgare* // Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Povolzhskii region. Estestvennye nauki. Biologiya. 2017. № 1 (17). S. 3–12].
- Демьянова Е.И., Клименко Е.В. О половом полиморфизме *Filipendula vulgaris* и *F. ulmaria* (Rosaceae) в Приуралье. // Вестник Пермского ун-та. Биол. 2011, вып.1. С. 4–13. [Dem'yanova E.I., Klimentko E.V. About polymorphism *Filipendula vulgaris* and *F. ulmaria* (Rosaceae) at West Ural // Vestnik Permskogo un-ta. Biol. 2011. Vyp. 1. S. 4–13].
- Крупнов В.А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М., 1973. 277 с. [Krupnov V.A. Gennaya i tsitoplazmaticheskaya muzhskaya steril'nost' rastenii. M., 1973. 277 s.].
- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антморфологическом методе // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 47–52 [Kupriyanov P.G., Zholobova V.G. Utochnenie ponyatii normal'naya i defektnaya pyl'tsa v antmorfologicheskome metode. // Apomiksis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 47–52].
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. О значении гинодиэзии у растений // Бот. журнал. 1975. Т. 60. № 1. С. 3–15 [Ponomarev A.N., Dem'yanova E.I. To the study of gynodioecy in plants // Bot. zhurnal. 1975. T. 60. № 1. S. 3–15].
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Выделение нектара в обоеполых и женских цветках гинодиэцичных растений // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1975. № 9. С. 67–72 [Ponomarev A.N., Dem'yanova E.I. Excretion of nectar in bisexual and female flowers of gynodiaecidium plant // Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biol. nauki. 1975. № 9. S. 67–72].
- Хохлов С.С., Зайцева М.И. Исследование гинодиэзии и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных. // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975. Вып. 3. С. 3–16 [Khokhlov S.S., Zaitseva M.I. Issledovanie ginoditsii i vozmozhnosti apomiksisa u nekotorykh vidov semeistva gubotsvetnykh. // Apomiksis i tsitoembriologiya rastenii. Saratov, 1975. Vyp. 3. S. 3–16].
- Широкова Н.Г. Исследование мужской генеративной сферы у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в связи с возможными проявлениями полового полиморфизма. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 1. С. 80–86 [Shirokova N.G. Investigation of the male generative organs of *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) in connection with possible manifestations of sexual polymorphism. // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 1. S. 80–86].
- Широкова Н.Г. Исследование редукции мужской генеративной сферы в связи с проявлениями полового полиморфизма у *Spiraea salicifolia* L. (Spiraeoideae; Rosaceae) в природных местообитаниях г. Томск и его окрестностей. Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2018. Т. 123. Вып. 1. С. 71–77 [Shirokova N.G. Investigation of the male generative sphere reduction in connection with the manifestations of sexual polymorphism in *Spiraea salicifolia* (Spiraeoideae; Rosaceae) in the natural habitats of Tomsk and its suburbs. // Byul. MOIP. Otd. biol. 2018. T. 123. Vyp. 1. S. 71–77].
- Ågren T., Willson M.F. Gender variation and sexual differences in reproductive characters and seed production in gynodioecious *Geranium maculatum* // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. № 4. P. 470–480.
- Ashman T.L. Pollinator selectivity and its implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism // Ecology. 2000. Vol. 81. N 9. P. 2577–2591.
- Baker H.G. Expression of sex in flowering plants // Nature. N 4586. P. 614–615.
- Bawa K.S., Opler F.A. Dioecism in tropical forest trees // Evolution. 1975. Vol. 29. N 1. P. 167–179.
- Delph L.F., Lively C.M. Pollinator visitation, floral display, and nectar production of the sexual morphs of a gynodioecious shrub // Oikos. 1992. Vol. 63. N 1. P. 161–170.
- Dufay M., Lahiani E., Brachi B. Gender variation and inbreeding depression in gynodioecious-gynomonoecious *Silene nutans* (Caryophyllaceae) // Int. J. of Plant Sciences. 2010. Vol. 171. N 1. P. 53–62.
- Eckhart V.M. Spatio-temporal variation in abundance and variation in foraging behavior of the pollinators of gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrocharitaceae) // Oikos. 1992. Vol. 64. N 3. P. 573–586.
- Koelewijn H.P., van Damme J.M.M. Genetics of the male sterility in gynodioecious *Plantago coronopus*. 1. Cytoplasmatic variation. // Genetics. 1995. Vol. 139. N 4. P. 1749–1758.
- Morelock T.E. Influence of cytoplasmatic source on expression of male sterility in carrot, *Daucus carota* L. // Univ. of Wisconsin, Ph. D. 1974. 55 p.

- Petanidou T., Goethals V., Smets E. Nectary structure of Labiatae in relation to their nectar secretion and characteristics in Mediterranean shrub community – Does flowering time matter? // Plant Syst. Evol. 2000. Vol. 225. P. 103–118.
- Stout A.B. Intersexes in *Plantago lanceolata* // Bot. Gaz. 1919. Vol. 68. N 2. P. 109–133.
- Van Damme J.M.M., Van Delden W. Gynodioecy in *Plantago lanceolata*. 1. Polymorphism for plasmon type // Heredity. 1982. Vol. 49. N 3. P. 303–318.

Информация об авторе

Нина Глерьевна Широкова – сотр. кафедры биологической эволюции МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (ngs9346@gmail.com).

Information about the author

Shirokova Nina Gleryevna, Dept. of Biological Evolution, Biology Faculty of Lomonosov Moscow State University (ngs9346@gmail.com).

Статья поступила в редакцию 24.03.2023; одобрена после рецензирования 06.03.2024; принята к публикации 26.03.2024.

The article was submitted 24.03.2023; approved after reviewing 06.03.2024; accepted for publication 26.03.2024.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 581.4: 582.47

МОНОРИТМИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ ПОБЕГОВ У ХВОЙНЫХ

Дмитрий Леонидович Матюхин

Российский государственный аграрный университет – МСХА
им. К.А. Тимирязева, d.matukhin@rgau-msha.ru

Аннотация. На основе коллекций хвойных в отечественных ботанических садах изучены побеговые системы, формирующиеся за один период внепочечного роста. Для 42 родов современных представителей класса Pinopsida рассмотрены варианты структур, различающихся по расположению боковых почек и побегов, соотношению длины бокового побега и вышележащей части материнского, порядка ветвления силлептических побегов, наличию или отсутствию различных специализированных вегетативных побегов. Для обозначения таких систем предложен термин моноритмическая система побегов. Показано структурное разнообразие боковых силлептических побегов, связанное с увеличением фотосинтетической поверхности и ростовыми процессами. Описан полиморфизм моноритмических систем побегов. Число вариантов моноритмических систем побегов в пределах рода может варьировать от трех до девяти. Для каждого рода существует ограниченное число вариантов, которые сходны в пределах семейств. Наибольшее разнообразие вариантов строения моноритмических систем побегов характерно для семейства Cupressaceae. Силлептически разветвленные моноритмические системы побегов свойственны растениям, обитающим в безморозном климате. Для родов, ареалы которых заходят в регионы с суровыми зимами, характерны неветвящиеся или ограниченно ветвящиеся моноритмические системы.

Ключевые слова: хвойные, побег, системы побегов, рост, силлепсис, приросты, ветвление, почки открытые и закрытые

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-4-63-76

Благодарности. Автор выражает благодарность М.В. Костиной (МПГУ, Москва) за конструктивное обсуждение поднятых в статье проблем и за помощь в оформлении иллюстраций.

Финансирование. Работа проводилась на средства автора.

Для цитирования: Матюхин Д.Л. Моноритмические системы побегов у хвойных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып.4. С. 63–76.

ORIGINAL ARTICLE

MONORHYTHMIC SYSTEMS OF SHOOTS IN CONIFERS

Dmitrii L. Matyukhin

Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy,
d.matukhin@rgau-msha.ru

Abstract. Shoot systems forming within one period of growth outside the bud, have been studied using collections of conifers in Russian botanic gardens. For the 42 genera of contemporary Pinopsida, different structure types with varying position of lateral buds or shoots, the ratio of the length of the lateral shoot and the overlying part of the maternal one, the order of branching of silleptic shoots, the presence or absence of

various specialized vegetative shoots is considered. To denote such systems, the term “monorhythmic system of shoots” is proposed. The variety of shoot systems formed from closed or open buds during the post-bud growth phase in Pinopsida representatives is characterized; the degree of branching in such systems, differentiation of shoots within them depending on the order of branching and functional specialization is shown. The structural diversity of lateral sylleptic shoots associated with an increase in photosynthetic surface and growth processes has been established. Polymorphism of systems is described. The number of monorhythmic systems of shoots (MSS) within a genus can vary from 3 to 9. For each genus, there is a limited number of variants that are similar within families. The greatest variety of structural variants of monorhythmic systems of shoots is characteristic to the Cupressaceae family. Sylleptically branched monorhythmic systems of shoots are characteristic to plants living in frost-free climates. Genera from areas with severe winters are characterized by non-branching or limited branching ones.

Keywords: coniferous, branch, shoot systems, growth, sillepsis, accretions, branching, buds open and closed

Acknowledgements. The author expresses gratitude to M.V. Kostina (MPSU, Moscow) for a constructive discussion of the problems raised in the article and for assistance in the design of illustrations.

Financial Support. The work was carried out at the author’s expense.

For citation: Matyukhin D.L. Monorhythmic systems of shoots in conifers // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. P. 63–76.

Изучение структуры систем побегов древесных растений – одно из важнейших направлений исследований в морфологии растений. У цветковых растений элементы такой структуры и ее организация достаточно хорошо изучены. Предложена иерархическая классификация систем побегов, в основе которой лежит неразветвленный элементарный побег (Гатцук, 1974, 1994, 2008, Антонова, Азова, 1999) или ветвящиеся силлептически системы побегов (Михалевская, 1995).

Для древесных растений класса Pinopsida, занимающих важное место в растительном покрове нашей страны, подобная классификация в достаточной мере не разработана. Элементы побеговых систем, возникающие за один период непрерывного роста, оказываются вне внимания большинства авторов. Разнообразие, особенности строения и значение систем побегов хвойных изучены ограничено, обычно в описаниях конкретных родов или видов (Серебряков, 1952, 1962; Горошкевич, 2014 и др.; Goebel, 1928–1931, Troll, 1937, Veillon 1978, 1980, Edelin, 1981, Grosfeld, 1994, Barteley et al., 1999, Begin, Fillion 1999, Grosfeld et al., 1999, Tomlison et al., 1999, Sabatier et al., 2003.). Отсутствует подробное описание разветвленных элементов побеговых систем, не установлены закономерности,

определяющие их разнообразие. Все это делает изучение систем побегов и их элементарных структур у древесных растений класса Pinopsida важным и актуальным. Литературные сведения по морфологии побегов хвойных фрагментарны, требуется изучение особенностей роста и структуры отрастающих элементов в объеме всего класса. Настоящая работа является итогом многолетних исследований структуры побеговой системы растений класса Pinopsida.

Большинство авторов вкладывают разный смысл в термины, характеризующие структурные единицы побеговых систем. Так, D. Barteley (Barteley, 1991) писал, что рост оси может происходить двумя основными способами:

в простейшем случае рост оси является непрерывным, т.е. показывает полное отсутствие периода покоя, предполагая синхронность органогенеза и удлинения. Этот тип роста встречается редко и представлен лишь несколькими тропическими растениями;

чаще, рост оси ритмичен и отображает регулярное чередование периодов удлинения и покоя. В этом случае единица роста соответствует части оси, которая развивается в течение периода удлинения. Эту единицу роста обычно легко идентифицировать, поскольку она обычно ограничена двумя зонами чешуевидных листьев, которые

защищают апикальную меристему в почке в течение периода покоя.

В отечественной традиции морфология побегов и побеговых систем древесных растений связана с описанием иерархических систем. Первичным элементом таких систем представляется элементарный побег (Грудзинская, 1960). Л.Е. Гатцук (1974) предложила и обосновала систему соподчиненных единиц вегетативного тела растений, подчеркивая значительное сходство понятий «модульность» и «метамерность» (Гатцук, 2008).

На наш взгляд, для корректного сравнения в качестве единицы структуры следует рассматривать не побег как универсальную единицу тела растения (Гатцук, 1974; Кузнецова, 1995), а системы побегов, возникающие за один период внепочечного роста. Эти элементы Л.Е. Гатцук в неопубликованных материалах своей диссертации (1970) назвала системами элементарных моноритмических побегов (СЭМП, подробнее см. Матюхин, 2012). Эти системы могут быть неразветвленными, тогда они тождественны элементарным побегам (Грудзинская, 1960; Гатцук, 1974), а могут состоять из многих осей, формирующихся за счет силлептического ветвления и тогда они соответствуют модулям в исходном смысле: система побегов, отрастающая за период роста (Prevost, 1967). В понимании Р.В. Tomlinson (2004), сходная структура называется единицей расширения (units of extension). Далее они будут называться моноритмическими системами побегов (МСП). Описанию структуры таких систем побегов, их разнообразия и особенностей посвящена предлагаемая работа. Существуют два варианта границ таких структур. В случае прерывистого роста границами МСП служат почечные чешуи или иные катафиллы, зоны укороченных листьев и междоузлий. В случае непрерывного роста границей считается зона существенного замедления роста.

Цель исследования – выявление структурно-функциональной организации побегов и побеговых систем, образующихся за период видимого роста, у современных хвойных.

Материалы и методы

Для исследований был использован материал, собранный в период с 1986 по 2014 г., из коллекций ботанических садов СССР и Российской Федерации: Батумского ботанического сада (1984–1986, 1989), Фондовой

оранжереи и Дендрария Главного ботанического сада РАН (1985–2014), оранжереи Ботанического института РАН (1986, 2000 и 2003 гг.), Государственного Никитского ботанического сада (1986), Ботанического сада и Дендрария МСХА (1988–2015), Сочинского дендрария (1988–2014), парка «Южные культуры» (1988–2014), Ботанического сада МГУ (1995–2014), Субтропического ботанического сада Кубани (2000–2014), Дендрария «Лесостепная опытно-селекционная станция» (2005 г.), Ставропольского ботанического сада (2014). Использовали также фонды гербариев: Ботанического института РАН (1986) и кафедры ботаники МСХА (1998–2014). Структура побегов была изучена у 252 видов 42 родов современных хвойных. Система хвойных принята по J.E. Eckenwalder (2009) С. J. Earle (2023).

