

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том 108

9

сентябрь



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 9

MOSCOW
2023

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

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

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue I. I. Shamrov

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.gongalskaya@gmail.com

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 9, 2023

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Структурные и регуляторные аспекты морфогенеза *Equisetum sylvaticum* и *Equisetum fluviatile* в связи с гомологией листьев хвощовых и других папоротниковидных

М. А. Романова, В. В. Домашкина, Н. А. Бортникова

785

СООБЩЕНИЯ

Андромоноэция у *Galium odoratum* (Rubiaceae)

В. Н. Годин

821

Флора сосудистых растений Тосненского района (Ленинградская область): современное состояние и анализ

Н. Т. Саидов, Г. Ю. Конечная, А. В. Леострин

831

Разнообразие растительных формаций экотонов “вода—суша” Состинского ландшафтного района (Кумо-Манычская впадина, Калмыкия)

И. А. Горяев, С. С. Уланова

844

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Nymphoides peltata (Menyanthaceae) — новый вид для флоры Ленинградской области

В. А. Бубырева, В. М. Храбрый

854

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К 110-летию со дня рождения Георгия Ивановича Родионенко

Н. Б. Алексеева, В. И. Дорофеев

858

Contents

Vol. 108, No. 9, 2023

ORIGINAL ARTICLES

- Structural and regulatory aspects of morphogenesis in *Equisetum sylvaticum*
and *Equisetum fluviatile* and the issue of homology of leaves of horsetails and other ferns
M. A. Romanova, V. V. Domashkina, N. A. Bortnikova 785
-

COMMUNICATIONS

- Andromonoecy in *Galium odoratum* (Rubiaceae)
V. N. Godin 821
- Vascular flora of Tosnensky district (Leningrad Region, European Russia):
composition, structure and dynamics
N. T. Saidov, G. Yu. Konechnaya, A. V. Leostrin 831
- Diversity of plant formations of the “water–land” ecotones
of the Sostinsky landscape area (Kumo–Manych Depression, Kalmykia)
I. A. Goryaev, S. S. Ulanova 844
-

FLORISTIC RECORDS

- Nympoides peltata* (Menyanthaceae) – a new species for the flora of Leningrad Region
V. A. Bubyreva, V. M. Khrabryi 854
-

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- Georgy Ivanovich Rodionenko (on the 110th anniversary of the birth)
N. B. Alexeeva, V. I. Dorofeyev 858
-

СТРУКТУРНЫЕ И РЕГУЛЯТОРНЫЕ АСПЕКТЫ МОРФОГЕНЕЗА *EQUISETUM SYLVATICUM* И *EQUISETUM FLUVIATILE* В СВЯЗИ С ГОМОЛОГИЕЙ ЛИСТЬЕВ ХВОЦОВЫХ И ДРУГИХ ПАПОРОТНИКОВИДНЫХ

© 2023 г. М. А. Романова^{1,*}, В. В. Домашкина^{1,2}, Н. А. Бортникова²

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

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

*e-mail: m.romanova@spbu.ru

Поступила в редакцию 14.08.2023 г.

После доработки 30.08.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

Изучены строение апикальной меристемы побега, ультраструктура ее клеток и заложение в ней зачатков органов у хвощовых *Equisetum sylvaticum* и *E. fluviatile*. Выявлены относительно невысокая степень вакуолизации и структурная однородность клеток зоны поверхностных инициалей, наличие в их пластидах единичных крахмальных зерен и единичных липидных капель в цитоплазме. Эти черты более сходны с таковыми в моноплексной апикальной меристеме плауновидных, чем папоротниковидных. Инициация листьев *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* сходна с таковой у других растений с моноплексной апикальной меристемой, а основная особенность органогенеза хвощовых — заложение мутовки листьев как единой структуры. Прекращение функционирования апикальной меристемы листа, обусловленное вакуолизацией его апикальной инициали, приводит к отсутствию в листовой пластинке маргинальной меристемы и проводящих тканей. Осуществлен поиск гомологов генов, кодирующих известные для цветковых регуляторы развития адаксиального и абаксиального доменов листа в транскриптомах хвощовых и сравнение их с таковыми в геномах моховидных, папоротниковидных и голосеменных. У хвощовых выявлено по одному регулятору адаксиального (C3HDZ) и абаксиального (KANADI) доменов, как у других папоротниковидных. Это подтверждает вероятную утерю регуляторов адаксиального (ARP) и абаксиального (YABBY) доменов у общего предка Polypodiophyta. Филогенетический анализ белков WOX позволил предположить, что T3 клада, включающая регуляторы маргинальной (WOX3) и пластинчатой (WOX1) меристем листа возникла у общего предка Polypodiophyta, также указывая на сходство в молекулярно-генетической регуляции листьев всех папоротниковидных.

Ключевые слова: апикальные инициали, апикальная, пластинчатая, маргинальная меристемы, транскрипционные факторы, *ARP*, *C3HDZ*, *YABBY*, *KANADI*, *WOX*

DOI: 10.31857/S0006813623090065, **EDN:** RBKVVF

Полагают, что растения смогли освоить наземно-воздушную, среду обитания около 470 млн лет назад благодаря симбиозу с грибами из подотделов Glomeromycotina или Mucoromycotina (Wang et al., 2010; Morris et al., 2018). Однако фотосинтетическая поверхность первых наземных растений, риниевых (Rhyniophyta s.l.), представленная хлоренхимой их безлистных ветвящихся осей — теломов, была недостаточна для выживания на суше, и в результате около 360 млн лет назад риниевые вымерли. Вместе с тем около 400 млн лет назад на суше появились растения с олистевными побегами, на осевой части которых имелись специализированные для фотосинте-

за уплощенные боковые органы — листья (Harrison, Morris, 2018). Именно олистевные растения изменили атмосферу Земли и подготовили сушу для колонизации позвоночными животными (Donoghue et al., 2021). Однако вопрос о том, как у растений возникли листья, не решен до сих пор (Tomescu, 2009; Vasco, Ambrose, 2020; Spencer et al., 2021). Многочисленные гипотезы можно свести к трем основным. В рамках одной из них, известной как “теломная теория” (Zimmerman, 1952), листья всех высших растений возникли в результате трех морфогенетических изменений, называемых элементарными процессами: (1) перевершинивания (то есть перехода к анизодихо-

подиальному нарастанию), (2) уплощения тех теломов, которые потеряли способность к неограниченному росту, и (3) “обрастания” хлоренхимой теломов риниевых. В соответствии с другой гипотезой перечисленные процессы привели к возникновению лишь теломных листьев (Esau, 1969; Kaplan, 2001; Schneider et al., 2002), тогда как энационные листья, характерные для плауновидных, появились в результате поэтапного “выпячивания” фотосинтезирующей коровой паренхимы безлистных осей (Bower, 1935) или стерилизации некоторых спорангиев (Kenrick, Crane, 1997). Третья гипотеза гласит, что листья высших растений возникали многократно, так как согласно современным взглядам на филогению растений предки плауновидных (*Zosterophyllopsida*), разных клад папоротниковидных (*Hyenia*, *Cladoxylon*, *Rhacophyton*) и семенных растений (*Pertica*) были безлистными (Tomescu, 2009; Harrison, Morris, 2018). Поскольку листья представителей разных таксонов растений в рамках последней гипотезы негомологичны, предлагается вместо терминов энационные и теломные листья пользоваться словосочетаниями “листья плаунов”, “листья хвощей”, “листья типичных папоротников” (*Polypodiidae*), “листья саговниковых” и т.д. (Tomescu, 2009). Все три гипотезы актуальны и в настоящее время.

Интеграция анатомических данных о развитии листьев (Esau, 1969; Steeves, Sussex, 1989) с данными о молекулярно-генетической регуляции этого процесса у цветковых растений (Sarojam et al., 2010; Sarvepalli et al., 2019; Tsukaya, 2021) позволила прояснить, как в апикальной меристеме радиально-симметричных побегов с неограниченным ростом возникают органы с дорсовентральной симметрией и ограниченным ростом. Так, показано, что смена характерной для побега программы неограниченного роста на характерную для листа программу ограниченного роста (“перевершинивание”) происходит в результате прекращения экспрессии меристемспецифичных генов *KNOX* I класса (или *CLKNOX*) и запуска транскрипции “листовых” генов *ARP*, *HD-Zip* III класса (или *C3HDZ*), *YABBY* и *KANADI* в группе клеток периферической зоны апикальной меристемы побега (Jackson et al., 1994; Sawa et al., 1999; Byrne et al., 2000; Emery et al., 2003; Eshed et al., 2004; Sarvepalli et al., 2019). Предпосылкой к изменению симметрии зачатка листа с радиальной на дорсовентральную (“уплощения”) является поляризация транскрипции генов, кодирующих регуляторы развития адаксиального (*ARP*, *C3HDZ*) и абаксиального (*YABBY*, *KANADI*) доменов листа, к соответствующим сторонам листового зачатка (Sarojam et al., 2010; Yamaguchi et al., 2012; Caggiano et al., 2017; Du et al., 2018; Tsukaya, 2021). Возникновение маргинальной меристемы, в результате деления клеток которой начинается раз-

витие дорсовентральной листовой пластинки (“обрастание”), регулируется транскрипционным фактором (ТФ) *WOX3* – гомологом “организатора” апикальной меристемы побега *WUS* (Nakata et al., 2012). Транскрипция *WOX3* приурочена к границе зон экспрессии регуляторов адаксиального и абаксиального доменов листа на краях листового зачатка. Дальнейший рост листа в медиолатеральном направлении (в ширину) происходит преимущественно за счет пластинчатой меристемы, а в проксимодистальном направлении (в длину) – посредством интеркалярной меристемы (Esau, 1969; Tsukaya, 2021). Несмотря на разную роль в развитии листа, эти меристемы описывают пролиферацию клеток в разных направлениях. Ключевым регулятором обеих меристем является еще один гомолог *WUS* – ТФ *WOX1*; транскрипция кодирующего его гена *WOX1* маркирует границу адаксиального и абаксиального доменов по всей “длине” и “ширине” листовой пластинки (Nardmann, Werr, 2013; Tsukaya, 2021).

Можно ожидать, что изучение молекулярно-генетической регуляции развития листьев в эволюционном контексте сможет объяснить, как происходило “перевершинивание”, “уплощение” и “обрастание” у представителей разных таксонов растений в рамках решения вопроса о гомологии их листьев. Однако фрагментарность существующих данных позволяет интерпретировать их как аргументы в пользу всех трех гипотез происхождения листьев (Harrison et al., 2005; Vasco et al., 2016; Floyd et al., 2006; Evkaikina et al., 2017; Romanova et al., 2023). В то же время быстрое пополнение баз геномов и транскриптомов растений дает возможность оценить наличие или отсутствие гомологов регуляторов развития адаксиального и абаксиального доменов листа, а также регуляторов каждой из “листовых” меристем и таким образом охарактеризовать возможные сходства и различия в регуляции развития листьев у представителей разных таксонов.

Хвощовые (*Equisetidae*, *Polypodiophyta*; PPG I, 2016) представляют перспективную модельную группу для изучения развития листьев в эволюционном контексте. Они имеют мелкие листья, не дифференцированные на палисадный и губчатый мезофилл (табл. 1), и сходны по этим признакам с листьями плауновидных, псилотовых (*Psilotaceae*, *Ophioglossidae*; PPG, 2016) и многих хвойных, но отличаются от таковых у “типичных”, или лептоспорангиатных папоротниковидных (*Polypodiidae*, PPG I (2016)). Поэтому целью данной работы стало сочетание сравнительно-анатомического и биоинформатического подходов для изучения структурных и регуляторных особенностей развития листьев хвощовых в рамках разработки вопроса о способе возникновения и гомологии их листьев.

Таблица 1. Морфологические, анатомические и регуляторные особенности листьев представителей разных таксонов высших растений
Table 1. Morphological, anatomical and structural peculiarities of leaves in different taxa of land plants

Признак/character	Таксон/taxa					
	Lycophytes (Lycophyta)	Equisetidae, Polypodiophyta	Psilotidae Polypodiophyta	Polypodiidae, Polypodiophyta	Pinopsida, Pinophyta	Magnoliophyta
Морфология листа/ leaf morphology	обычно мелкие, не дифференцированы на черешок и пластинку/usually small, not differentiated into base and blade	мелкие, не дифференцированы на черешок и пластинку/small, not differentiated into base and blade; fuse into single whorl	мелкие, не дифференцированы на черешок и пластинку/small, not differentiated into base and blade	обычно крупные многократно перисто рассеченные, отдельные “перья” и “перышки” мелко dissected, separate pinnae and pinnulae are small	обычно мелкие, не дифференцированы на черешок и пластинку/usually small, not differentiated into base and blade	простые и сложные, обычно дифференцированы на черешок и пластинку/simple and compound, usually differentiated into base and blade
Апикальная меристема листа/ leaf apical meristem	функционирует кратко́временно/functions transiently	функционирует кратко́временно вследствие вакуолизации апикальной инициали/functions transiently due to vacuolation of leaf apical initial	функционирует кратко́временно вследствие паренхиматозной инициали/functions transiently due to parenchymatization of leaf apical initial	играет основную роль в развитии листа/plays key role in leaf development	функционирует кратко́временно/functions transiently	у растений с простыми листьями функционирует кратко́временно/in plants with simple leaves functions transiently
Маргинальная меристема листа/ leaf marginal meristem	функционирует кратко́временно или отсутствует/functions transiently or is absent	отсутствует/absent	отсутствует/absent	функционирует кратко́временно/functions transiently	играет ключевую роль в морфогенезе листа/plays key role in leaf morphogenesis	функционирует кратко́временно/functions transiently
Пластинчатая меристема листа/ leaf plate meristem	функционирует кратко́временно или отсутствует/functions transiently or is absent	отсутствует/absent	отсутствует/absent	функционирует кратко́временно/functions transiently	функционирует кратко́временно/functions transiently or is absent	играет важную роль в развитии листовой пластинки/plays important role in leaf blade morphogenesis
Интеркалярная меристема листа/ leaf intercalary meristem	функционирует кратко́временно или отсутствует/functions transiently or is absent	функционирует кратко́временно или отсутствует/functions transiently or is absent	отсутствует/absent	функционирует продолжительное время/functions for a long time	функционирует кратко́временно/functions transiently	играет важную роль в развитии листовой пластинки/plays important role in leaf blade morphogenesis

Таблица 1. Продолжение

Признак/character	Таксон/taxon				
	Lycophytes (Lycophyta)	Equisetidae, Polypodiophyta	Psilotidae Polypodiophyta	Polypodiidae, Polypodiophyta	Pinopsida, Pinophyta
Тип мезофилла/ type of mesophyll	не дифференцирован на палисадный и губчатый/ not differentiated into palisade and spongy	не дифференцирован на палисадный и губчатый/ not differentiated into palisade and spongy	не дифференцирован на палисадный и губчатый/ not differentiated into palisade and spongy	дифференцирован на палисадный и губчатый/ differentiated into palisade and spongy	дифференцирован на палисадный и губчатый/ differentiated into palisade and spongy
Строение жилки листа/composition of leaf vein	амфикрибальная, флоэма слабо развита/amphicribal with underdeveloped phloem	коллатеральная в основании, отсутствует в пластинке/collateral in leaf base, absent in leaf blade	отсутствует/absent	биколлатеральная/bicollateral	обычно коллатеральная/usually collateral
Строение элементарного метамера/phytomer structure	только лист или лист и пазушный спорангий/leaf only or leaf and axillary sporangium	мутовка листьев и мутовка почек/whorl of leaves and whorl of buds	лист или лист и пазушный синангий/leaf only or leaf and axillary synangium	лист и корень/leaf and root	лист и пазушный почка/leaf and axillary bud
Наличие и предполагаемая функция гомологов TF WOX из T3 клada/ presence and putative function of T3 WOX homologues from T3 clade	только у Selaginellales единственный гомолог, из предковых для T2 и T3 клад; функция неизвестна/single homologue from clade ancestral to T2+T3 only in Selaginellales	присутствуют; функция неизвестна/present; function is unknown	неизвестны/unknown	предположительно регулируют заложение корня/ presumably regulate root initiation	регуляция апикальных меристем побега и корня, маргинальной и пластинчатой меристемы/ regulation of SAM, RAM, marginal and plate leaf meristems