Границы МСП у хвойных с закрытыми почками определяли по почечным кольцам, у хвойных с открытыми почками – по метамерам с укороченными междоузлиями, меньшими по размерам листьями, цвету коры, ложным мутовкам силлептических боковых побегов и т.д.. У МСП без видимых границ приростов они определялись по местам, проставленным до начала вегетации. Выделенные МСП фиксировали с помощью цифровых фотоаппаратов «Olympus», «Canon», «Nikon» или сканера «HP 3600» и составляли их схемы. Все типы МСП, установленные для рода, вида или формы, учитывали и рассматривали как единое упорядоченное множество, связанное общими закономерностями роста и морфогенеза.

Основным методом исследований являлся сравнительный морфологический анализ систем побегов. Классификация листьев рассматривается по Laubenfels, (1953) и Мейен (1987). Главный принцип анализа – системный анализ, т.е. выделение в теле растения повторяющихся структурно-биологических единиц – побегов и их систем, выявление их взаимосвязи (Серебряков, 1962; Гатцук, 1974, 2008).

Анализировали все обнаруженные варианты строения МСП. Они различаются как в пределах отдельного растения, так и у разных экземпляров, существовавших и развивавшихся в разных условиях, поэтому полноценной их характеристикой будет множество, состоящее из всех установленных вариантов структуры приростов, как элементов такого множества в пределах родов. У видов одного рода варианты структуры МСП либо тождественны, либо

очень близки. При характеристике МСП родов указано число изученных видов по отношению к общему числу видов (по Earle, 2023).

Ростовыми побегами здесь и ниже названы побеги, у которых функция захвата и освоения пространства является основной и доминирует над функцией воздушного питания (фотосинтез, связанные с ним газообмен и транспирация). Побеги, основной функцией которых является обеспечение фотосинтеза, названы трофическими. Структурно существенных различий между ростовыми и трофическими побегами почти нет; они различаются функционально, по размерам и соотношению стебля и листьев.

Для описания и систематизации МСП использовали существенные характеристики, прежде всего, порядок ветвления (от неразветвленных, когда в составе МСП нет боковых побегов, до разветвленных с боковыми побегами 1–4-го порядков ветвления за один период роста).

Учитывали наличие или отсутствие боковых почек и силлептических побегов, их расположение на материнском побеге, наличие специализированных вегетативных структур: брахибластов, филломорфных ветвей, филлокладиев.

Результаты исследования

Ниже перечислены наборы МСП изученных родов.

Семейство Pinaceae

У родов *Abies* Miller (26/37), *Keteleeria* Carrière (2/3), *Picea* A. Dietrich (21/35) установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами, отличающимися друг от друга расположением боковых почек (рис. 1). Побеги без боковых почек (рис. 1, А) характерны для трофических плагиотропных побегов в затененных частях кроны; компактное расположение почек (рис. 1, Б) встречается в разных частях кроны у различных побегов; рассеянное расположение боковых почек (рис. 1, В) характерно для мощных ростовых побегов. Почки закрытые. Рост побегов ритмичный, обусловлен эндогенными факторами.

Для родов *Cedrus* Trew (4/4), *Larix* Miller (6/10), *Pseudolarix* Gordon (1/1) установлены пять типов МСП (рис. 2), представленных неразветвленными удлиненными побегами (рис. 2, А, В) и брахибластами (рис. 2, Г), а также силлептически ветвящимися МСП до боковых побегов первого порядка (рис. 2, Д). Функцию трофических побегов выполняют брахибласты, которые

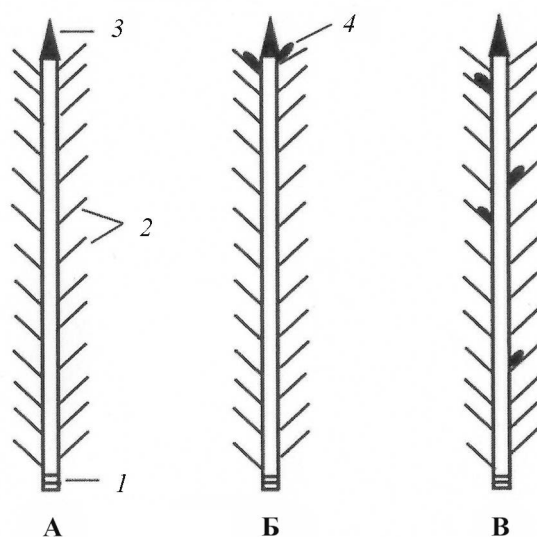


Рис. 1. Организация МСП у рода *Abies*: А – неразветвленный удлиненный побег без боковых почек; Б – неразветвленный побег с компактно расположенными боковыми почками; В – неразветвленный побег с боковыми почками, распределенными по длине побега (1 – почечное кольцо, 2 – листья срединной формации, 3 – верхушечная закрытая почка, 4 – боковая почка)

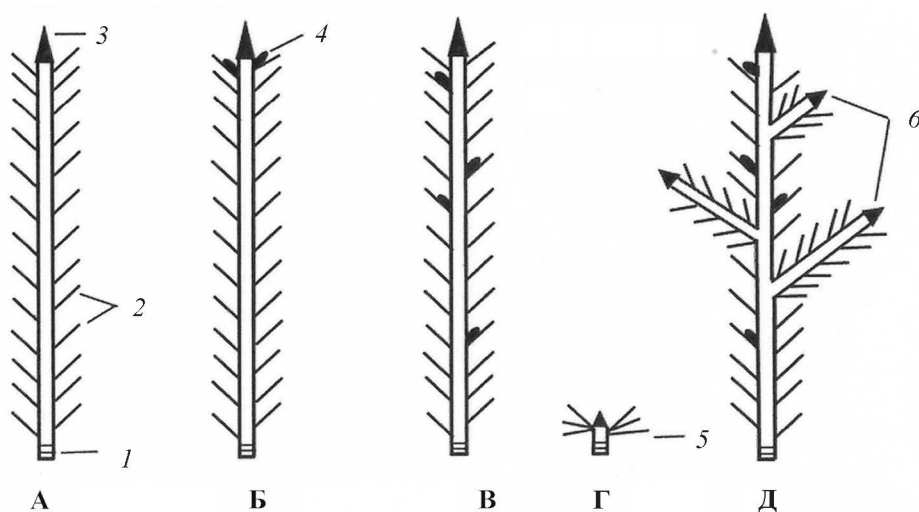


Рис. 2. Организация МСП у рода *Cedrus*: А – неразветвленный удлиненный побег без боковых почек; Б – неразветвленный побег с компактно расположенными боковыми почками; В – неразветвленный побег с боковыми почками, распределенными по длине побега; Г – брахибласт; Д – удлиненный побег, силлептически ветвящийся до первого порядка (1 – почечное кольцо, 2 – листья срединной формации, 3 – верхушечная закрытая почка, 4 – боковая почка, 5 – брахибласт, 6 – силлептические побеги первого порядка ветвления)

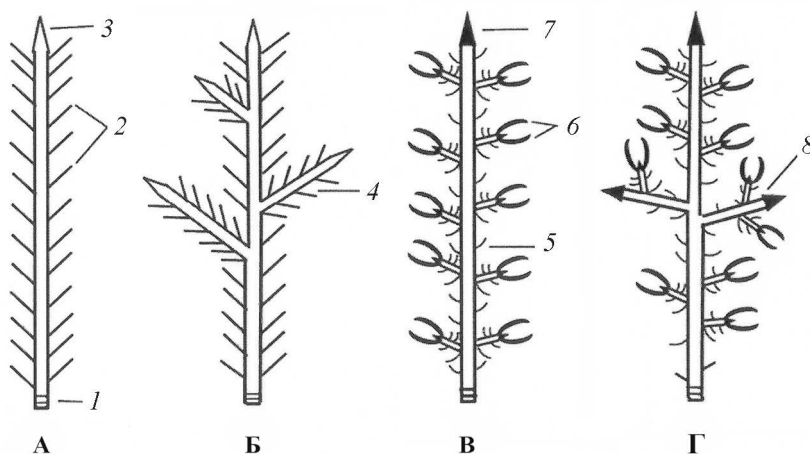


Рис. 3. Организация МСП у рода *Pinus*. А – неразветвленный ювенильный побег. Б – силлептически разветвленный ювенильный побег с боковыми удлиненными побегами; В – удлиненный разветвленный побег с чешуями и силлептически образовавшимися брахибластами, имеющими чешуи и листья срединной формации. Г – МСП с брахибластами и боковыми удлиненными побегами первого порядка ветвления, повторяющие строение материнского (1 – почечное кольцо, 2 – шиловидные листья, 3 – верхушечная открытая почка, 4 – силлептический побег первого порядка, 5 – чешуевидные листья, 6 – брахибласт, образующий силлептически, 7 – листья срединной формации, 8 – силлептические побеги первого порядка ветвления, повторяющие строение материнского побега)

образуются силлептически и пролептически (рис. 2, Г). Почки закрытые. Рост побегов ритмичный, обусловлен эндогенными факторами.

У рода *Pseudotsuga* Carrière (1/7) набор типов МСП подобен предыдущему, но отсутствуют брахибласты. Плагитропные побеги послед-

них порядков ветвления уплощены и напоминают филломорфные ветви.

Tsuga (Endlicher) Carrière (6/11) Для рода установлены пять типов МСП, представленных неразветвленными побегами и силлептически ветвящимися МСП с образованием удлиненных

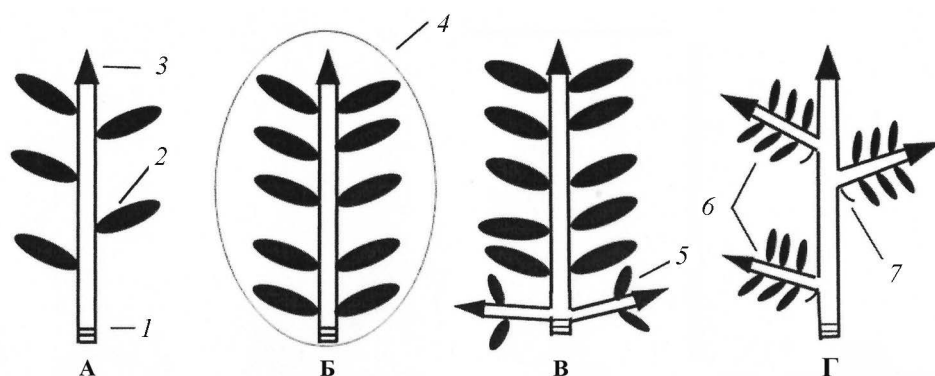


Рис. 4. Организация МСП у родов *Agathis* и *Nageya*. А – радиальносимметричный неразветвленный побег. Б – дорсовентральный побег с супротивными листьями, сходный с филломорфной ветвью. В – силлептически разветвленная МСП с компактно расположенными боковыми побегами в базальной части материнского побега. Г – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого порядка в пазухах чешуевидных листьев, расположенных по всей длине материнского побега (1 – почечное кольцо, 2 – листья срединной формации, 3 – верхушечная почка, 4 – филломорфная ветвь, 5 – силлептические побег, расположенный в пазухах почечных чешуй, 6 – силлептические побеги, 7 – чешуевидные листья)

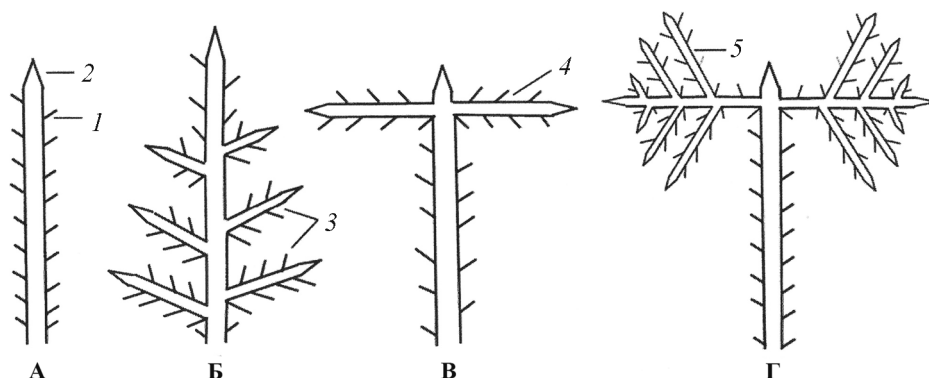


Рис. 5. Организация МСП у рода *Araucaria*. А – неразветвленный побег. Б – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого порядка; боковые побеги первого порядка расположены по всей длине материнского побега. В – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого порядка, расположенными компактно под верхушечной почкой материнского побега; Г – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого и второго порядка; боковые побеги первого порядка расположены компактно в дистальной части материнского побега, второго – по всей длине. Почки открытые (1 – листья, 2 – открытая почка, 3 – силлептические побеги первого порядка, расположенные по всей длине материнского побега, 4 – силлептические плагиотропные побеги, расположенные в дистальной части материнского ортотропного побега, 5 – силлептические побеги второго порядка)

и укороченных боковых побегов первого порядка. Специализированные укороченные побеги имеют меньшее число метамеров, чем удлиненные, без существенного укорочения междоузлий и габитуально отличаются от брахибластов *Cedrus*, *Larix* и *Pseudolarix*. У плагиотропных

побегов последних порядков ветвления листья располагаются в одной плоскости и могут считаться филломорфными ветвями (Halle et al., 1978).

Для рода *Pinus* Linnaeus (60/119) установлены четыре типа МСП. Ювенильные побеги

с открытыми почками, шиловидными листьями представлены либо неразветвленными побегами (рис. 3, А), либо силлептически ветвящимися до первого порядка МСП (рис. 3, Б). Начиная с иматурного периода, у представителей этого рода формируются МСП, состоящие из ауксибласта, где в пазухах чешуевидных листьев силлептически развиваются брахибласты (рис. 3, В), которые у сосен растут одновременно с ауксибластами. У многих видов такие МСП силлетипически ветвятся с образованием боковых ауксибластов с брахибластами (рис. 3, Г).

Семейство *Araucariaceae*

Для рода *Agathis* Salisbury (3/19)) установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами (или МСП) (рис. 4, А, Б) и силлептически ветвящимися МСП до боковых побегов первого порядка (рис. 4, В). Все побеги удлинённые и укороченные отсутствуют. Боковые силлептические побеги развиваются в базальной части приростов, в области почечного кольца, в пазухах почечных чешуй или листьев срединной формации, обычно супротивные. Р.В. Tomlinson (2004) предположил, что у видов этого рода, в пазухах листьев возможно заложение эндогенных почек.