Таблица 1. Окончание

Признак/character	Таксон/taxon					
	Lycophytes (Lycophyta)	Equisetidae, Polypodiophyta	Psilotidae Polypodiophyta	Polypodiidae, Polypodiophyta	Pinopsida, Pinophyta	Magnoliophyta
Наличие и предполагаемая функция гомологов ТФ ARP/presence and putative function of ARP TF homologues	только у Selaginellales; дихотомия побега и развитие листа/only in Selaginellales; presumably shoot dichotomy and leaf development	отсутствуют/absent	отсутствуют/absent	отсутствуют/absent	развитие мезофилла в центральной части листа/differentiation of mesophyll in the central part of leaf blade	развитие адаксиального домена листа/differentiation of adaxial leaf domain
Наличие и предполагаемая функция гомологов ТФ C3HDZ/presence and putative function of C3HDZ TF homologues	функционализирование АМП, образование листьев и спорангиев/SAM maintenance, development of leaf and sporangium	имеются; функция неизвестна/present; function is unknown	имеются; функция неизвестна/present; function is unknown	предположительно регулируют развитие адаксиального домена листа/presumably regulate differentiation of adaxial leaf domain	развитие адаксиального домена листа и регуляция заложения пазушной почки/differentiation of adaxial leaf domain, development of axillary bud	развитие адаксиального домена листа и регуляция заложения пазушной почки/differentiation of adaxial leaf domain, development of axillary bud
Наличие и предполагаемая функция гомологов ТФ YABBY/presence and putative function of YABBY TF homologues	только у Lycorodiales; функционализирование АМП, развитие листа и спорангия/only in Lycorodiales; SAM maintenance, development of leaf and sporangium	отсутствуют/absent	отсутствуют/absent	отсутствуют/absent	развитие листа/leaf development	развитие абаксиального домена листа, участие в формировании маргинальной меристемы листа/differentiation of abaxial leaf domain, partly regulates initiation of leaf marginal meristem
Наличие и предполагаемая функция гомологов ТФ KANADI/presence and putative function of KANADI TF homologues	развитие листа/development of leaf	развитие абаксиального домена листа/differentiation of abaxial leaf domain	имеются; функция неизвестна/present; function is unknown	имеются; функция неизвестна/present; function is unknown	имеются; функция неизвестна/present; function is unknown	развитие абаксиального домена листа/differentiation of abaxial leaf domain

Примечание. Слово “предположительно” в контексте функций перечисленных в таблице регуляторов листьев используется там, где такой вывод основан только на экспрессии гомологов генов, кодирующих данные регуляторы.

Note. The word “presumably” in the context of the functions of the leaf regulators listed in the table is used in all cases where such a conclusion is based only on the expression of homologues of genes encoding these regulators.

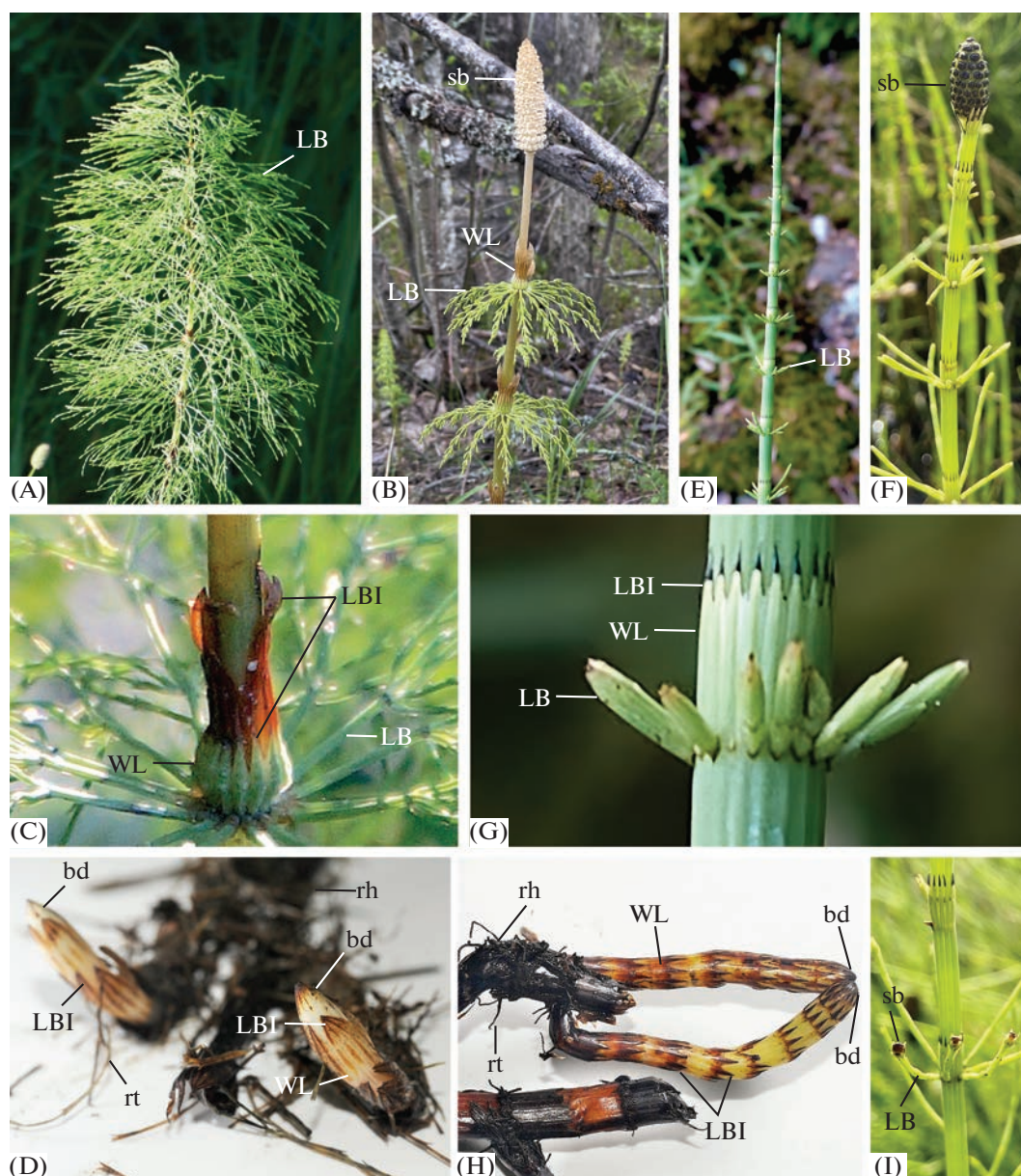


Рис. 1. Морфология объектов исследования.

Equisetum sylvaticum: A – вегетативный надземный побег; B – генеративный надземный побег; C – узел вегетативного побега; D – фрагмент подземного побега (корневища) с вегетативными почками. *Equisetum fluviatile*: E – надземный побег в начале вегетационного периода; F – надземный побег в конце вегетационного периода со стробилом на верхушке; G – узел надземного побега; H – фрагмент подземного побега (корневища) с вегетативными почками; I – надземный побег со стробилами на верхушках боковых ветвей. LB – боковая ветвь, WL – мутовка сросшихся оснований листьев, LBI – чешуевидная листовая пластинка, bd – почка, rh – корневище, sb – стробил, rt – корень.

Fig. 1. Morphology of the species studied.

Equisetum sylvaticum: A – vegetative aboveground shoot; B – generative aboveground shoot; C – closeup of the node of vegetative shoot; D – fragment of the underground shoot (rhizome) with vegetative buds. *Equisetum fluviatile*: E – aboveground shoot in the beginning of the vegetation period; F – aboveground shoot in the beginning of the vegetation period terminating with the strobilus; G – closeup of the node of the aboveground shoot; H – fragment of the underground shoot (rhizome) with vegetative buds. LB – lateral branch, WL – whorl of fused bases of leaves, LBI – scale-like leaf blade, bd – bud, rh – rhizome, sb – strobilus, rt – root.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования послужили хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) (рис. 1 A–D) и хвощ речной, или приречный (*E. fluviatile* L.)

(рис. 1 E–I). Оба вида имеют многолетние подземные плагиотропные побеги – корневища, нарастание которых обеспечивается верхушечной меристемой (рис. 1 D, H). Эти корневища интенсивно ветвятся. Некоторые из образовавшихся

побегов продолжают расти под землей; другие образуют надземные ортотропные побеги. Оба типа побегов характеризуются четким метамерным строением. На корневищах и в основании надземных побегов располагаются мутовки корней (рис. 1 D, H), а на надземных побегах — мутовки сросшихся основаниями чешуевидных листьев (рис. 1 C, G). Между основаниями листьев располагаются ветви, также собранные в мутовки. Боковые ветви *E. fluviatile* обычно не ветвятся, а у *E. sylvaticum* разветвлены на ветви второго, иногда третьего порядка. Для *E. sylvaticum* характерны два типа надземных побегов: одни имеют на верхушке стробилы (рис. 1 B), а другие их не имеют (рис. 1 A); эти два типа побегов образуются из генеративных и вегетативных почек соответственно. Все почки, образующие надземные побеги *E. fluviatile*, сходны между собой и не имеют зачатков спорангиев (рис. 1 E). Последние образуются на верхушках наземных побегов в конце вегетационного сезона (рис. 1 F); иногда встречаются особи, образующие стробилы также на верхушках боковых ветвей (рис. 1 I).

Вегетативные почки *E. fluviatile* и *E. sylvaticum* были собраны в Рощинском районе Ленинградской области в конце апреля и в октябре (то есть перед началом вегетационного сезона и после его окончания), поскольку в это время в почках уже сформированы зачатки всех вегетативных органов надземных побегов. Для световой микроскопии фрагменты апексов побегов обоих видов хвощей размером 3×5 мм в 5-кратной повторности фиксировали в 70% этаноле, обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации, смеси спиртов и органического растворителя Histoclear (EMS, США) и заключали в парапласт (Sigma-Aldrich, США). Срезы толщиной 6–10 мкм изготавливали на микротоме Accu-Cut SRM 200 (Sakura, Япония) и окрашивали гематоксилином Делафильда (Ruzin, 1999). Срезы изучали и фотографировали с помощью микроскопа Leica DM1000 с цифровой камерой Leica EC3 (Leica, Германия). Для трансмиссионной электронной микроскопии фрагменты апексов такого же размера и в такой же повторности фиксировали в смеси 3% глутаральдегида (Merck, Германия) и 2% параформальдегида (Ercros, Испания) на 0.1 М фосфатном буфере с pH 7.2 (Ruzin, 1999) при +4°C в течение ночи, потом в 2% растворе тетраоксида осмия (Merck, Германия) в течение 12 часов при температуре +4°C, затем обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и ацетоне. Во время обезвоживания образцы контрастировали уранилацетатом в растворе 70% этанола в течение 30–60 мин, а затем заключали в смесь эпоксидных смол эпона и аралдита (Sigma Aldrich, США). Ультратонкие срезы делали с помощью ультрамикротомы Ultracut E (Reichert, Германия), контрастировали в растворах 2% уранилацетата и

цитрата свинца (Ruzin, 1999) и анализировали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM 1400 (Jeol, Япония). Отдельные фотографии объединяли в панорамные снимки с помощью программы Adobe Photoshop. Для сканирующей электронной микроскопии фрагменты апексов такого же размера и в такой же повторности фиксировали в 4% параформальдегиде (Ercros, Испания) на 0.1 М фосфатном буфере с pH 7.2 (Ruzin, 1999), обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации, высушивали до критической точки, напыляли золотом и анализировали при помощи сканирующего электронного микроскопа Tescan MIRA3 (Tescan, Чехия).

В ходе биоинформатического анализа выявляли гомологи генов, кодирующих известные для цветковых растений ТФ: регуляторы развития адаксиального (C3HDZ, ARP) и абаксиального (YABBY, KANADI) доменов листа, маргинальной (WOX3) и пластинчатой (WOX1) меристем. Для поиска гомологов использовали следующие последовательности, депонированные в базе данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). *Arabidopsis thaliana*: WOX — CAA09986.1 (WUS), NP_188428.3 (WOX1), sp|Q9SIB4| (WOX3), NP_173493.2 (WOX14); YABBY — AT1G08465.1 (YAB2); KANADI: AED92310.1 (KAN1); C3HDZ — AT5G60690.1 (REV); ARP — O80931.1 (AS1); *Huperzia selago*: YABBY — ATG86193.1.

Поиск по последовательностям проводили при помощи алгоритмов tBLASTn и BLASTp в следующих базах данных геномов: Phytozome 13 (Goodstein et al., 2012) для *Ceratopteris richardii* (v2.1), *Thuja plicata* (v3.1); FernBase (<https://fernbase.org/>) для *Azolla filiculoides* (v1.2), *Salvinia cucullata* (v1.2), *Adiantum capillus-veneris*, *Alsophila spinulosa*, и *Marsilea vestita*; PlantGenIE (Sundell et al., 2015) для *Picea abies* (v1.0). Для *Psilotum nudum*, *Equisetum diffusum* и *Equisetum hyemale* поиск проводили в базе данных транскриптомов OneKP (<https://onekp.com/>). Порог E-value при поиске последовательностей варьировал от -1 до 1^{-10} .

Отобранные аминокислотные последовательности в fasta-формате выравнивали с помощью алгоритма множественного выравнивания Clustal-o (Clustal Omega) в программе SeaView (Version 5.0.4) (Gouy et al., 2010). Подбор моделей эволюции осуществляли автоматически на сервере IQTree (<http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>) со стандартными параметрами (Trifinopoulos et al., 2016). Для построения филогении белков WOX использовали модель JTT+F+I+G4. Далее при помощи IQTree проводили реконструкцию филогении исследуемых белков методом максимального правдоподобия (ML) со стандартными параметрами (повысили значение ultrafast bootstrap до 10000). Полученные филогенетические дере-

визуализировали в программе TreeGraph2 (Stöver, Müller, 2010).

Для анализа белков R2R3-MYB и реконструкции филогении ТФ WOX были дополнительно использованы выявленные ранее (Romanova et al., 2023) в базах CoGe (Lyons, Freeling, 2008), Phytozome 13 и Hornwort genomes (<https://www.hornworts.uzh.ch/en/hornwort-genomes.html>) гомологи генов, кодирующих данные белки у моховидных *Marchantia polymorpha* (v3.1), *Physcomitrium patens* (v3.3), *Anthoceros agrestis* и *A. punctatus*, и у плауновидных *Diphasiastrum complanatum* (v3.1), *Selaginella moellendorffii* (v1.0) и *Isoetes taiwanensis*. Отбор последовательностей для демонстрации наличия/отсутствия ТФ ARP у разных таксонов осуществляли, полагаясь на процент сходства с последовательностью ARP *Arabidopsis thaliana* и низкое значение E-value. Отбор последовательностей осуществляли на основании литературных данных о структурной организации консервативных доменов (ARP – Hernandez-Hernandez et al., 2021, KANADI – Zumajo-Cardona et al., 2020 и WOX – Wu et al., 2019) в идентифицированных последовательностях различных видов. Поиск проводили с использованием программного пакета HMMER (v3.3.2) и опции HMMERSCAN (<https://www.ebi.ac.uk/Tools/hmmer/search/phmmer>) по базе данных Pfam, а также программного пакета InterProScan (онлайн версии) (Paysan-Lafosse et al., 2022). Для поиска консервативных мотивов использовали онлайн-версию инструмента MEME Suite 5.4.1 с опцией MEME. В соответствии с ранее описанным алгоритмом (Hernandez-Hernandez et al., 2021) искали 15 доменов длиной от 10 до 15 аминокислот и использованием опции “background: 0-order background model generated from the supplied sequences”. При поиске и отборе последовательностей KANADI, C3HDZ, WOX на основании использованных данных и алгоритмов были удалены сильно фрагментированные геномные последовательности (последовательность удалялась, если примерно 50% аминокислот отсутствовало) и последовательности, отличающиеся только несколькими аминокислотами. Фрагментарные последовательности присутствуют у хвощовых, для которых использовались данные транскриптомов, причины фрагментарности последовательностей в которых могут быть разными.

РЕЗУЛЬТАТЫ

РАЗВИТИЕ ЛИСТЬЕВ: СТРУКТУРНЫЕ АСПЕКТЫ

Строение апикальной меристемы
Equisetum sylvaticum и *E. fluviatile*

Апексы побегов *E. sylvaticum* (рис. 2 А–С) и *E. fluviatile* (рис. 2 D–F) имеют конусообразную

форму. Поскольку в центре поверхностного слоя апекса обоих хвощей имеется клетка в форме перевернутого тетраэдра, называемая апикальной инициальной (АИ), их апикальная меристема относится к моноплексному структурному типу (по классификации Newman, 1965). АИ делится косо-антиклинально, образуя клетки призматической формы, называемые мерофитами (рис. 2 А) (Bierhorst, 1971; Romanova et al., 2022). Три последовательных мерофита АИ полностью опоясывают апекс побега; их дальнейшие деления скоординированы между собой. Каждые три деления АИ образует новое кольцо мерофитов, которое “сдвигает” предыдущие к основанию апекса. Таким образом, поверхность апекса сложена из расположенных ярусами поверхностных клеток, образовавшихся в результате скоординированных антиклинальных делений в пределах “тройки” мерофитов (рис. 2 D). Поверхностные клетки имеют призматическую форму и слагают зону поверхностных инициалей (рис. 2 В, С, Е, F). На продольном срезе апекса *E. sylvaticum* с каждой стороны от апикальной клетки располагается по три–шесть (рис. 2 В, С), а апекса *E. fluviatile* – по двенадцать–шестнадцать поверхностных инициалей (рис. 2 Е, F), что обуславливает существенно более выпуклую форму апекса последнего. Периклинальные деления поверхностных инициалей неравные: наружные производные сохраняют призматическую форму, а производные клетки ближе к оси апекса имеют изодиаметрическую форму. Совокупность внутренних изодиаметрических клеток образует зону подповерхностных инициалей. У *E. sylvaticum* эта зона на продольном срезе состоит из пяти–восьми клеток (рис. 2 В, С), а у *E. fluviatile* – более чем из двадцати клеток (рис. 2 Е, F). Разное число подповерхностных инициалей определяет различия в объеме апекса у этих видов, существенно большем у *E. fluviatile*. Подповерхностные инициали почти не делятся: они увеличиваются в объеме, и между ними появляются межклетники (рис. 2 В, С, Е, F).