Для рода *Araucaria* Jussieu (5/21) установлены четыре типа МСП (рис. 5), представленных силлептически ветвящимися МСП с образованием боковых побегов первого или второго порядка (рис. 5, А–В) и неразветвленными побегами (рис. 5, Г). Рост у ортотропных побегов прерывистый, у боковых, плагиотропных, либо непрерывный (*A. columnaris* (J.R. Forster) W.J. Hooker, *A. heterophylla* (Franco) Salisbury), либо прерывистый (*A. angustifolia* (A. Bertoloni) O. Kuntze, *A. araucana* (G. Molina) K. Koch, *A. bidwillii* W.J. Hooker). У видов рода ортотропные образующие ствол МСП (ах0, по Tomlinson, 2004) силлептически ветвятся с образованием ложных мутовок плагиотропных боковых побегов. Формирование таких плагиотропных побегов начинается во время замедления роста материнского ортотропного побега и продолжается после его завершения. Располагаются плагиотропные побеги в дистальной части материнского побега под открытой верхушечной почкой (рис. 5, А). Плагиотропные МСП могут либо ветвиться (рис. 5, В), либо быть неразветвленными (рис. 5, Г). Силлептическое ветвление происходит в процессе интенсивного роста материнского пла-

гиотропного побега. Силлептические побеги располагаются по всей длине материнского побега (рис. 5, В). У неизученных видов рода возможны иные структуры.

Семейство *Podocarpaceae*

Роды семейства *Podocarpaceae* в коллекциях отечественных ботанических садов представлены ограничено, поэтому описанные множества МСП могут не включать все возможные для рода элементы. Из-за ограничения объема статьи в настоящей работе представлены не все выявленные нами схемы МСП.

Dacrycarpus (Endlicher) de Laubenfels (1/9) Для рода установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами и силлептически ветвящимися МСП с образованием боковых побегов первого порядка. Трофическую функцию выполняют билатеральные побеги, сходные с филломорфными ветвями *Tsuga* и *Sequoia* с ложнодвурядным листорасположением. Почки открытые. Рост прерывистый.

Dacrydium Solander ex G. Forst (2/21) Для рода установлены шесть типов МСП, представленных неразветвленными побегами и силлептически ветвящимися МСП с образованием боковых побегов до третьего порядка. Варианты строения представлены на рис. 5, А; рис. 6, А–Г. У неизученных видов рода возможны иные структуры. Почки открытые.

Nageya Gaertner (2/5) Для рода установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами (рис. 4, А, Б) и силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка (рис. 4, Г). Все побеги удлинённые, укороченные отсутствуют. Плагиотропные побеги последних порядков ветвления представлены филломорфными ветвями. Почки закрытые, рост прерывистый. (рис. 4, А, Б)

Phyllocladus L.C. Richard et A. Richard (1/5). Для рода установлены пять типов МСП, важным структурным элементом которых являются филлокладии (рис. 7, Б–Д). У этого рода филлокладии представляют собой систему сросшихся боками осей с кроющими листьями. В их состав входят боковые оси первого и второго порядков ветвления (Tomlinson et al., 1989). Только ювенильные растения имеют листостебельные побеги (рис. 7, А). Почки закрытые, рост прерывистый.

Podocarpus L'Heritier (9/111) Для рода установлены шесть типов МСП, представленных неразветвленными побегами и силлептически ветвящимися МСП до боковых побегов первого порядка.

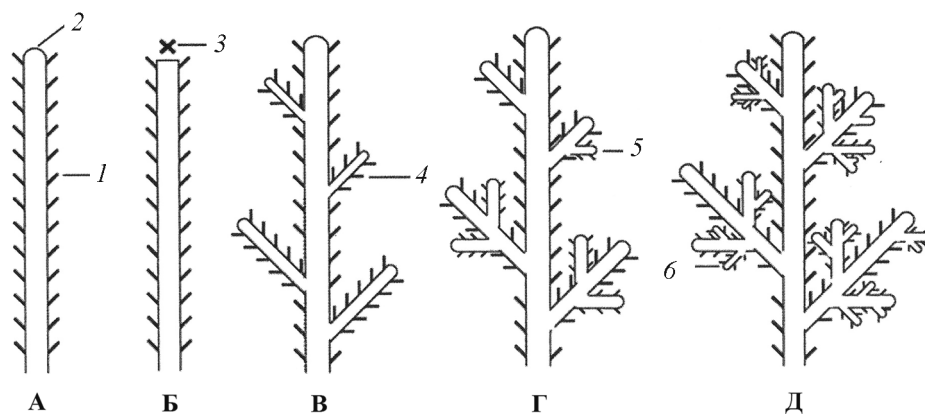


Рис. 6. Организация МСП у родов *Cryptomeria*, *Dacrydium* и др. А – неразветвленный побег с открытой верхушечной почкой. Б – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого порядка. В – то же с боковыми побегами первого и второго порядка. Г – то же с боковыми побегами первого, второго и третьего порядка. Д – неразветвленный побег с отмершей верхушечной почкой. Все почки открытые (1 – листья, 2 – открытая почка, 3 – силлептические побеги первого порядка, расположенные по всей длине материнского побега, 4 – силлептические плагиотропные побеги, расположенные в дистальной части материнского ортотропного побега, 5 – силлептические побеги второго порядка)

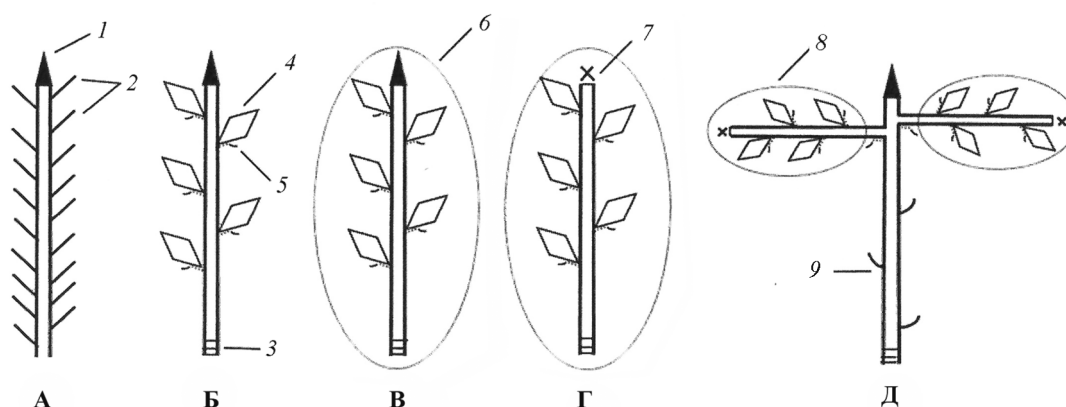


Рис. 7. Организация МСП у рода *Phyllocladus*: А – неразветвленный ювенильный побег; Б – ортотропный побег с филлокладиями; В – плагиотропный побег с филлокладиями; Г – то же без верхушечной почки; Д – удлинённый побег, силлептически ветвящийся до первого порядка (1 – верхушечная закрытая почка, 2 – листья, 3 – почечное кольцо, 4 – филлокладий, 5 – кроющий лист филлокладия, 6 – филломорфная ветвь с филлокладиями и верхушечной почкой, 7 – то же без почки, 8 – силлептически разветвленные плагиотропными побегами первого порядка, расположенными компактно под верхушечной почкой материнского побега, 9 – ортотропный побег с чешуями)

В целом МСП соответствуют рис. 2, А–Д, но боковые силлептические побеги (у части мелколистных видов – *Podocarpus acutifolius* T. Kirk, *P. totara* G. Bennett ex D. Don и др.) расположены компактно, почти мутовчато. Укороченные побеги слабо специализированные, радиально-симметричные, сходны с брахибластами *Tsuga*. У неизученных видов рода возможны иные структуры.

Prumnopitys Phillipi (1/3) Для рода установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами, как у *Abies* (рис. 1). Почки закрытые, рост прерывистый.

Семейство Cupressaceae

Cryptomeria D. Don (1/1), *Sequoiadendron* (Lindley) J.Buchholz (1/1), *Taiwania* Hayata (1/1). Для родов установлены пять типов МСП, пред-

ставленных неразветвленными МСП (рис. 6, 1, 5) и МСП, силлептически ветвящимися с образование боковых побегов второго-третьего порядка (рис. 6, А–Г). МСП низких порядков ветвления, т.е. входящих в состав ствола и ветвей, отходящих от ствола и МСП, замещающих их при реитерации растут непрерывно, более высоких порядков – прерывисто. Почки открытые.

Для рода *Cunninghamia* R. Brown (1/1) установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами (рис. 2, А, Б) и МСП, силлептически ветвящимися до боковых побегов первого порядка (рис. 2, Г). Силлептические побеги образуют в медианной части материнского побега компактную зону. Растут прерывисто. Почки закрытые.

Metasequoia S. Miki (1/1), *Glyptostrobus* Endlicher (1/1), *Taxodium* Richard (2/2). Для родов установлено шесть типов МСП, представленных неразветвленными побегами (рис. 8, А, Б, Е) и МСП, силлептически ветвящимися до боковых побегов второго и третьего порядка (рис. 8, В–Д). Как у *Araucaria*, ортотропные МСП силлептически ветвятся с образованием ложных мутовок из плагиотропных боковых побегов. Образование таких силлептических побегов происходит на этапе замедления роста ортотропного материнского побега. После остановки роста материнского побега силлептические побеги продолжают нарастать (рис. 8, Д). Растут прерывисто. Почки закрытые.

Функцию трофических побегов выполняют брахибласты, у которых не формируется верхушечная почка. У *Metasequoia* в конце вегетационного сезона брахибласт отмирает до почки регулярного возобновления, которая закладывается в базальной части брахибласта (рис. 8, Е) У *Taxodium* почки возобновления брахибластов погруженные в толщу первичной коры и незаметны (Doak, 1935).

Sequoia (D. Don) Endlicher (1/1) Для рода установлены пять типов МСП, представленных неразветвленными побегами (рис. 9, А–В) и МСП силлептически ветвящимися до боковых ветвей второго порядка (рис. 9, Г, Д). Рост непрерывный у ростовых побегов, участвующих в формировании ствола и имеющих низкие порядки ветвления, и прерывистый у трофических побегов. Как у *Araucaria*, ортотропные МСП силлептически ветвятся с образованием ложных мутовок плагиотропных боковых побегов, которые продолжают рост после завершения роста ортотропной части (рис. 9, Д).

У родов *Callitris* Ventenat (2/20), *Microbiota* Komarov (1/1), *Tetraclinis* Masters (1/1) установлены пять типов МСП, представленных либо силлептически ветвящимися до третьего порядка (рис. 10, Б–Г), либо неразветвленными элементарными побегами (рис. 10, А). Ветвление происходит в разных плоскостях. У неизученных видов рода *Callitris* возможны иные структуры. Почки открытые, рост прерывистый или непрерывный.

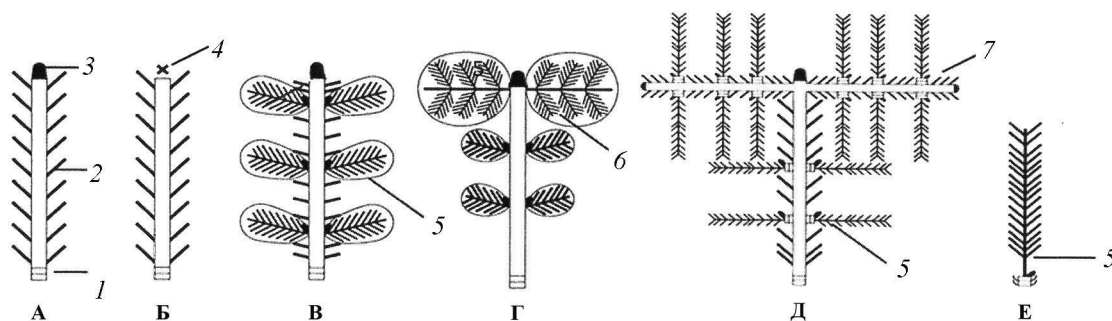


Рис. 8. Организация МСП у рода *Metasequoia*. А – неразветвленная МСП с закрытой верхушечной почкой. Б – неразветвленная МСП с отмершей верхушечной почкой. В – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого порядка, представленными однолетними брахибластами с сериальными почками возобновления. Г – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого и второго порядков, представленными однолетними структурами. Д – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого и второго порядков, однолетними и зимующими. Е – брахибласт, в дальнейшем нарастающий базисимподиально (1 – почечное кольцо, 2 – листья, 3 – верхушечная закрытая почка, 4 – отмершая почка, 5 – брахибласт, 6 – разветвленная филломорфная ветвь, живущая один сезон, 7 – силлептически разветвленные плагиотропными побегами первого порядка, образующий скелетную ветвь)

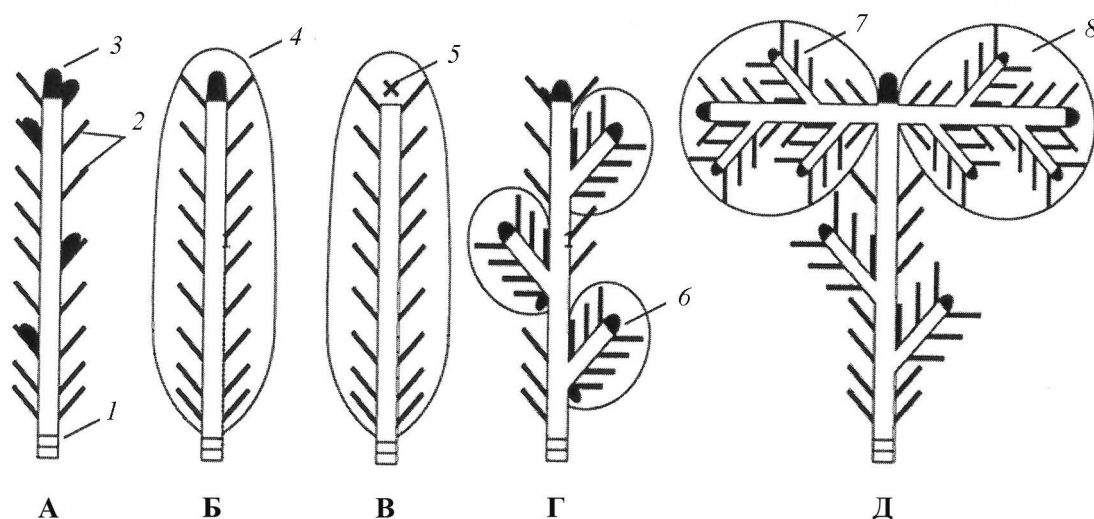


Рис. 9. Организация МСП у рода *Sequoia*. А – неразветвленный побег с боковыми почками, распределенными по длине побега. Б – неразветвленный плоский побег с верхушечной почкой; В – неразветвленный плоский побег с отмершей верхушечной почкой. Г – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого порядка. Д – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами первого и второго порядков (1 – почечное кольцо, 2 – листья, 3 – верхушечная закрытая почка, 4 – филломорфная ветвь, 5 – отмершая почка, 6 – силлептические побеги первого порядка, 7 – силлептические побеги второго порядка, 8 – силлептически разветвленные плагиотропными побегами первого порядка, силлептические плагиотропные побеги, расположенные в дистальной части материнского ортотропного побега)

Juniperus Linnaeus (19/66). Для рода установлены семь типов МСП, представленных либо силлептически ветвящимися до третьего порядка (рис. 10, Б–Г; рис. 10, Е, Ж), либо неразветвленными побегами (рис. 10, А). Ветвление происходит в разных плоскостях или в одной плоскости. У неизученных видов рода возможны иные структуры. Почки открытые или закрытые, рост прерывистый или непрерывный.