Ультроструктура клеток апикальной меристемы *Equisetum fluviatile*

На примере *E. fluviatile* было установлено, что по ультроструктуре, степени вакуолизации, морфологии вакуолей и характеру включений АИ сходна с остальными поверхностными инициалами, входящими в состав разных мерофитов (рис. 2 G). Все эти клетки имеют крупные, вытянутые в антиклинальном направлении и смещенные в нижнюю часть клеток ядра с двумя–четырьмя ядрышками. Многочисленные мелкие вакуоли расположены преимущественно в апикальной части клеток, в меньшем количестве – в пристенной цитоплазме вдоль антиклинальных стенок и в базальной части клеток (рис. 2 G). По-

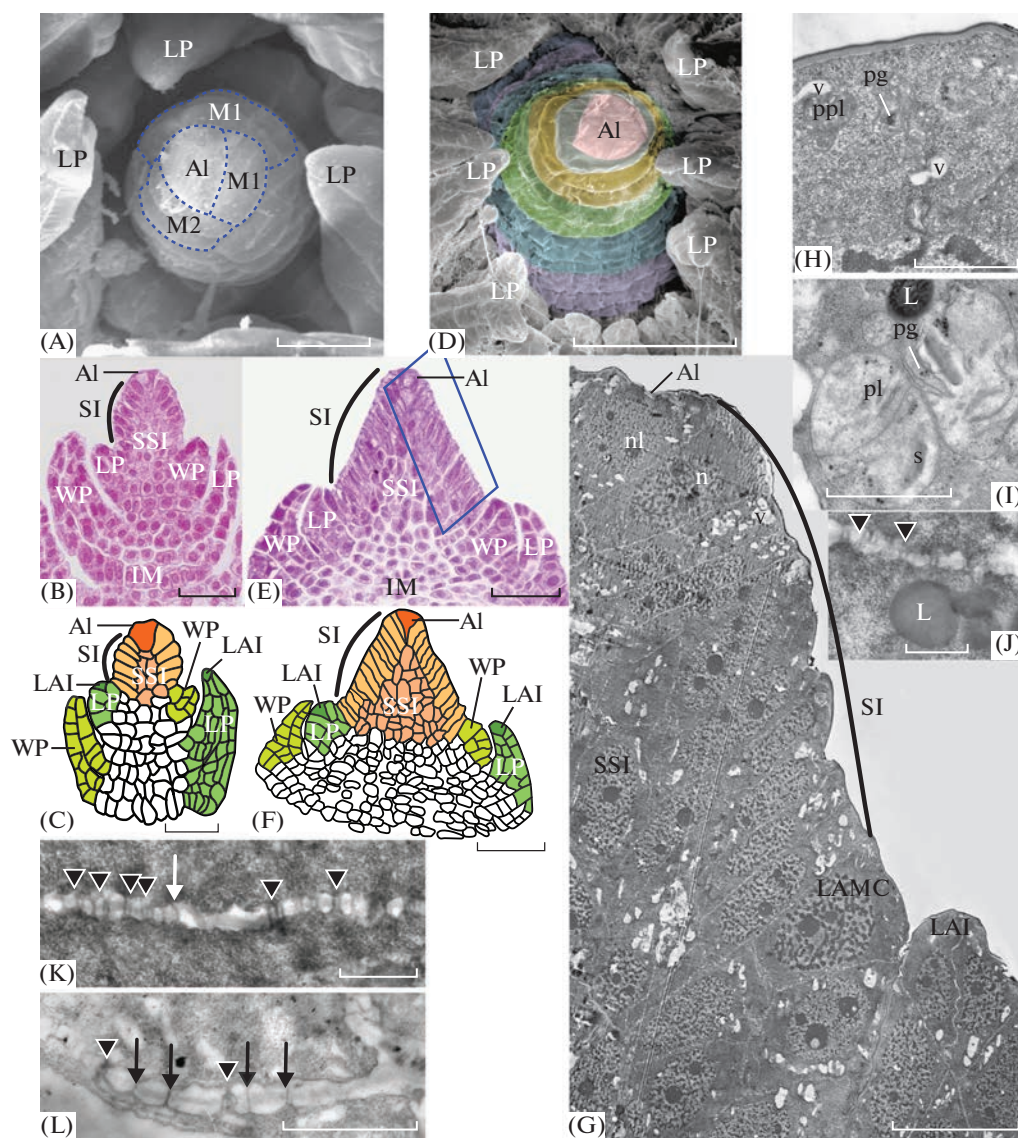


Рис. 2. Строение апикальной меристемы побега и ультраструктура ее клеток.

Апекс побега *Equisetum sylvaticum*: фронтальный вид (A), продольный срез (B) и его схема (C). Апекс побега *Equisetum fluviatile*: фронтальный вид (D), продольный срез (E) и его схема (F). Ультраструктура клеток апикальной меристемы побега *E. fluviatile*: G – фрагмент продольного среза, обозначенный рамкой на (E); H – фрагмент наружной части апикальной инициали; I, J – фрагменты пристенной цитоплазмы вдоль антиклинальной стенки одной из поверхностных инициалей; K – фрагмент периклинальной стенки одной из поверхностных инициалей; L – фрагмент антиклинальной стенки апикальной инициали. AI – апикальная инициаль, SI – поверхностные инициали, SSI – подповерхностные инициали, LAI – апикальная инициаль листа, LAMC – материнская клетка апикальной инициали листа, LP – зачаток листа, WP – зачаток мутовки, M1–M3 – последовательные мерофиты (производные) апикальной инициали, IM – интеркалярная меристема, L – липидные капли, n – ядро, nl – ядрышко, v – вакуоль, s – крахмальное зерно, ppl – пропластида, pl – пластида, pg – пластоглобула, треугольники указывают на ветвящиеся плазмодесмы, стрелки – на неветвящиеся плазмодесмы; на (D) разным цветом окрашены последовательные “тройки” мерофитов; рамкой на (E) обозначен фрагмент апикальной меристемы ультраструктура клеток которого проиллюстрирована на (G). Остальные обозначения как на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: A, G – 25; B–F – 50; H, I – 5; J–L – 1.

Fig. 2. Structure of the shoot apical meristem and the ultrastructure of its cells.

Apex of *Equisetum sylvaticum* shoot: surface view (A), longitudinal section (B) and its schematic (C). Apex of *Equisetum fluviatile* shoot: surface view (D), longitudinal section (E) and its schematic (F). Ultrastructure of the cells of the shoot apical meristem of *E. fluviatile*: G – fragment of the longitudinal section, marked by rectangle in (E); H – fragment of the outer part of the apical initial; I, J – fragments of cortical cytoplasm along the anticlinal wall of one of the surface initials; K – fragment of the periclinal cell wall of one of the surface initials; L – fragment of the anticlinal wall of the apical initial. AI – apical initial, SI – surface initials, SSI – subsurface initials, LAI – leaf apical initial, LAMC – leaf apical “mother” cell, LP – leaf primordium, WP – whorl primordium, M1–M3 – successive merophytes (segments) of the apical initial, IM – intercalary meristem, L – lipid droplets, n – nucleus, nl – nucleolus, v – vacuole, s – starch grain, ppl – proplastid, pl – plastid, pg – plastoglobule, triangles point to branched plasmodesmata, arrows – to unbranched plasmodesmata; in (D) successive “triplets” of merophytes are depicted by different colours; frame in (E) outlines the fragment of the shoot apical meristem cells which ultrastructure is shown in (G). Other symbols as in Fig. 1. Scale bars, μm : A, G – 25; B–F – 50; H, I – 5; J–L – 1.

верхностные инициали, находящиеся на разном удалении от апикальной инициали, сходны между собой по ультраструктуре (рис. 2 G). Клетки подповерхностного слоя отличаются от поверхностных изодиаметрической формой, центральным положением ядра и равномерным распределением вакуолей (рис. 2 G). В клетках поверхностного и подповерхностного слоев хорошо развит гранулярный эндоплазматический ретикулум с относительно небольшим числом рибосом, а также присутствует множество свободных рибосом (рис. 2 H–J); в пластидах имеются одиночные крахмальные зерна и пластоглобулы (рис. 2 I); вдоль клеточных стенок располагаются немногочисленные липидные капли (рис. 2 I, J).