Cupressus Linnaeus (8/26) Для рода установлены девять типов МСП, представленных неразветвленными побегами (рис. 10, А) и силлептически ветвящимися МСП с образованием боковых побегов до четвертого порядка ветвления (рис. 10, Б–И). Образование боковых побегов происходит как в разных плоскостях (рис. 10, Б–Д), так и в одной плоскости (рис. 10, Е–З). У *C. cashmeriana* Roule имеются плагиотропные МСП с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной плоскости (рис. 10, Е), в результате формируется перистая плагиотропная или поникающая ветвь. Побеги ряда видов (*C. funebris* Endlicher и др.) на ортотропных радиальносимметричных системах побегов несут уплощенные разветвленные боковые ветви (рис. 10, И). У неизученных видов рода возможны иные структуры. Почки открытые или закрытые, рост прерывистый или непрерывный.

Calocedrus Kurz (2/4), *Chamaecyparis* Spach (6/6), *Platycladus* Spach (1/1), *Thuja* Linnaeus (6/6), *Thujopsis* P. Siebold et Zuccarini (1/1) Установлены шесть типов МСП, представленных либо неразветвленными побегами (рис. 10, А), силлептически ветвящимися до боковых побегов четвертого порядка (рис. 10, Б, Е–И), либо неразветвленными элементарными побегами (рис. 10, А). Трофические побеги билатерально симметричные, являются филломорфными ветвями, где наращивание ассимилирующей поверхности осуществляется за счет ветвления уплощенных побегов с диморфными, фациальными и латеральными листьями, которые расположены в соседних узлах. У группы форм 'Plumosa' *Chamaecyparis pisifera* (P. Siebold & Zuccarini) Endlicher имеются плагиотропные МСП с силлептическими боковыми побегами, расположенными в одной (горизонтальной) плоскости, в результате формируется перистая плагиотропная ветвь, типичная для *Araucaria*. Побеги последнего порядка ветвления радиально симметричные, с цилиндрическим стеблем.

Семейство Sciadopityaceae

Для рода *Sciadopitys* P. Siebold et Zuccarini (1/1) установлены четыре типа МСП. Они представлены очень короткими неразветвленными

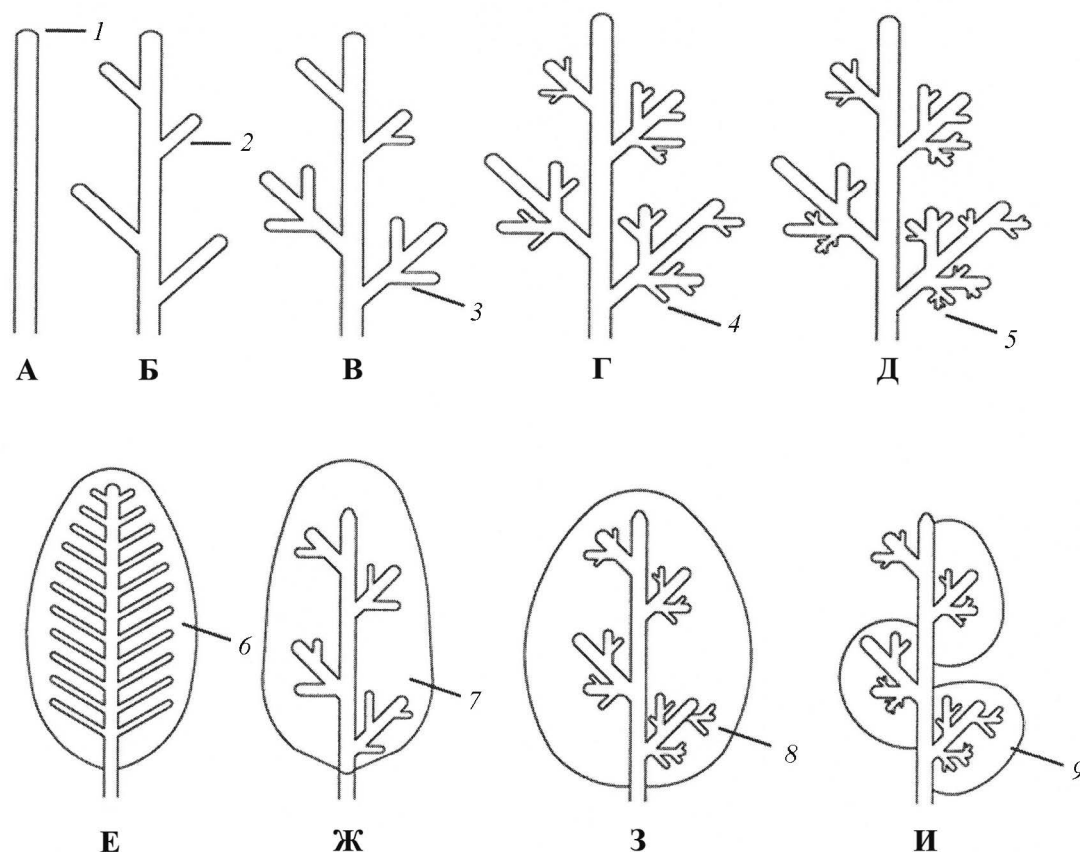


Рис. 10. Организация МСП у рода *Cupressus*. А – неразветвленный побег с верхушечной почкой. Б, В, Г, Д – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами разных порядков, ветвление в разных плоскостях. 6, 7, 8 – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами разных порядков, ветвление в одной плоскости. 9 – силлептически разветвленная МСП с боковыми побегами разных порядков, с уплощенными ветвями. Все почки открытые. Чешуевидные листья не показаны (1 – открытая почка, 2 – силлептические побеги первого порядка, 3 – силлептические побеги второго порядка, 4 – силлептические побеги третьего порядка, 5 – силлептические побеги четвертого порядка, 6 – силлептические побеги первого порядка, расположенные в одной плоскости по всей длине материнского побега, 7 – силлептические побеги второго порядка, расположенные в одной плоскости, 8 – силлептические побеги третьего порядка, расположенные в одной плоскости, 9 – уплощенные ветви разных порядков ветвления)

ювенильными побегами, а также силлептически ветвящимися до боковых третьего порядка ростоыми побегами, несущими филлокладии. Ювенильный побег единственный, он часть главного, несет листья, схожие с семядолями, с простой нераздельной верхушкой (рис. 11, А). У некоторых проростков ювенильные листья вообще отсутствуют, вместо них развиваются побеги с пазушными филлокладиями. Взрослые побеги радиально симметричные, ортотропные или плагиотропные, всегда несут сближенные филлокладии в верхушечной розетке, развивающиеся в пазухах чешуевидных листьев (рис. 11, Б). Ниже верхушечной розетки междоузлия длиннее, в узлах чешуевидные листья, в пазухах которых нет ни филлокладиев,

ни оформленных почек. На мощных ростовых побегах развиваются боковые силлептические побеги, ветвящиеся до второго порядка (рис. 11, В, Г) и формирующие собственные верхушечные розетки из филлокладиев.

Семейство Тахасеае

У всех изученных родов семейства – *Amentotaxus* Pilger (1/3), *Cephalotaxus* Siebold et Zuccarini ex Endlicher (3/11), *Pseudotaxus* W.C. Cheng (1/1), *Taxus* Linnaeus (7/13), *Torreya* Arnott (4/6) установлены три типа МСП, представленных неразветвленными побегами, отличающимися друг от друга расположением боковых почек (рис. 1). МСП без боковых почек (рис. 1, А) характерны для

трофических плагиотропных побегов в затененных частях кроны; с компактным расположением почек (рис. 1, Б) – в разных частях кроны, у различных побегов; МСП с рассеянным расположением боковых почек (рис. 1, В) характерны для мощных ростовых побегов. Почки закрытые, рост прерывистый.

Обсуждение результатов

У изученных родов МСП представляют собой неразветвленные или ветвящиеся системы побегов. Неразветвленная моноритмическая система тождественна элементарному побегу в исходном смысле (Грудзинская, 1960). Такие МСП имеются практически у всех изученных родов. Исключением можно считать только роды с филлокладиями: *Phyllocladus* и *Sciadopitys*. У последнего существуют экземпляры, у которых уже первый прирост главного побега после семядольного узла несет филлокладии, т.е. является системой из главного и боковых побегов первого порядка. У неизученных видов рода *Phyllocladus*, возможно, встречаются подобные системы побегов.

Неразветвленные МСП у ростовых побегов, в том числе на главной оси, могут быть в системах побегов высоких порядков ветвления. Рост таких МСП может быть детерминирован (и тогда они либо завершаются генеративными структурами, либо верхушка полностью расхо-

дуются на формирование вегетативного побега), а также рост может быть неопределенным. В первом случае это филломорфная ветвь или ее недостаточно уплощенный аналог. Их разнообразие обусловлено структурными особенностями: длиной междоузлий, распределением боковых почек, длительностью жизни оси. Неразветвленные моноритмические системы характерны не только для растений с сезонным климатом, но именно там они преобладают. Неразветвленные МСП встречаются во внутренних ограничено освещенных частях кроны.

Силлептически разветвленные МСП делятся на две группы. У одних образование и рост боковых ветвей происходит одновременно и примерно с равной скоростью. В результате материнский побег в системе доминирует и сохраняет преимущество в скорости роста и размерах над боковыми. Последние могут быть ростовыми и трофическими, удлиненными и укороченными, специализированными и неспециализированными. МСП такого облика чаще встречаются у растений, обитающих в безморозном климате. У некоторых родов (*Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*, *Larix*, *Pinus*, *Platycladus*, *Pseudotsuga*, *Thuja*, *Thujopsis*, *Tsuga*) они формируются и в областях с суровыми зимами.

Другая группа МСП с силлептическим ветвлением имеет существенную дифференциацию осей разных порядков ветвления и направлений

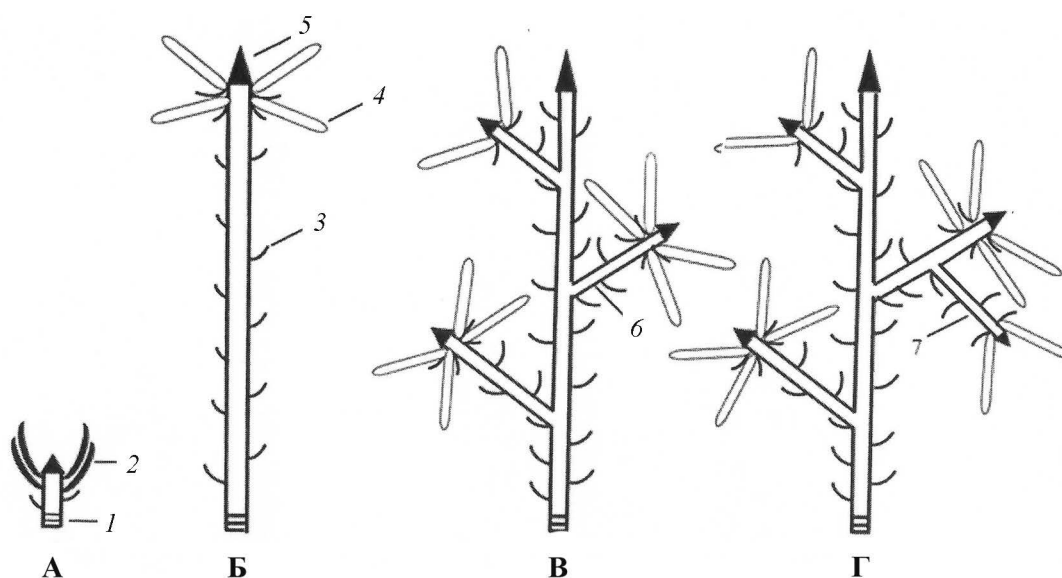


Рис. 11. Организация МСП у рода *Sciadopitys*: 1 – ювенильный побег с чешуевидными и игольчатыми листьями, 2 – МСП с неразветвленным ростовым побегом и филлокладиями. 3, 4 – МСП с разветвленными ростовыми побегами и филлокладиями (1 – почечное кольцо; 2 – ювенильные листья, 3 – чешуевидные листья, 4 – филлокладий, 5 – верхушечная закрытая почка, 6 – силлептические побеги первого порядка, 7 – силлептические побеги второго порядка)

роста. Ортотропная часть обладает прерывистым ростом, завершает его ко времени начала отращения боковых силлептических побегов первого порядка ветвления, которые продолжают рост. Такие МСП позволяют формировать незатененную новую ассимилирующую поверхность. Она обеспечивает максимальное использование светового потока. Чем выше максимальная площадь органов фотосинтеза, тем эффективнее этот процесс. Такие МСП у ортотропных побегов *Araucaria*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Taxodium* и *Sequoia* образуются за один продолжительный период роста. Такой рост возможен только в безморозном климате, когда возможен длительный срок вегетации. Похожие конструкции известны для разных групп растений, архитектурные модели Holtum, Corner, Tomlinson, Schoute, Massart, Cook, Rauh, Attims, Troll (Hallé et al., 1978). В климате с продолжительным холодным сезоном этот процесс протекает в два этапа: на первом отрастает вертикальная часть системы, а на втором – обратный конус из боковых побегов. Все это происходит за два относительно коротких периода роста в разные сезоны вегетации.

Заключение

Моноритмические системы побегов (МСП) представлены у Pinopsida неразветвленными

или силлептически ветвящимися до седьмого порядка системами побегов. Боковые почки и силлептические побеги могут располагаться компактно или рассеяно. В состав МСП входят специализированные боковые побеги или МСП могут быть целиком представлены филломорфными ветвями, филлокладиями или брахибластами.

Число вариантов МСП в пределах рода может варьировать от 3 до 9. Для каждого рода существует ограниченное число вариантов, которые сходны в пределах семейств. Наибольшее разнообразие вариантов строения моноритмических систем побегов характерно для семейства Cupressaceae.