В стенках АИ *E. fluviatile* и ее ближайших поверхностных и подповерхностных производных присутствует большое количество плазмодесм. Плазмодесмы собраны в группы; многие из них ветвятся в клеточной стенке (рис. 2 J–L). По визуальной оценке, плотность плазмодесм у *E. fluviatile* сходна с описанной ранее для плауновидного *Selaginella kraussiana* и папоротниковидных *Pteridium aquilinum*, *Athyrium filix-femina*, и *Dryopteris carthusiana*, которые также имеют моноплексную апикальную меристему, и существенно превышает таковую у растений с несолькими АИ в меристемах (Romanova et al., 2022).

Органогенез в апикальной меристеме *Equisetum sylvaticum* и *E. fluviatile*

Органогенез у обоих видов хвощей начинается одновременно в пределах одного яруса клеток — производных трех последовательных мерофитов. У *E. sylvaticum* листья образуются в третьей—четвертой по удаленности от АИ “тройке” мерофитов (рис. 3 A, B), а у *E. fluviatile* — в шестой—седьмой (рис. 3 C). Поверхностные инициали, относящиеся к одному ярусу, несколько раз делятся периклинально. В результате вокруг апекса появляется валик — будущая мутовка листьев, которая изначально образуется как единая структура (рис. 3 A, D, E).

Внутренние клетки апекса побега на уровне образовавшегося валика также активно делятся и формируют диск из двух—трех слоев небольших и слабо вакуолизированных клеток — интеркалярную меристему (рис. 3 B, C). Таким образом скоординированные деления в пределах одного яруса характеризуют не только поверхностные, но и подповерхностные инициали апикальной меристемы побега обоих хвощей.

На следующем этапе морфогенеза будущей мутовки листьев некоторые из поверхностных клеток возникшего валика, располагающиеся на равном расстоянии друг от друга, увеличиваются в размерах, а затем делятся косоантисеклиально.

В результате делений этих клеток, которые можно назвать материнскими клетками листовых инициалей, обособляются линзовидные апикальные инициали листьев (рис. 3 F). У *E. sylvaticum* в пределах одного валика возникает девять—тринадцать таких инициалей, а у *E. fluviatile* — двенадцать—двадцать инициалей. Различие в числе апикальных инициалей листьев мутовки определяется различиями в объеме апексов *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* (рис. 2 B, E) и, соответственно, в числе поверхностных призматических клеток, составляющих один ярус. Деления апикальных инициалей листьев приводят к появлению над поверхностью валика небольших выростов — листовых пластинок (рис. 3 D, E). Апикальная инициаль листа играет ключевую роль в морфогенезе листовой пластинки, но функционирует недолго. В момент возникновения апикальная инициаль листа сходна по ультраструктуре с клетками апикальной меристемы побега (рис. 2 G, рис. 3 F). Однако вскоре после начала развития листовой пластинки апикальные инициали листьев вакуолизуются (рис. 3 G), и, как следствие, в третьей—пятой по удаленности от АИ мутовке листьев прекращают делиться. Поверхностные и подповерхностные производные апикальной инициали листа сходны с ней по структуре и также существенно более вакуолизированы, чем клетки апикальной меристемы побега (рис. 3 G). Вакуолизация и прекращение делений апикальной инициали листа и ее производных приводит к прекращению развития листовых пластинок и недоразвитию в них проводящих тканей, дифференцирующихся только в сросшихся основаниях листьев (рис. 4 A–I).

Дальнейшее незначительное увеличение размеров листовых пластинок в проксимодистальном направлении (в длину) происходит преимущественно вследствие растяжения слагающих их клеток и отчасти — за счет деления клеток в основании листьев, которые граничат с периферической частью интеркалярной меристемы (рис. 3 B, C). Число клеток в ад/абаксиальной (в толщину) и медиолатеральной (в ширину) плоскостях сформированных пластинок листьев, относящихся к десятой—тринадцатой мутовкам, такое же, как в их зачатках, относящихся к пятой—седьмой мутовкам (рис. 4 B, C, F, G). Это косвенно свидетельствует о том, что маргинальная и пластинчатая меристемы в листовых пластинках обоих видов хвощей отсутствуют. Мезофилл чешуевидных листовых пластинок не дифференцирован на палисадный и губчатый и состоит из вытянутых параллельно поверхности клеток; проводящие ткани отсутствуют (рис. 4 C, G).

Рост мутовки, образованной сросшимися основаниями листьев, в проксимодистальном направлении происходит у *E. fluviatile* и *E. sylvaticum* за счет скоординированных тангентальных деле-

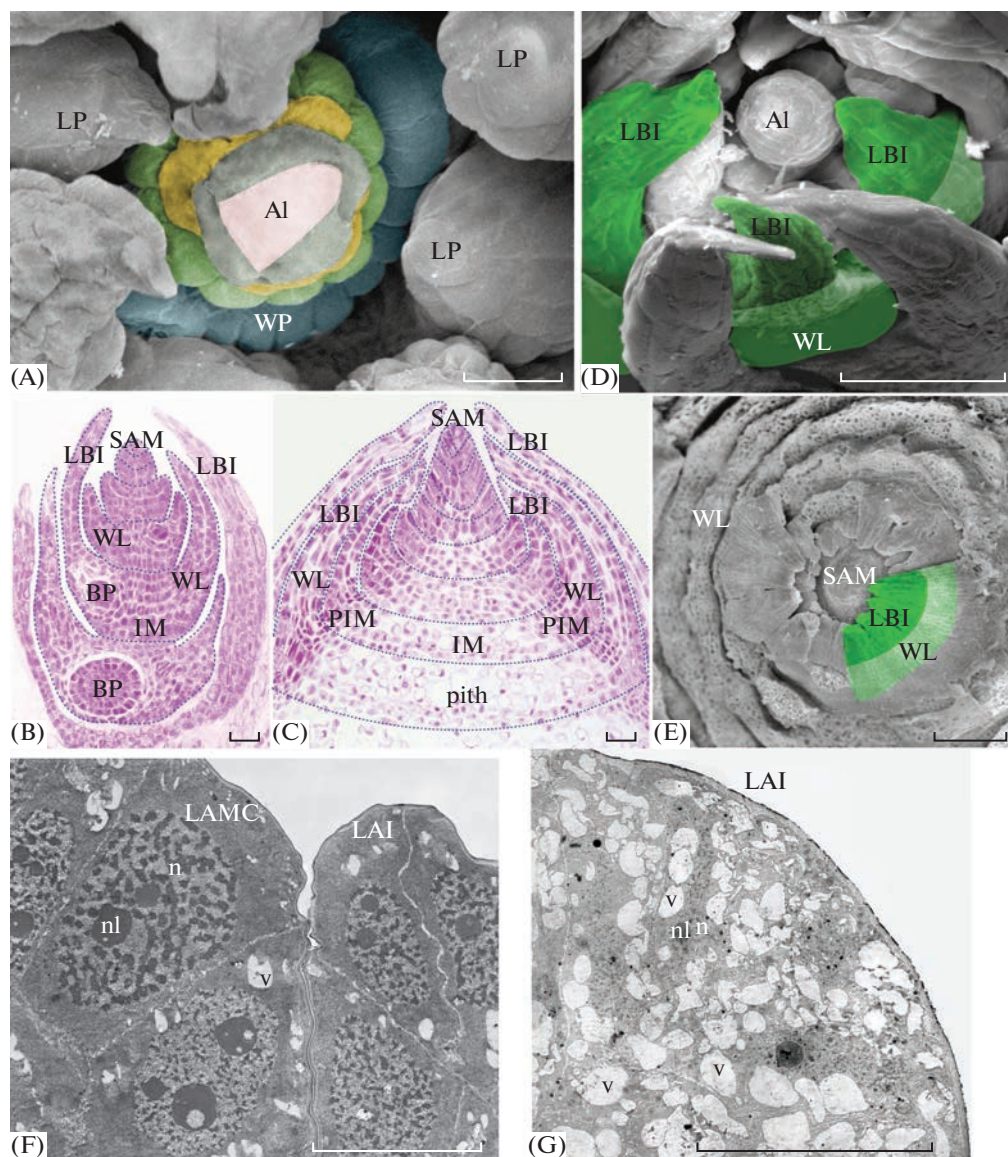


Рис. 3. Заложение и начальные этапы развития мутовок листьев.