Моноритмические системы побегов дифференцированы на ростовые и трофические. У последних рост и продолжительность жизни ограничены. В пределе специализации моноритмические системы представлены брахибластами, филломорфными ветвями и филлокладиями.

Силлептически разветвленные моноритмические системы побегов свойственны растениям, обитающим в безморозном климате. Для родов из ареалов с суровыми зимами характерны неветвящиеся или ограниченно ветвящиеся МСП.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

- Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений. // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–32 [Antonova I.S., Azova O.V. Arkhitekturnye modeli krony drevesnykh rastenii // Bot. zhurn. 1999. T. 84. № 3. S. 10–32].
- Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113 [Gatsuk L.E. Gemmaksilyarnye rasteniya i sistema sopodchinennykh edinits ikh pobegovogo tela // Byul. MOIP. Otd. Biol. 1974. T. 79. Vyp. 1. S. 100–113].
- Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18–19 [Gatsuk L.E. Ierarkhicheskaya sistema strukturno-biologicheskikh edinits rastitel'nogo organizma, vydelennykh na makromorfologicheskome urovne // Uspekhi ekologicheskoi morfologii rastenii i ee vliyanie na smezhnye nauki. 1994. M., S. 18–19].
- Гатцук Л.Е. Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // «Современные подходы к описанию структуры растений». 2008. Киров. С. 26–47 [Gatsuk L.E. Rastitel'nyi organizm: opyt postroeniya ierarkhicheskoi sistemy ego strukturno-biologicheskikh edinit. // «Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rastenii». 2008. Kirov. S. 26–47].
- Горошкевич С.Н. Структура и развитие элементарного побега кедра сибирского // Вестн. Томского гос. университета. Биол. 2014. Т. 28. № 4. С. 37–55 [Goroshkevich S.N. Struktura i razvitie elementarnogo pobega kedra sibirskogo // Vestn. Tomskogo gos. universiteta. Biol. 2014. T. 28. № 4. S. 37–55].
- Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968–978 [Grudzinskaya I.A. Letnee pobegoobrazovanie u drevesnykh rastenii i ego klassifikatsiya. // Bot. zhurn. 1960. T. 45. № 7. S. 968–978].
- Кузнецова Т.В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 1–11 [Kuznetsova T.V. K istorii razvitiya predstavlenii o plane stroeniya pobega sosudistyx rastenii i o meste filloma v nem // Bot. zhurn. 1995. T. 80. № 7. S. 1–11].

- Матюхин Д.Л. Типология вегетативных побегов в классе Pinopsida // Известия ТСХА. 2010. № 5. С. 46–56 [Matyukhin D.L. Tipologiya vegetativnykh pobegov v klasse Pinopsida. // Izvestiya TSKhA. 2010. № 5. S. 46–56].
- Матюхин, Д.Л. Системы элементарных моноритмических побегов у хвойных // Известия ТСХА. 2012. № 1. С. 142–152 [Matyukhin, D.L. Sistemy elementarnykh monoritmicheskikh pobegov u khvoynykh. // Izvestiya TSKhA. 2012. № 1. S. 142–152].
- Мейен С.В. Гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитов путем гамогетеротопии (переноса признаков с одного пола на другой) // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 3. С. 291–309 [Meyen S.V. Gipoteza proiskhozhdeniya pokrytosemennykh ot bennettitov putem gamogeterotropii (perenosa priznakov s odnogo pola na drugoi). // Zhurn. obshch. biol. 1986. T. 47. № 3. S. 291–309].
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987. 380 с. [Meyen S.V. Osnovy paleobotaniki. M., 1987. 380 s].
- Михалевская О.Б. Структура и развитие боковых силептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., 1995. С. 70–76 [Mikhalevskaya O.B. Struktura i razvitie bokovykh sillepticheskikh pobegov u drevesnykh rastenii i predstavlenie ob elementarnom pobege. // «Aktual'nye voprosy ekologicheskoi morfologii rastenii». M., 1995. S. 70–76].
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с. [Serebryakov I.G. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii. M., 1952. 391 s].
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с. [Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. M., 1962. 378 s].
- Barthélémy D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants // Acta Biotheoretica. 1991. Vol. 39. P. 309–323.
- Bartelemy D., Grosfeld J., Bouroulet-Hallard F., Ducatillion C. Biology, growth and development // Cypress. A Practical Handbook. Florence, 1999. P. 27–34.
- Bégin C., Fillion L. Black spruce (*Picea mariana*) architecture // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 664–672.
- Beissner L., Fitschen J. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1930. 765 S.
- Doak C.C. Evolution of foliar types, dwarf shoots, and cone scales of *Pinus*, with remarks concerning similar structures in related forms // Illinois biological monographs 1935. Vol. 13. Iss. 3. P. 7–95.
- Earle C.J. The Gymnosperm Database. 2023 (<http://www.conifers.org>).
- Eckenwalder J.E. Conifers of the World. The complete reference // Portland, London. 2009. 720 p.
- Edelin C. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères // Bulletin de la Société Botanique de France. Lett. Botaniques. 1981. Vol. 128. N 3. P. 177–188.
- Goebel K. von. Organographie der Pflanzen. 3 ed., parts 1–3. Jena. 1928–1931.
- Grosfeld J. Arquitectura y dinámica de crecimiento de *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch (Araucariaceae): PhD Thesis. Comahue. 1994. 250 p.
- Grosfeld J., Barthélémy D., Brion C. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat / Kurmann M.H., Hemsley A.R. (Eds.), The Evolution of Plant Architecture. Royal Botanical Gardens. Kew, 1999. P. 109–122.
- Hallé F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests. Berlin, 1978. 441 p.
- Laubenfels D.J. The external morphology of coniferous leaves // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. P. 1–20.
- Prevost M.F. Architecture del quelques Apocynacees ligneuses // Mem. Soc. Bot. Fr. 1967. Vol. 4. P. 24–36.
- Sabatier S., Baradat P., Barthélémy D. 2003. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae) // Annals of Forest. Science. Vol. 60. P. 19–29.
- Tomlinson P.B. Crown structure in Araucariaceae // Available at website Proceedings of the International Dendrology Society 2003, Araucariaceae, Auckland. 16 pp.
- Tomlinson P.B. Takaso T. Rattenbury J.A. Developmental shoot morphology in *Phyllocladus* (Podocarpaceae) // Bot. Journ. of the Linnean Society. 1989. Vol. 99. P. 223–248.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd I. Vegetationsorgane. Teil I. Berlin. 1937. 955 S.
- Veillon, J.-M. Architecture of the New Caledonian species of *Araucaria* / Tropical trees as living systems. Cambridge. 1978. P. 233–245.
- Veillon J.-M. Architecture des espèces néocalédoniennes du genre *Araucaria* // Candollea. 1980. Vol. 35. P. 609–640.

Информация об авторе

Матюхин Дмитрий Леонидович – доцент кафедры ботаники Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (d.matukhin@rgau-msha.ru).

Information about the author

Matyukhin Dmitry Leonidovich – Associate Professor of the Department of Botany of the Russian State Agrarian University – Timiryazev Agricultural Academy.

Статья поступила в редакцию 19.02.2023; одобрена после рецензирования 24.05.2024; принята к публикации 26.05.2024.

The article was submitted 19.02.2023; approved after reviewing 24.05.2024; accepted for publication 26.05.2024.

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 581.9

**СПЕКТР ВЕДУЩИХ СЕМЕЙСТВ: БУХГАЛТЕРСКИЙ АНАЛИЗ
ИЛИ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ИНСТРУМЕНТ?**

**Наталья Михайловна Решетникова¹, Андрей Викторович Щербаков²,
Марина Васильевна Казакова³**

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

³ Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина

Автор, ответственный за переписку: Наталья Михайловна Решетникова,
n.m.reshet@yandex.ru

Аннотация. В статье обсуждается недостаточность анализа «ведущих семейств флоры» («спектра ведущих семейств флоры») как простого перечисления ранжированных по видовому богатству семейств. Подобный псевдоанализ авторы называют «бухгалтерско-бюрократическим», так как биологического смысла эти цифры сами по себе не несут. Рассмотрены ограничения, которые накладывают на возможность сравнения цифр разные подходы авторов к объему флоры. Указано, что подход А.П. Хохрякова с учетом семейства, расположенного на третьем месте по числу видов, оказывает помощь в выявлении зональности локальной флоры на участках, переходных между зонами в Средней России. Авторами рассмотрена возможность сравнения спектров разных территорий для выявления особенностей флоры или сравнения изменения флоры во времени на одних и тех же территориях.

Ключевые слова: А.П. Хохряков, таксономический анализ флоры, ведущие семейства флоры, анализ флоры

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-3-77-86

Благодарности. Благодарим за помощь, дружескую поддержку и содействие сотрудников гербариев, где мы работали. Выражаем искреннюю благодарность коллегам, вместе с которыми мы вели флористические работы, а также обсуждали вопросы флорогенеза, в первую очередь, нашим учителям В.С. Новикову и В.Н. Тихомирову, а также С.Р. Майорову.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственных заданий ГБС РАН № 122042700002-6, МГУ имени М.В. Ломоносова № 121032500084-6 и актуальной тематики лаборатории по изучению и охране биоразнообразия РГУ им. С.А. Есенина.

Для цитирования: Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Казакова М.В. Спектр ведущих семейств: бухгалтерский анализ или дополнительный инструмент? // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 77–86.

ORIGINAL ARTICLE

THE “LEADING FAMILIES SPECTRUM”: JUST AN ACCOUNTING ANALYSIS OR A USEFUL TOOL FOR RESEARCHERS?

Natalia M. Reshetnikova¹, Andrey V. Shcherbakov², Marina V. Kazakova³¹ Tsitsin Main Botanical Garden RAS² M.V. Lomonosov Moscow State University³ S.A. Yesenin Ryazan State University**Corresponding author:** Natalia M. Reshetnikova, n.m.reshet@yandex.ru

Abstract. The article discusses the insufficiency of the “leading families of flora” (“spectrum of leading families of flora”) analysis – a simple list of families ranked by species richness. The authors call such a pseudo-analysis “accounting-bureaucratic”, since these figures themselves do not carry any biological meaning. The limitations imposed on the possibility of comparing figures by different approaches of the authors to the flora’s volume are considered. It is indicated that A.P. Khokhryakov’s approach – focusing on the family, ranking third in the number of species – helps in attributing zonality of the local flora in areas transitional between the basic vegetation zones in Central Russia. The authors considered the possibility of comparing the spectra of different territories to identify the features of the flora or compare changes in the flora within the same territories.

Keywords: A.P. Khokhryakov, taxonomic analysis of flora, leading families of flora, analysis of flora

Acknowledgments. Keepers, curators and staff members of the Herbaria we worked in are greatly acknowledged for assistance. We’d like to express our sincere gratitude to our colleagues, together with whom we conducted floristic work, and, first of all, to our teachers V.S. Novikov and V.N. Tikhomirov, as well as S.R. Mayorov.

Financial Support. The work was carried out within the framework of the Tsitsin Main Botanical Garden Institutional Research Project № 122042700002-6, Lomonosov Moscow State University No. 121032500084-6 and the current topics of the Laboratory for the Study and Protection of Biodiversity of Ryazan State University named after S.A. Yesenin.

For citation: Reshetnikova N.M., Shcherbakov A.V., Kazakova M.V. The “Leading Families Spectrum”: just and accounting analysis or a useful tool for researchers? // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. S. 77–86.

Основная ценность флористической работы заключается в ее первичных данных, а их анализ или те или иные интерпретации носят производный характер. Тем не менее, при завершении работы мы всегда стремимся сделать заключения, которые хотелось бы обосновать расчетами, хотя бы претендующими на некоторое «научнообразие». Поэтому в большинстве флористических работ, особенно квалификационных (дипломных и диссертационных), выполненных в конце XX – начале XXI в., мы можем видеть так называемый «спектр ведущих семейств флоры», как правило, подаваемый в качестве обязательного элемента таксономического анализа. Обычно этот спектр представляет список из 10–15 наиболее богатых видами семейств,

расположенных в порядке убывания их видового богатства.

История вопроса

Понятие спектра ведущих семейств было популяризировано А.И. Толмачевым в его учебнике «Введение в географию растений» (Толмачев, 1974), вторая половина которого была посвящена анализу отдельных флор в глобальном масштабе. Для сравнения между собой флор разного возраста, размера, выявленного или реального видового богатства А.И. Толмачев предложил использовать пять наиболее богатых видами семейств флоры, обращая особое внимание на семейства, являющиеся для разных флор общими или различными.

Кроме того, оказалось, что подобные спектры могут сравниваться не только качественно, но и количественно, с использованием метода ранговой корреляции. В частности, такие сравнения региональных и локальных флор по десяти ведущим семействам в 1970-е годы с использованием коэффициента ранговой корреляции М. Кендалла (Kendall, 1948) были сделаны Л.И. Малышевым (1972, 1976) при обсуждении флористического разнообразия разных ландшафтных зон СССР, а также для сравнения локальных флор в пределах плато Путорана.

Необходимость обращения к этому методу сравнения флор связана с тем, что реально мы всегда сравниваем между собой не флоры в целом, а более или менее полные выборки из них. Даже на территории прекрасно изученных флор регулярно обнаруживаются новые виды. При использовании метода сравнения по спектру ведущих семейств находка 1–2 новых видов, как правило, не меняет положения семейства в спектре, если только эти флоры не слишком бедные (менее 300–350 видов).

Недостатки «бухгалтерско-бюрократического» подхода

Этот «красивый» метод, к тому же использующий математические механизмы, сразу привлек внимание флористов, став популярным и практически неотъемлемым атрибутом флористических работ, претендующих на научность. Однако подавляющее большинство авторов подобных работ (принципиально не цитируем их) ограничиваются простым перечислением ранжированных по видовому богатству семейств, называя это «таксономическим (или систематическим) анализом флоры». Причем найти работы, в которых эти спектры сравнивались бы со спектрами других территорий или участков по схемам, предложенным Л.И. Малышевым (1972, 1976), найти крайне сложно. Поэтому подобный псевдоанализ правильнее называть «бухгалтерско-бюрократическим» (Щербаков, 2001), так как биологического смысла эти цифры сами по себе не несут.

А.П. Хохряков в своей работе «Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике» (Хохряков, 2000), обсуждая возможности этого метода, одним из первых сформулировал один из его недостатков: таксономический спектр не отражает особенностей растительности, т.е. реального обилия таксонов-эдификаторов (например, господство Pinaceae в Сибири).

Кроме того, число видов в семействе и доля этого семейства в видовом богатстве флоры мо-

гут меняться в зависимости от понимания объема таксонов, рассмотрения межвидовых гибридов, полноты и детальности изучения адвентивной составляющей флоры, включением в нее культиваров открытого грунта. Это означает, что сравнение флористических спектров при недоступности списков флор не имеет биологического смысла и, скорее всего, послужит основой для неверных выводов, если составители спектров по-разному подходили к отбору таксонов во флору и их объему. Иными словами, подобные публикации «голых цифр» даже при условии их сравнения не ведут нас к новому знанию и лишь создают «информационный шум» (Щербаков, 2006).

Первые два семейства Compositae (Asteraceae) и Gramineae (Poaceae) всегда находятся на первых местах во всех спектрах северной Голарктики (Малышев, 1972; Толмачев, 1974; Хохряков, 1995). Вывод о том, что эти семейства преобладают во флоре, вовсе не нуждается в дополнительном подтверждении какими-либо цифрами.

Многое зависит от принятых флористом представлений об объеме семейств. Таксономические ревизии, основанные на молекулярно-генетических исследованиях, приведших к построению и широкому использованию системы APG-IV (2016), заметно поменяли традиционные представления об объеме некоторых семейств нашей флоры. Например, перенос ряда родов из семейства Scrophulariaceae в Plantaginaceae (особенно самого массового у нас рода *Veronica*) и в Orobanchaceae сильно понижает его ранг в таксономическом спектре флоры, одновременно повышая ранг семейства Plantaginaceae. В связи с этим в одной из проанализированных нами дипломных работ «интересной» особенностью флоры оказалось высокое место, занимаемое подорожниковыми. Вероятно, эта «проблема» (как и заметное увеличение доли вересковых в северных флорах) в будущем будет возникать регулярно.

Включение в общий список флоры многочисленных древесных интродуцированных видов, сделанное без каких-либо оговорок, повышает ранг семейств Salicaceae, Rosaceae и Caprifoliaceae. Избежать подобных ошибок при сравнении двух или нескольких флор можно, только приняв единую для них трактовку объема семейств, а также проводя отдельный анализ для аборигенной и адвентивной фракций флор.

Включение в общий список в качестве отдельных видов многочисленных апомиктических «микровидов» лютиков, манжеток, одуванчиков, рогульников, ястребинок (в широком смысле) заметно повысит «статус» их семейств (соответственно

Ranunculaceae, Rosaceae и др.) в таксономическом спектре.

Возможности применения таксономических спектров флоры

Третье семейство по положению в спектре, характеризует менее обширные области Голарктики: для Арктики и Дальнего Востока таковым является Сурегасеае, для большинства стран Средиземноморья и Центральной Азии – Fabaceae (Leguminosae), для некоторых стран Центральной Европы – Rosaceae, Передней Азии – Labiatae (Lamiaceae), для европейских высокогорий – Ranunculaceae и т.п. (Толмачев, 1974).

Обычно, изучая локальную флору, исследователь заранее знает, в какой области Голарктики находится обследуемая территория. Однако в пограничных районах (в лесостепной зоне или на переходе от зоны хвойно-широколиственных лесов к широколиственным лесам), а также на трансформированных территориях (парциальные флоры карьеров, терриконов или железных дорог) и в староосвоенных районах таксономический спектр может значимо характеризовать те или иные особенности флоры.

А.П. Хохряков (2000), отмечал, что визуальное сравнение списков дает качественные оценки в первой триаде семейств (и сложное высчитывание долей и процентов не нужно!), а затем значимое место может иметь вторая триада. Дальнейшие цифры менее важны.

По расчетам А.П. Хохрякова (1995, 2000), сделанным на основе систематических спектров А.И. Толмачева и Л.И. Малышева, а также анализа данных многочисленных «флор» и «определителей» (всего 24 спектра из европейской части России), третье место в таких спектрах в Средней России занимают:

1) семейство Сурегасеае – в северной части Средней России: южная граница более или менее соответствует границе полосы смешанных лесов;

2) семейство Leguminosae (Fabaceae), северная граница массового распространения которого проходит от Белгородской обл. на западе до Ульяновской на востоке (примерно совпадая с зоной ковыльных степей);

3) семейство Rosaceae – в центре Средней России (Московская и Ивановская области), запад Европейской России;

4) семейство Cruciferae (Brassicaceae) – южнее «зоны Rosaceae» (Тульская, Курская, Воронежская области).

5) семейство Labiatae (Lamiaceae) выходит на третье место юго-восточнее, в некоторых районах Средней Азии.

Подобный подход А.П. Хохрякова до некоторой степени оказывает помощь в выявлении зональности локальной флоры на переходных участках.

Сравнение близких спектров

В личном разговоре первого автора с В.С. Новиковым о возможностях анализа таксономических спектров (2002) Владимир Сергеевич высказал пожелание не просто констатировать расположение семейства в спектре, но и объяснять причину этого, по возможности, сравнивая его в разных флорах. Имеет смысл не столько обращать внимание на собственно таксономический спектр того или иного участка или территории, сколько сравнивать два или несколько спектров разных территорий как смежных, так и удаленных друг от друга. А.П. Хохряков (2000) считал, что сравнение разновеликих, но включающих друг в друга флор, имеет больше смысла, нежели сравнение равновеликих, но значительно удаленных.

Необходимо также учитывать, что флора является динамической системой, изменяющейся под воздействием как природных факторов, так и хозяйственной деятельности. Очевидно, происходящие в последние десятилетия изменения в составе флор, обусловленные глобальными климатическими процессами, также могут повлечь за собой изменение положения ведущих семейств в таксономических спектрах. Как правило, целесообразен раздельный анализ адвентивной и аборигенной фракций флоры.

По нашим наблюдениям в Средней России:

при адвентизации и синантропизации флоры или специальном тщательном изучении заносных растений семейства Cruciferae (Brassicaceae) и Chenopodiaceae или Amaranthaceae s. l. увеличивается численность;

число представителей семейства Rosaceae существенно возрастает при дичании декоративных кустарников и/или включении в состав флоры культиваров-колонофитов, что отражает заметное антропогенное влияние, а также при специальных подробных исследованиях рода *Alchemilla*;

число видов семейства Сурегасеае и их доля во флоре уменьшаются по мере движения с севера на юг, что связано с резким сокращением площади болот и иных переувлажненных местообитаний на границе лесной и степной зон. Сейчас это стало особенно заметно из-за пересы-

хания водных объектов и ветландов западного лесостепного комплекса в Воронежской, Липецкой и Тамбовской областях, а также осушения болот и мелиорации в южных районах лесной зоны;

семейство Leguminosae (Fabaceae) включает преимущественно луговые, опушечные и лугово-степные виды, а потому его многочисленность свидетельствует о разнообразии луговых (и лугово-степных) биотопов; максимальное видовое богатство этого семейства характерно для Древнесредиземноморского флористического подцарства, что ведет к заметному повышению числа его видов по мере продвижения в аридные регионы;

относительно высокое положение в спектре семейства Ranunculaceae связано с наличием и разнообразием переувлажненных местообитаний, а также с выбранной исследователем трактовки объема вида в группе *Ranunculus auricomus* – *R. cassubicus*; в европейских спектрах, по А.П. Хохрякову (2020), это семейство преобладает в лугово-альпийских флорах;

относительно высокое положение в спектре семейства Caryophyllaceae, как правило, свидетельствует об относительно бедных почвах на территории;

относительно высокое положение в спектре семейства Umbelliferae (Apiaceae), также характерного для Древнесредиземноморского флористического подцарства, указывает на аридность климата;

богатство Labiatae (Lamiaceae) характерно для некоторых участков степной зоны, выходов мелов, чередующихся с участками степей. По А.П. Хохрякову (2020), это семейство характеризует среднеазиатский тип флор, поэтому его ранг в европейских флорах будет повышаться в юго-восточной части Европы.

Модельные семейства

Дополнительную информацию также может дать сравнение современного состава флоры со старыми данными. В этом отношении весьма показательны сокращения в Средней России числа видов, их встречаемости и численности некоторых семейств, обычно не входящих в первую десятку: Ericaceae, Pyrolaceae и Orchidaceae. Как мы отмечали выше, из-за потепления климата и увеличения интенсивности хозяйственной деятельности (особенно сопряженной с преднамеренным или непреднамеренным переносом диаспор), в Средней России заметно увеличивается число видов из

семейств Cruciferae (Brassicaceae) и Amaranthaceae s. l. и их доля во флоре.

Основные факторы, влияющие на распространение видов в Средней России: изменение климата в сторону его потепления, эвтрофикация, а также создание новых местообитаний (насыпи железных и шоссейных дорог, имитирующих каменистые склоны, использование противогололедных солей, при которых на обочинах дорог и в кюветах образуются засоленные местообитания, создание водохранилищ, а также прудов для орошения, где моделируются гидрологические условия, характерные для водоемов аридной зоны, образование водоемов с термальными водами и т.п.). Все эти факторы способствуют прогрессу в Средней России представителей семейств, широко распространенных южнее. С другой стороны, эвтрофикация, осушение болот, торфоразработки, кислотные дожди, лесные пожары, как правило, ведут к исчезновению представителей семейств, связанных с олиготрофными или бореальными местообитаниями (в первую очередь из семейств Ericaceae s.l. и Orchidaceae). В частности, это было показано при анализе динамики флоры Калужской обл. (Решетникова, 2015), изменений флоры водоемов Тульской и смежных с ней областей (Щербаков, 2011).

Корректное использование анализа спектра ведущих семейств флоры.

А.П. Хохряков (2020) рекомендовал сравнивать флоры в территориальном ряду: от территориально более крупных (эталонных) к более мелким (частным), расположенным внутри эталонной флоры, что позволяет, по мнению автора, выявить флористические особенности или аномалии внутри эталонной флоры. В этой работе, посвященной анализу флористических спектров А.П. Хохряков (2020), рекомендовал проводить сравнение региональной флоры (например, в рамках отдельных областей), которую он называл «частной», с «эталонным спектром» зонального территориального выдела, что позволяет выявить ее особенности. В частности, этим методом он пользовался при обсуждении зонирования поясности в горных флорах Аджарии и Колымского нагорья. Он обсуждал изменение места ведущих семейств в связи с поясностью и сближением их с характерными эталонными спектрами соседних регионов, подчеркивая тем самым влияние разных флорогенетических потоков. Если пользоваться этим инструментом на равнинных территориях Центральной России, то при сравнении

полученных значений абсолютного или относительного числа видов следует единообразно учитывать следующее:

1) понимание автором объема таксонов (на уровнях вид – семейство);

2) составляется ли спектр для флоры в целом, ее аборигенной или чужеродной (адвентивной) фракции;

3) включение во флору не дичающих интродуцентов, сезонных растений открытого грунта и сельскохозяйственных культур;

4) влияние на флору ее адвентизации, особенно заметное в староосвоенных регионах и на высокоурбанизированных территориях; здесь возможны разные подходы: включение всех непреднамеренно занесенных растений, а также дичающих интродуцентов, рассмотрение только природного компонента флоры, добавка к природному компоненту флоры натурализовавшихся заносных растений;

5) полноту исследований и время, в течение которого ведутся исследования, особенно адвентивного компонента флоры.

Для примера рассмотрим несколько спектров из Средней России. Все семейства даны в традиционном объеме, принятом во «Флорах» XX в., с которыми работал А.П. Хохряков.

Калужская область

1) Калужская обл. в целом (аборигенные и натурализовавшиеся чужеродные виды, возобновляющиеся на территории);

2) чужеродная флора Калужской обл. (кроме видов отмеченных лишь в культуре, но включая эфемерофиты и виды, сохраняющиеся долгое время на месте культуры);

3) флора национального парка «Угра» (протяженного с севера на юг региона по долинам рек Угра и Жиздра, включая охранную зону);

4) флора заповедника «Калужские засеки», расположенного на юго-востоке Калужской обл. в бассейне р. Вытебеть и созданного для охраны старых широколиственных лесов. Для подсчета (табл. 1) использованы собственные материалы автора по флоре региона и материалы диссертации А.В. Крылова, посвященной чужеродной флоре (Крылов, 2010).

Рязанская область

1) аборигенная флора Рязанской обл., занимающей пограничное положение на рубеже трех зональных выделов (подтаежная, широколиственно-лесная и лесостепная зоны);

2) аборигенная флора Милославского р-на Рязанской обл. (табл. 2), полностью попадающего в границы лесостепной зоны (Казакова, Щербаков, 2017); для сравнения в табл. 2 включены данные по выборке аборигенной флоры Калужской обл. (Решетникова и др., 2022). В этой выборке в семействе Compositae многочисленные микровиды *Hieracium* и *Pilosella* не включены в анализ; в семействе Rosaceae не рассматриваются многочисленные микровиды *Alchemilla*, принят один линнеон *A. vulgaris*.