A — возникновение зачатка мутовки листьев в апикальной меристеме побега *Equisetum sylvaticum*; последовательные этапы развития мутовок листьев на продольных срезах апексов побегов *E. sylvaticum* (B) и *E. fluviatile* (C) и на фронтальных сканирующих электронных микрофотографиях апексов побегов *E. sylvaticum* (D) и *E. fluviatile* (E); ультраструктура клеток зачатка листовой пластинки в момент возникновения (F) и в составе четвертой по удаленности от апекса побега мутовки листьев (G). SAM — апикальная меристема побега, pith — сердцевина, BP — зачаток почки, PIM — периферическая часть интеркалярной меристемы; на (A) разным цветом окрашены последовательные «тройки» мерофитов; на (D) и (E) разными оттенками зеленого окрашены сросшиеся основания листьев и листовые пластинки. Остальные обозначения как на рис. 1–2. Масштабные линейки, мкм: A–C, F, G — 20; D — 50; E — 100.

Fig. 3. Initiation and early stages of development of whorls of leaves.

A — shoot apex of *E. sylvaticum* with the emerging primordium of whorl; successive stages of leaf whorls development on the longitudinal sections of *E. sylvaticum* (B) and *E. fluviatile* (C) and frontal SEM views of *E. sylvaticum* (D) and *E. fluviatile* (E); ultrastructure of the leaf apical initial and its derivatives in the newly emerged leaf blade primordium (F) and in the leaf blade that belongs to the fourth whorl (G). SAM — shoot apical meristem, pith — pith, BP — bud primordium, PIM — peripheral part of intercalary meristem; in (A) successive «triplets» of merophytes are depicted by different colors; in (D) and (E) merged bases of leaves within one whorl and leaf blades are colored in different shades of green. Other symbols as in Figs. 1–2. Scale bars, μm : A–C, F, G — 20; D — 50; E — 100.

ний клеток периферической части интеркалярной меристемы (рис. 3 B, C). Несмотря на то, что основание каждой мутовки представляет собой единую структуру с момента своего возникнове-

ния (рис. 3 D, E), ее развитие под листовыми пластинками и между ними различается (рис. 4 A, B, H, I). Клетки периферической части интеркалярной меристемы, располагающиеся под листовыми

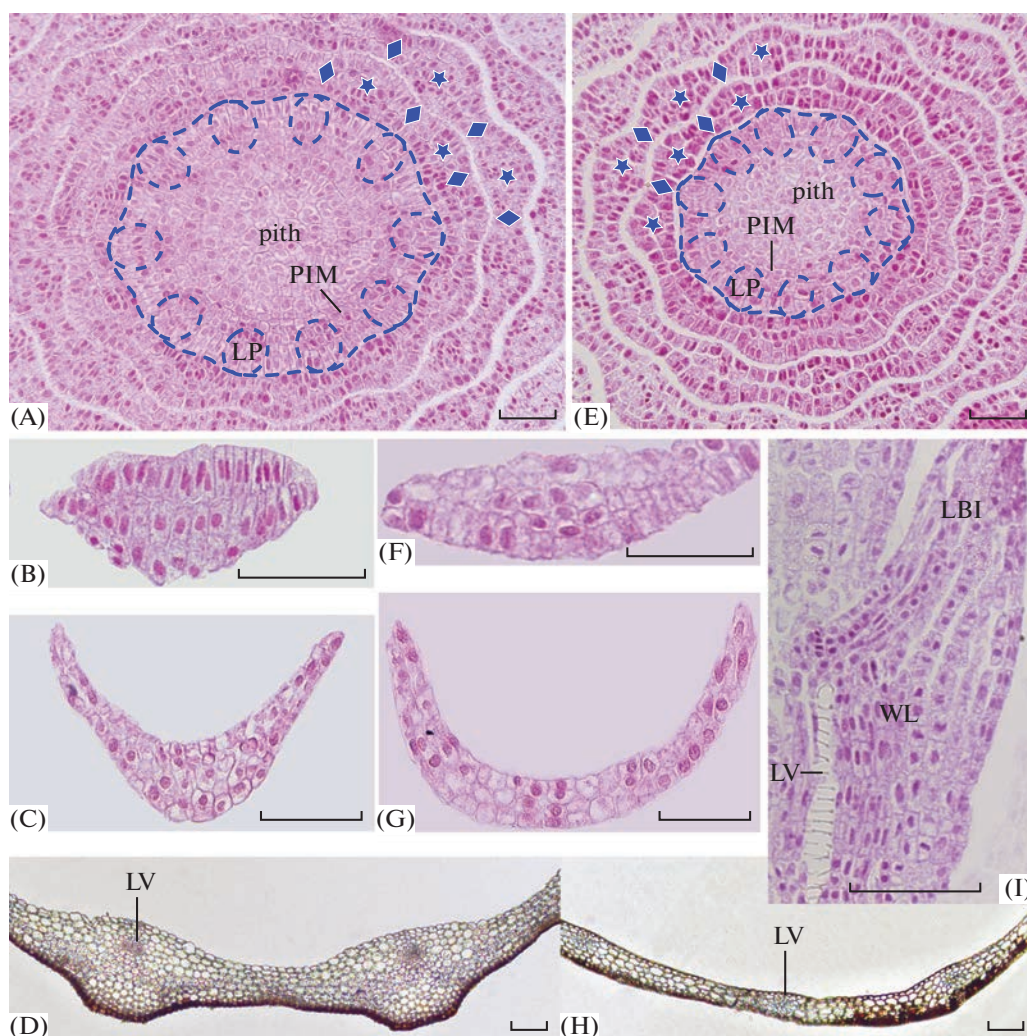


Рис. 4. Развитие мутовок листьев.

Поперечные срезы апексов побегов *E. sylvaticum* (A) и *E. fluviatile* (E), содержащие основания листьев, относящихся к третьей по удаленности от апекса мутовке и окруженные сросшимися основаниями листьев, относящихся к четвертой и пятой мутовке; поперечные срезы листовых пластинок *E. sylvaticum* (B, C) и *E. fluviatile* (F, G), относящиеся к третьей (B, F) и десятой–тринадцатой (C, G) по удаленности от апекса мутовкам; поперечные срезы сросшихся основаниями листьев сформированной мутовки *E. sylvaticum* (D) и *E. fluviatile* (H); (I) – продольный срез участка стебля и основания десятой мутовки листьев. На (A) и (E) наружная граница апекса побега обведена пунктирной линией, в овалы обведены клетки третьей мутовки листьев, расположенные под листовыми пластинками; звездочками обозначена та часть сросшихся оснований листьев мутовки, которые располагаются под листовыми пластинками, а ромбами – расположенные между листовыми пластинками. pc – прокамбий, TE – трахеальные элементы, LV – жилка листа. Остальные обозначения как на рис. 1–3. Масштабные линейки, мкм: A–I – 20.

Fig. 4. Development of leaf whorls.

Transversal sections of the shoot apices of *E. sylvaticum* (A) and *E. fluviatile* (E), that contain bases of leaves that belong to the third distant from the shoot apical meristem whorl and are surrounded by the fused bases of leaves that belong to the fourth and fifth distant from the shoot apical meristem whorls. Transversal sections of leaf blades of *E. sylvaticum* (B, C) and *E. fluviatile* (F, G), that belong to the third (B, F) and tenth–thirteenth (C, G) distant from the shoot apical meristem whorls; transversal sections of fused bases of leaves of mature whorls of *E. sylvaticum* (D) and *E. fluviatile* (H); (I) – longitudinal section of a fragment of stem with the base of the tenth whorl of leaves. At (A) and (E) external border of the shoot apex is outlined with dashed line; in ovals are enclosed cell of the third whorl that are located beneath leaf blades; asterisks denote parts of whorl that are located beneath leaf blades and diamonds mark the parts of whorl located between leaf blades. The axial part of the shoot and leaf primordia are outlined with dashed lines. pc – procambium, TE – tracheal elements, LV – leaf vein. Other symbols as in Figs. 1–3. Scale bars, μm : A–I – 20.

пластинками, делятся не только в проксимодистальном, но и в ад/абаксиальном и медиолатеральном направлениях, что приводит к разрастанию этой части мутовки в толщину и в ширину. В чет-

вертой–пятой по удаленности от апикальной меристемы побега мутовке основания листьев у обоих изученных видов имеют около двадцати клеток в ширину и десять–шестнадцать клеток в толщи-

ну (рис. 4 А, В). Часть этих клеток дифференцируется в прокамбий, а затем в проводящие ткани жилки листа, слепо заканчивающейся на границе основания и листовой пластинки (рис. 4 I). У *E. fluviatile* жилка располагается в центральной части листовой пластинки, а у *E. sylvaticum* смещена на адаксиальную сторону основания листа (рис. 4 Н, I). Клетки периферической части интеркалярной меристемы, расположенные между листовыми пластинками, не делятся в аб/адаксиальной плоскости и почти не делятся в медиолатеральной плоскости; в сформированной мутовке они представляют собой “перемычки” шириной около десяти клеток и толщиной две–три клетки и не имеют проводящих тканей (рис. 4 D, H). Большая ширина оснований сформированных листьев по сравнению с их зачатками является результатом того, что клетки мезофилла, уже прекратившие делиться, синхронно растягиваются в медиолатеральном направлении при увеличении объема стеблевой части побега.