По семейству, стоящему на 3-м месте в первой триаде (табл. 1), видно, что Калужская обл. в целом относится к зоне Rosaceae (тип флоры по А.П. Хохрякову), т.е. ее флора соответствует зональному положению области в Средней России. Не исключено, что этот результат обусловлен включением в анализ видов *Alchemilla* и *Rosa*. В следующей триаде на 4-м месте оказалось семейство Сурегасеае, что показывает существенную роль бореальной флоры в регионе. Действительно, несмотря на наличие лесостепных видов в долине Оки, в регионе проходит граница сплошного распространения болот. На 5-м месте находится семейство Cruciferae, чье лидирующее положение, по мнению А.П. Хохрякова, свойственно территориям, расположенным за зоной Rosaceae. Наличие во второй триаде Leguminosae (пусть и на 6-м месте) свидетельствует о разнообразии луговых и лугово-степных ценозов, что мы и наблюдаем на лугах и луговых склонах речных долин. Интересно, что в значительно меньших по площади и менее антропогенно нарушенных, чем Калужская обл., охраняемых территориях (национальном парке «Угра» и заповеднике «Калужские засеки») мы наблюдаем полное совпадение в первых двух триадах и почти полное совпадение в спектрах семейств с региональным спектром, т.е. частной флоры с эталонной, по А.П. Хохрякову). Это свидетельствует о том, что, во-первых, метод флористических спектров действительно может отражать зональные особенности региона даже на небольшой площади, а во-вторых, на этих охраняемых территориях достаточно полно представлены характерные для региона местообитания и сообщества. В национальном парке «Угра» в первую десятку вошло семейство Ranunculaceae, так как здесь представлены все возможные типы водоемов и водотоков региона, а в «Калужских засеках» относительно высока роль Scrophulariaceae (в традиционном для систематики XX в. понимании),

Т а б л и ц а 1

Сравнение спектров семейств четырех флор из Калужской обл. (см. пояснения в тексте); жирным шрифтом выделены семейства, по которым наблюдаются интересные различия в спектрах

Место	Флора Калужской обл. в целом (включая натурализовавшиеся виды)	Чужеродные виды Калужской обл.	Флора национального парка «Угра» (включая натурализовавшиеся виды)	Флора заповедника «Калужские засеки» (включая натурализовавшиеся виды)
1	Compositae (149)	Compositae (54) Rosaceae (54)	Compositae (125)	Compositae (85)
2	Gramineae (141)		Gramineae (123)	Gramineae (74)
3	Rosaceae (119)	Gramineae (42)	Rosaceae (85)	Rosaceae (55)
4	Cyperaceae (84)	Cruciferae (40)	Cyperaceae (68)	Cyperaceae (49)
5	Cruciferae (78)	Leguminosae (28)	Cruciferae (60)	Cruciferae (32)
6	Leguminosae (65)	Chenopodiaceae(19)	Leguminosae (50)	Leguminosae (32)
7	Caryophyllaceae (56)	Caryophyllaceae (14)	Caryophyllaceae (48)	Scrophulariaceae (30)
8	Labiatae (56)	Salicaceae (13)	Labiatae (45)	Caryophyllaceae (27)
9	Scrophulariac.(49)	Umbelliferae (11)	Scrophulariaceae (43)	Labiatae (26)
10	Umbelliferae (43)	Labiatae (10)	Ranunculaceae (37)	Umbelliferae (23)

Т а б л и ц а 2

Сравнение двух спектров аборигенной флоры по Рязанской и Калужской областям (см. пояснения в тексте). Жирным шрифтом выделены семейства, по которым наблюдаются интересные различия в спектрах

Место	Рязанская обл. в целом (аборигенные виды)	Милославский р-н Рязанской обл. (аборигенные виды)	Калужская обл. (только аборигенные виды)
1	Compositae (111)	Compositae (77)	Compositae (97)
2	Gramineae (92)	Gramineae (57)	Gramineae (83)
3	Cyperaceae (76)	Rosaceae (42)	Cyperaceae (77)
4	Caryophyllaceae (51) Rosaceae (51)	Leguminosae (38)	Rosaceae (42)
5		Caryophyllaceae (33)	Caryophyllaceae (42)
6	Leguminosae (50)	Cyperaceae (28)	Scrophulariaceae (38)
7	Scrophulariaceae (43)	Labiatae (27)	Ranunculaceae (36)
8	Labiatae (35)	Scrophulariaceae (25)	Labiatae (35)
9	Ranunculaceae (34)	Umbelliferae (25)	Leguminosae (31)
10	Umbelliferae (31)	Ranunculaceae (20)	Umbelliferae (30)

это отражает высокое разнообразие лесных местообитаний (так как численность представителей других семейств относительно ниже).

Среди чужеродной флоры Калужской обл. мы наблюдаем иное распределение семейств: семейство Rosaceae выходит на 2-е место, что обусловлено наличием большого числа декоративных видов и их дичанием из культуры. Во второй триаде на 4-е место выходит Cruciferae, что отражает роль средиземноморской флоры в культуре и в антропоценозах (сорные растения), а на 6-м месте оказалось семейство Chenopodiaceae, которое вообще отсутствует в первой десятке семейств аборигенной флоры и характерно в Средней России для антропогенно трансформированных местообитаний.

Различия в положении первых 10 семейств (табл. 2), как и предполагалось, начинаются с третьего семейства: в Рязанской обл. его уверенно занимает бореальное семейство Sурегасеае, а в лесостепном Милославском р-не оно ушло на 6-ю позицию. В Милославском р-не 3-е место занимает семейство Rosaceae, что характерно для более южных флор и «зоны Rosaceae» в центре Средней России, по А.П. Хохрякову (1998). Во флоре Рязанской обл. 4-е место заняли семейства Rosaceae и Caryophyllaceae, тогда как Милославском р-не на 4-м месте оказалось семейство Leguminosae, что указывает на богатство и разнообразие луговой и лугово-степной флоры в этой части региона.

При сравнении аборигенной флоры Рязанской и Калужской областей обращает на себя внимание сходство спектров аборигенной флоры: положение Сурегасеае на 3-м месте свидетельствует о бореальной составляющей обеих флор и зональной границе смешанных лесов, проходящих в этих регионах. Во второй триаде Rosaceae и Caryophyllaceae на 4-м и 5-м местах. Заметные различия выявлены в положении Leguminosae, которое в Рязанской обл. находится во второй триаде. Это свидетельствует о значительной роли лесостепного компонента в южной половине области. В Калужской обл. среди аборигенных видов семейство бобовые находится на 9-м месте.

Интересно, что если сравнить флору Калужской обл., включая натурализовавшиеся чужеродные виды (табл. 1), то Leguminosae, как и в Рязанской обл., находится на 6-м месте. Показательно и то, что на 3-м (ключевом) месте среди аборигенной флоры Калужской обл. находятся Сурегасеае, а с включением натурализовавшихся чужеродных видов – Rosaceae, что характерно для зонально более южных флор. Возможно,

это отражает антропогенное влияние, способствующее в настоящее время расселению более южных растений, и дичание из культуры. Кроме того, это может быть обусловлено разным учетом в анализах рода *Alchemilla*. Показательно, что Cruciferae, характеризующее нарушенные местообитания в Средней России, вообще не вошло в десятку семейств аборигенной флоры. Роль Scrophulariaceae возросла (на 6-м месте в аборигенной флоре) по сравнению с флорой региона, включающей натурализовавшиеся чужеродные виды, что мы отмечали и на охраняемой территории заповедника «Калужские засеки».

Из этих примеров видно, как в зависимости от объема выборки меняется даже «зональное положение» изучаемой территории. Интересно, что первая триада семейств (и даже вторая триада) при хорошей изученности флоры и одинаковой выборке флоры не различается на разных по площади территориях. Хорошо выявляется степень антропогенной трансформации по сравнению с «эталонными спектрами». Видно, что современное расселение чужеродных видов моделирует более южные зональные условия.

Выводы

1. Анализ флоры (прежде всего количественных показателей), не подчиненный конкретной цели и не ведущий к получению новых знаний, не имеет смысла.

2. «Бухгалтерско-бюрократический таксономический анализ флоры», обычно представляющий собой простое ранжированное перечисление 10 ведущих семейств с указанием абсолютного числа видов в каждом из них, а также их доли во флоре, нового знания также не дает.

3. На территориях, переходных между зонами в Средней России, семейство, расположенное на 3-м третьем месте таксономического спектра, может подтверждать зональность территории, что впервые было показано А.П. Хохряковым.

4. Сравнение таксономических спектров флор целесообразно только при наличии доступных списков их видового состава.

5. При сравнительном анализе флор необходимо принимать таксоны в одном объеме, а состав адвентивной флоры рассматривать также в одинаковом понимании.

6. Целесообразно и возможно сравнение флор разного состава, от территориально более крупных к более мелким.

7. Возможно, для выявления динамики флоры целесообразно привлекать отдельные «модельные» семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ REFERENCES

- Казакова М.В., Щербаков А.В. Флористическая изученность муниципальных районов Рязанской области // Труды Рязан. отд-ния. РБО. Вып. 4: Флористические исследования / под ред. М.В. Казаковой. Рязань, 2017. С. 84–138. [Kazakova M.V., Shcherbakov A.V. Floristicheskaya izuchennost' munitsipal'nykh raionov Ryazanskoi oblasti // Trudy Ryazan. otd-niya. RBO. Vyp. 4: Floristicheskie issledovaniya / pod red. M.V. Kazakovoi. Ryazan', 2017. S. 84–138. (in Russ.)].
- Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 1–40. [Malyshev L.I. Floristicheskie spektry Sovetskogo Soyuza // Istoriya flory i rastitel'nosti Evrazii. L., 1972. S. 1–40 (in Russ.)].
- Малышев Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. Новосибирск, 1976. С. 163–186. [Malyshev L.I. Kolichestvennaya kharakteristika flory Putorana // Flora Putorana. Materialy k poznaniyu osobennostei sostava i genezisa gornykh subarkticheskikh flor Sibiri. Novosibirsk, 1976. S. 163–186 (in Russ.)].
- Решетникова Н.М. Динамика флоры средней полосы европейской части России за последние 100 лет (на примере Калужской области): дис. ... д-ра биол. наук. М., 2016. 599 с. [Reshetnikova N.M. Dinamika flory srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii za poslednie 100 let (na primere Kaluzhskoi oblasti): dis. ... d-ra biol. nauk. M., 2016. 599 s. (in Russ.)].
- Решетникова Н.М., Попченко М.И., Шмытов А.А., Щербаков А.В. Список сосудистых растений Калужской области. М.: Галлея-Принт, 2022. 82 с. [Reshetnikova N.M., Popchenko M.I., Shmytov A.A., Shcherbakov A.V. Spisok sosudistyykh rastenii Kaluzhskoi oblasti. M.: Galleya-Print, 2022. 82 s. (in Russ.)].
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с. [Tolmachev A.I. Vvedenie v geografiyu rastenii. L.: Izd-vo Leningr. unta, 1974. 244 s. (in Russ.)].
- Хохряков А.П. Основные типы флористических спектров Центральной России // Флористические исследования в Центральной России: (материалы науч. конф. «Флора Центральной России», (Липецк, 1–3 февр. 1995 г.). М., 1995. С. 12–16 [Khokhryakov A.P. Osnovnye tipy floristicheskikh spektrov Tsentral'noi Rossii // Floristicheskie issledovaniya v Tsentral'noi Rossii: (materialy nauch. konf. «Flora Tsentral'noi Rossii», (Lipetsk, 1–3 fevr. 1995 g.). M., 1995. S. 12–16 (in Russ.)].
- Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 1–11. [Khokhryakov A.P. Taksonomicheskie spektry i ikh rol' v sravnitel'noi floristike // Bot. zhurn. 2000. T. 85. № 5. S. 1–11 (in Russ.)].
- Щербаков А.В. Некоторые размышления по поводу анализа региональных флор // Флористич. исслед. в Центр. России на рубеже веков: материалы науч. совещ. (Рязань, 29–31 янв. 2001 г.). М., 2001. С. 165–166. [Shcherbakov A.V. Nekotorye razmyshleniya po povodu analiza regional'nykh flor // Floristich. issled. v Tsentr. Rossii na rubezhe vekov: materialy nauch. soveshch. (Ryazan', 29–31 yanv. 2001 g.). M., 2001. S. 165–166. (in Russ.)].
- Щербаков А.В. Ограничения на использование методов сравнительной флористики при анализе региональных и местных флор // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казан. бот. школы (23–27 янв. 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 2. С. 197–198. [Shcherbakov A.V. Ogranicheniya na ispol'zovanie metodov sravnitel'noi floristiki pri analize regional'nykh i mestnykh flor // Voprosy obshchei botaniki: traditsii i perspektivy: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 200-letiyu Kazan. bot. shkoly (23–27 yanv. 2006 g.). Kazan', 2006. Ch. 2. S. 197–198. (in Russ.)].
- Щербаков А.В. Гидрофильная флора сосудистых растений как модельный объект для инвентаризации и анализа флоры (на примере Тульской и сопредельных областей): дис. ... д-ра биол. наук. М., 2011. 552 с. [Shcherbakov A.V. Hidrofil'naya flora sosudistyykh rastenii kak model'nyi ob'ekt dlya inventarizatsii i analiza flory (na primere Tul'skoi i sopredel'nykh oblastei): dis. ... d-ra biol. nauk. M., 2011. 552 s. (in Russ.)].
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2016. – V. 181. N 1. P. 1–20.
- Kendall M.G. Rank correlation methods. L., 1948. 160 p.

Информация об авторах

Наталья Михайловна Решетникова – вед. науч. сотр. лаборатории Гербарий Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН, докт. биол. наук (n.m.reshet@yandex.ru);

Андрей Викторович Щербаков – вед. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (shch_a_w@mail.ru);

Марина Васильевна Казакова – профессор кафедры биологии и методики ее преподавания, руководитель лаборатории по изучению и охране биоразнообразия Рязанского государственного университета имени С.А. Есенина (kazakova_marina@bk.ru).

Information about the authors

Natalia Mikhailovna Reshetnikova – Leading Sci. Res., Herbarium (MHA), N.V. Tsitsin Main Botanical Garden Russian Academy of Sciences (n.m.reshet@yandex.ru);

Andrey V. Shcherbakov – Leading Sci. Res., Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University (shch_a_w@mail.ru);

Marina Vasilevna Kazakova – Professor, Biological Dept., S.A. Yesenin Ryazan State University (kazakova_marina@bk.ru).

Вклад авторов

Авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests

The authors declare no conflict of interests.

Статья поступила в редакцию 23.03.2023; одобрена после рецензирования 07.05.2023; принята к публикации 15.09.2023.

The article was submitted 23.03.2023; approved after reviewing 07.05.2023; accepted for publication 15.09.2023.

К ИСТОРИИ НАУКИ
TO THE HISTORY OF SCIENCE

В 2023 г. исполнилось сто лет со дня рождения классика российской и мировой функциональной анатомии растений Горна Бонифатьевича Кедрова (1923–1998). К этому юбилею Т.Д. Веселова и А.К. Тимонин подготовили к печати текст одного из последних докладов Г.Б. Кедрова, который сохранился в рукописи. Полное собрание сочинений Г.Б. Кедрова, подготовленное А.К. Тимониным, опубликовано на сайте кафедры высших растений биологического факультета МГУ (<https://msu-botany.ru/kedrov-publication/>).

УДК 581.824.1

**ЭВОЛЮЦИЯ ДРЕВЕСИНЫ КАК
СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

(доклад на семинаре кафедры высших растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова 9.IV 86)

Горн Бонифатьевич Кедров

Аннотация. Аналитический подход в ксилотомии позволил разработать отдельные кодексы эволюционных преобразований слагающих вторичную древесину элементов, но не дал возможности объяснить ряд важных гистологических особенностей этой ткани. Аналитический подход следует дополнить синтетическим (системным) и изучать древесину как целостную морфофункциональную систему, предопределяющую структурные особенности и эволюционные преобразования своих компонентов и порождающего их камбия. По корреляциям, близким к 1, следует выявлять специфические системные связи между компонентами вторичной древесины и изучать их функциональные и морфогенетические причины. С позиций синтетического подхода объяснены 1) локализация пор в радиальных стенках продольных трахеид трахеидальной древесины и 2) расположение, форма и тип мультипликативных делений веретеновидных инициалей камбия. Отмечена необходимость углубленного изучения функционирования древесинной паренхимы в ее неразрывной связи с остальными компонентами вторичной древесины.

Ключевые слова: древесина, эволюция, системный подход

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2024-129-3-87-90

Для цитирования: Кедров Г.Б. Эволюция древесины как структурно-функциональной системы (доклад на семинаре кафедры высших растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова 9.IV 86) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2024. Т. 129. Вып. 4. С. 87–90.

**EVOLUTION OF THE SECONDARY WOOD CONSIDERED
AS A MORPHO-FUNCTIONAL SYSTEM**

(thesis of the presentation at the seminar of the Dept. of Higher Plants of
Moscow University, April, 09, 1986)

Gorn B. Kedrov

Dominant analytical study of the evolution of secondary wood has resulted in the creation of a number of separate codes for the evolutionary transformations of the wood constituents. Thereof, comprehension of the evolution of wood remains highly fragmentary and a number of wood features are still uninterpreted. Then, the analytical study of the wood evolution should be supplemented with the synthetic (systemic) one

to study the wood as an integral evolving morphofunctional system that predetermines characters and evolutionary transformations both of its constituents and of the cambium that generates them. It necessary to identify systemic specific relations between wood constituents on the base of their correlation coefficients of about 1 and then to reveal their functional and morphogeneric causes. Localization of the pits in radial walls of the tracheids in homoxylic woods as well as the arrangement, shape, and type of multiplicative divisions of the cambial fusiform initials are explained to demonstrate the capability of synthetic (systemic) approach in xylotomy investigations. The need to scrutinize functioning of the wood parenchyma in its inextricable unity with other wood constituents is emphasized.

Keywords: secondary wood, evolution, systemic approach

For citation: Kedrov G.B. Evolution of the secondary wood considered as a morphofunctional system (Thesis of the presentation at the seminar of the Dept. of Higher Plants of Moscow University, April, 09, 1986) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2024. T. 129. Vyp. 4. P. 87–90.

В последнее время вопросам методологии научных исследований придается все большее значение. И действительно, эффективность научных исследований определяется не только уровнем технической оснащенности, совершенством применяемых методик исследования, но и методологической стороной этого дела.

Многими исследованиями, проведенными в первой половине нашего столетия, были определены направления эволюции различных признаков вторичной древесины двудольных. Затем эти направления в виде эволюционно-морфологических рядов были сведены в так называемый кодекс признаков примитивности и специализированности древесины. В последние годы подобный кодекс был составлен и для древесины хвойных (Чавчавадзе, 1979).

Как можно видеть, эволюционные ряды в этих кодексах выступают как совершенно независимые друг от друга, не связанные между собой. Эти ряды даже пронумерованы, что еще больше подчеркивает их самостоятельность и независимость друг от друга.

Поэтому решение тех или иных вопросов, связанных с эволюцией древесины, становится возможным лишь суммативным путем. Это говорит о том, что кодексы представляют собой документы, отражающие аналитический этап в изучении эволюции древесины.

Несомненно, что аналитический этап будет продолжаться и впредь, тем более что возможности его расширяются в связи с повышением уровня технической оснащенности биологии. Так, например, благодаря электронной микроскопии в последнее время стало возможным построение эволюционного ряда такой тонкой структуры, как замыкающая плен-

ка окаймленных пор голосеменных, которая практически не поддавалась изучению с помощью светового микроскопа.

Однако хорошо известно, что никакой анализ, как бы тщательно и всесторонне он ни был проведен, без последующего синтеза не может дать полного представления об изучаемом объекте. Синтез – это соединение, связывание частей, на которые в результате предшествующего анализа был расчленен, разрезан изучаемый объект, синтез – это восстановление объекта из его частей в его исходной целостности.

Что касается процесса эволюции древесины, то этот процесс в результате проведенного анализа оказался расчлененным на отдельные фрагменты – эволюционно-морфологические ряды.

Очевидно, что тот аналитический материал, который содержится в кодексах, необходимо подвергнуть обобщению на основе синтеза, т.е. определенным образом связать воедино все эти многочисленные эволюционные ряды – связать так, как соответствующие признаки связаны в самой древесине, которая, как известно, представляет собой, как и любой биологический объект, не простую совокупность элементов, а взаимосвязанное целое – систему.

Под системой в самой общей форме понимают, как известно, совокупность, множество элементов, находящихся в определенных отношениях между собой, определенным образом связанных друг с другом, и наличие этих связей как раз и обуславливает целостный характер этого множества. Известен постулат, что целое есть нечто большее, чем простая сумма его частей. Энгельгардт приводит слова известного теоретика-биолога Берта-Ланфи, сказанные им по этому поводу: «Зная все о том, что такое один, и

зная что один и один составляют два, мы еще не знаем всего о том, что такое два, ибо тут добавляется еще какое-то «И», и надо знать, что этот элемент «И» вносит с собою». И далее – продолжает Энгельгардт – «Это может звучать смешно, но есть основание полагать, что поиски именно этого «И» должны будут составить предмет значительных усилий будущего периода развития биологического исследования...»

Таким образом, изучение связей представляет собой необходимое условие целостного подхода к изучению эволюции древесины.

Чтобы изучить связь, нужно ее сначала выявить. Связи выявляются путем установления корреляций между теми или иными признаками древесины. При этом мы придаем особое значение тем корреляциям, коэффициент которых равен или приближается к единице. Это наиболее тесные корреляции, говорящие не о вероятностных связях, а об обязательных, играющих первостепенную роль в эволюции древесины (такие корреляции и указывают, где, так сказать, зарыта собака).

Известно, что беспричинных корреляций нет, любые корреляции причинно обусловлены. Выявление корреляций не освобождает исследователя от выяснения причин, их обуславливающих, ибо в противном случае сами корреляции могут быть неверно истолкованы. Известный специалист в области статистики и теории корреляций Чупров бросил такую крылатую фразу: «Знание корреляций, остающихся без истолкования или неверно истолкованных, часто хуже полного незнания».

Целостный подход к структуре древесины, пожалуй, впервые был применен Брауном (1963), который выделил 5 функциональных типов древесины с учетом взаимодействия всех трех ее подсистем: водопроводящей, механической и паренхимной.

Я придерживаюсь примерно такого же подхода. Обнаружив тесную корреляцию, пытаюсь дать ей причинное истолкование. В ходе выявления причины обнаруживаются связи, которые позволяют объяснить ту или иную структуру и ее становление.

Приведем некоторые примеры, опуская подробный ход доказательств.

1. Существует такая закономерность: всем трахеидальным вторичным древесинам (хвойные, гомоксилярные двудольные, саговники и др.) свойственно расположение окаймленных пор преимущественно в радиальных стенках (в то время как у растений, имеющих сосуды, поры

у трахеид располагаются практически во всех стенках). Как это можно объяснить?

В ходе исследования оказалось, что в трахеидальных древесинах взаимное расположение трахеид таково, что поры радиальных стенок обеспечивают водный ток по древесине во всех направлениях: в продольном, радиальном и тангенциальном, тогда как поры тангенциальных стенок – только в радиальном (т.е. они бесполезны для продольного и тангенциального тока). Поэтому в ходе эволюционного приспособления древесины к выполнению механической функции исчезли те поры, которые располагались в тангенциальных стенках (как бесполезные для продольного тока и не имеющие решающего значения для радиального), и сохранились поры, располагающиеся в радиальных стенках (как способные обеспечивать ток воды во всех направлениях). В результате был достигнут значительный механический эффект без ущерба для проводимости древесины.

2. О связях между камбием и древесиной в процессе эволюции. Существуют, как известно, два типа камбия – неярусный и ярусный. Нейарусный камбий включает в себя более длинные инициали, чем ярусный. Кроме того, рост камбия по окружности достигается у них разными путями.

В случае нейарусного камбия инициали делятся поперек, в результате чего каждая дочерняя клетка оказывается в два раза короче материнской. Затем образовавшиеся дочерние клетки растут интрузивно до размеров материнской клетки, в результате чего их концы заходят друг за друга. Благодаря этому откладываемые ими трахеиды тоже заходят своими концами друг за друга, что обеспечивает расположение в их общей стенке значительного числа окаймленных пор, связывающих трахеиды в продольных рядах. Очевидно, что в этом случае интрузивный рост дочерних клеток камбия необходим.

Кроме того, такой способ деления камбиальных клеток предотвращает чрезмерное увеличение длины веретеновидных инициалей подобно тому, как редуционное деление ядра, предшествующее процессу оплодотворения, предотвращает увеличение его плоидности. Но поскольку в трахеидальных древесинах длина трахеид определяется длиной веретеновидных инициалей, то эти инициали должны быть достаточно длинными.

Таким образом, камбий как бы подстраивается структурно к интересам трахеидальной во-

допроводящей системы. Каждая его клетка узкая, очень длинная, с одним ядром; это удлиняет и затрудняет внутриклеточные коммуникации, однако это необходимо, чтобы обеспечить достаточную длину трахеид и захождение их друг за друга в продольных рядах на значительном протяжении.

Неярусный камбий, как известно, в процессе эволюции уступил место ярусному после того, как все трахеиды исчезли из древесины и были заменены сосудами и волокнами либриформа. Сосуды также заходят друг за друга. Однако захождение сосудов друг за друга, в отличие от трахеид, не зависит от расположения инициалей камбия. Одновременно произошло и укорочение веретеновидных инициалей камбия, поскольку и длина сосуда не зависит от длины веретеновидных инициалей, а определяется числом члеников.

С исчезновением трахеид отпала необходимость в таком конструктивно сложном способе деления клеток камбия, а сама камбиальная клетка стала почти изодиаметричной.

3. Паренхимная система. До сих пор наименее изученной частью древесины остается ее паренхимная система, которая состоит из лучевой и осевой паренхимы.

На сериях поперечных срезов у ряда покрытосеменных, в том числе у видов с малым количеством древесинной паренхимы, было установлено, что все ее элементы образуют связную живую систему, непрерывно простирающуюся в продольном, радиальном и тангенциальном направлениях. Это навело на мысль о возможности передвижения веществ по паренхимной системе во всех направлениях и в том числе в направлении, противоположном направлению транспирационного тока, т.е. вне прямой зависимости от условий, влияющих на транспирацию.

В целях проверки этого предположения были поставлены опыты с дубом с применением изотопного индикатора (P^{32}), который вводили через листья после снятия со стебля кольца коры шириной 20 см.

Оказалось, что нисходящий ток P^{32} совершался с такой высокой скоростью, что пришлось отказаться от предположения, что он осуществлялся по живой системе древесины. Скорость нисходящего тока была равна 3,6 м/ч, а скорость паренхимного транспорта не превышает 6 см/ч, т.е. была на два порядка ниже. В связи с этим был сделан вывод о том, что нисходящий ток P^{32} совершался по водопроводящей системе древесины.

Нисходящий ток по водопроводящей системе возможен только в условиях водного дефицита. Он параллелен флоэмному нисходящему току, но в отличие от него, не связан с расходом энергетических материалов растения, поскольку осуществляется за счет солнечной энергии, непосредственно преобразованной в потенциальную энергию упруго деформированной ксилемы.

Приведенные выше данные расширяют наши представления о функциях водопроводящей системы как лежа не только восходящего, но, возможно, и нисходящего тока веществ, поскольку не исключено, что таким же путем может осуществляться транспорт из листьев веществ, подлежащих оттоку.

В отношении паренхимной системы проведенные опыты ничего не дали. Было бы интересно проверить гипотезу о том, что паренхимные клетки, всегда находящиеся в контакте с водопроводящими элементами, извлекают из них газ, предотвращая тем самым закупорку этих элементов и поддерживая водопроводящую способность всей водопроводящей системы. Пока на этом пути встречаются непреодолимые методические трудности.

В заключение следует сказать, что древесина представляет собой благодатный объект для решения и более общих вопросов ботаники, таких как реконструкция облика первичных покрытосеменных, уточнение значения гетеробатмии в эволюции и др., чего сейчас я касаться не буду.

Статья поступила в редакцию 10.10.2023; одобрена после рецензирования 12.12.2023; принята к публикации 15.12.2023.

The article was submitted 10.10.2023; approved after reviewing 12.12.2023; accepted for publication 15.12.2023.

Автор, ответственный за переписку: Александр Константинович Тимонин (timonin58@mail.ru).

Corresponding author: Alexander C. Timonin (timonin58@mail.ru).

Biological series

Volume 129. Part 4

2024

C O N T E N T S

<i>Benediktov A.A.</i> Review of species diversity of dragonfly (Odonata) in the Kuskovo forest park before improvement measures on its territory in 2022	3
<i>Selifonova Zh.P.</i> Effect of ground dredging and dumping on zooplankton of the Kerch Strait, the Black Sea and the Sea of Azov	14
<i>Petrova S.E., Surikova M.E.</i> Biology and ecology of rare <i>Pedicularis</i> species (<i>P. palustris</i> L., <i>P. sceptrum-carolinum</i> L.) in the Moscow region	24
<i>Fedotov A.P., Ozerova L.V., Timonin A.C.</i> Development and functions of leaf bases in succulents of the genus <i>Curio</i> (Asteraceae)	40
<i>Shirokova N.G.</i> Variability of the sizes of petals and nectar disk blades of <i>Spiraea salicifolia</i> L. (Rosaceae) in connection with the main manifestations of the flower male generative sphere reduction	51
<i>Matyukhin D.L.</i> Monorhythmic systems of shoots in conifers	63
<i>Reshetnikova N.M., Shcherbakov A.V., Kazakova M.V.</i> The “Leading Families Spectrum”: just and accounting analysis or a useful tool for researchers?	77
<i>To the history of science</i>	
Kedrov G.B. Evolution of the secondary wood considered as a morpho-functional system (thesis of the presentation at the seminar of the Dept. of Higher Plants of Moscow University, April, 09, 1986)	87

**ИНФОРМАЦИЯ ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА
«БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ.
ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ»**

Журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» публикует статьи по зоологии, ботанике, микологии, лишенологии, общим вопросам охраны природы и истории биологии, а также рецензии на новые биологические публикации, заметки о научных событиях в разделе «Хроника», биографические материалы в разделах «Юбилеи» и «Потери науки».

Никаких специальных направлений, актов экспертизы, отзывов и рекомендаций к рукописям статей не требуется.

Статьи проходят обязательное рецензирование.

Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.

Публикуемые материалы могут не отражать точку зрения редакции.

Плата за публикации не взимается.

Подача рукописей осуществляется в электронном виде на сайте журнала <https://moir-bio.msu.ru>

Пример оформления рукописи и развернутые «Правила для авторов» находятся на сайте.

ИНДЕКС 40654 («Пресса России»)

ISSN 0027–1403
БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 2024. Т. 129. ВЫП. 4. 1–92