В ходе развития основания мутовки клетки двух–трех наружных слоев периферической части интеркалярной меристемы продолжают делиться периклинально, растут растяжением и приобретают вытянутую форму, образуя цилиндр мелких и слабо вакуолизированных клеток (рис. 3 С; рис. 5А, В, М, N). Этот цилиндр меристематических клеток играет важную роль как в гистогенезе, так и в органогенезе *E. sylvaticum* и *E. fluviatile*. Его клетки, расположенные под листовыми пластинками, дифференцируются в тяжи прокамбия, а затем — в проводящие ткани стебля и листовых следов (рис. 4 I; рис. 5А, В, М). В результате пролиферации групп клеток периферической части интеркалярной меристемы, которые расположены в пазухе мутовки между листовыми пластинками, эндогенно возникают зачатки почек (рис. 5 А, В). Зачатки почек у обоих изученных видов возникают в третьей–пятой от апикальной меристемы мутовке, но дальнейшее развитие почек *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* различается (рис. 5 С–I). В поверхностном слое зачатков почек у обоих видов возникает апикальная меристема, сходная по зональности с апикальной меристемой побега (рис. 5 С, G). У *E. sylvaticum* сразу же после возникновения апикальной меристемы почки из нее формируются мутовки листьев; в основании каждой почки образуется единственный корень (рис. 5 D–F, J). Таким образом, каждая верхушечная почка содержит полностью сформированные зачатки почек следующего порядка (рис. 5 O). У *E. fluviatile* апикальная меристема почки начинает функционировать только на значительном удалении от апикальной меристемы побега (приблизительно в тринадцатой мутовке). Однако сформировав две–три мутовки листьев и зачаток корня, она вновь приостанавливает свое функционирование (рис. 5 H, I, P, R). Вероятно,

“доразвитие” почек *E. fluviatile* происходит уже после начала роста побегов. У обоих хвощей развивающиеся почки “прорывают” основание мутовки, но при этом у *E. sylvaticum*, в отличие от *E. fluviatile*, разрывается на две части и листовая пластинка (рис. 5 J–L). С дальнейшим развитием почки коррелирует более активный рост адаксиальной части листовой пластинки, которая на сформированном побеге почти в два раза выше абаксиальной части пластинки и имеет коричневую окраску (рис. 1 С).

Таким образом, элементарный метамер обоих видов хвощей состоит из мутовки сросшихся оснований листьев и мутовки почек, эндогенно возникающих между листовыми пластинками в пазухе основания листовой мутовки. Тот факт, что на лежащих или располагающихся под землей частях надземных побегов обоих хвощей также имеются мутовки чешуевидных листьев, хотя и более мелкие по сравнению с надземными побегами, отсутствуют ветви, но присутствуют мутовки корней (рис. 1 D, H), косвенно свидетельствует о том, что на надземных побегах в рост трогаются зачатки почек, а на подземных — корней.

РАЗВИТИЕ ЛИСТЬЕВ: РЕГУЛЯТОРНЫЕ АСПЕКТЫ

Гомологи *ARP*

Гомологи генов *ARP*, кодирующих у цветковых растений регуляторы развития адаксиального домена листа, относятся к семейству MYB (миелобластомы птиц) — одному из самых больших семейств генов эукариот. По числу и топологии аминокислотных повторов это семейство делится на несколько групп, и единственный гомолог *ARP* у *Arabidopsis thaliana* относится к группе белков с повторами (repeats) R2 и R3, называемую R2R3-MYB белками и включающую кроме него еще около 170 достаточно близких по доменной структуре белков, (Hernández-Hernández et al., 2021). Наличие в разных таксонах растений гомологов ТФ *ARP* дискуссионно. Так, гомолог *ARP* выявлен у разноспоровых плауновидных *Selaginella kraussiana* (Harrison et al., 2005), *S. viticulosa*, *S. selaginoides* и *S. willdenowii* (Hernández-Hernández et al., 2021), но отсутствует у равноспорового плауновидного *Huperzia selago* (Evkaikina et al., 2017). Гомолог *ARP* не был обнаружен в геноме *Picea abies* (Nystedt et al., 2013), однако позже был выявлен у нее и у ряда других хвойных растений, что было подтверждено и данными о его экспрессии (Du et al., 2020). Иммунолокализация антител к белку *ARP* кукурузы выявила наличие данного ТФ в листьях папоротниковидного *Osmunda regalis* L. (Harrison et al., 2005), однако позже на примере ряда других папоротниковидных было убедительно показано, что не все белки MYB,

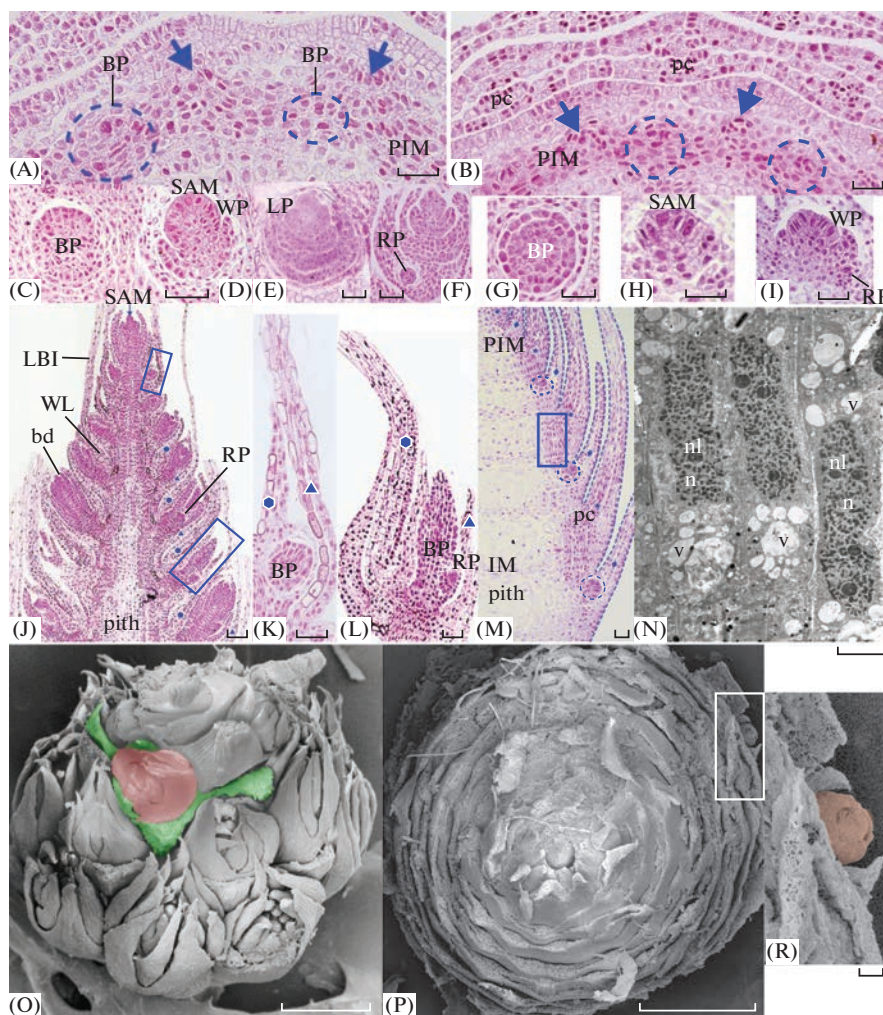


Рис. 5. Заложение и развитие почек.

Поперечный срез периферической части стебля *E. sylvaticum* (A) и *E. fluviatile* (B); последовательные стадии развития почек *E. sylvaticum* (C–F) и *E. fluviatile* (G–I) на их продольных срезах; продольный срез апекса побега *E. sylvaticum* с почками, находящимися на разных стадиях развития (J) и продольные срезы отдельных почек (K, L); продольный срез апекса побега *E. fluviatile* с почками, находящимися на разных стадиях развития (M) и ультраструктура клеток периферической части его интеркалярной меристемы (N); общий вид вегетативных почек *E. sylvaticum* (O) и *E. fluviatile* (P, R) с несколькими десятками метамеров. RP – зачаток корня. Стрелки указывают на дифференцирующий прокамбий листовых следов; в овал на (A) и (B) обведены группы делящихся клеток будущих зачатков почек, на (M) – зачатки почек; стрелки указывают на дифференцирующий прокамбий листовых следов; пунктиром на (M) обведены основания листьев; рамками на (J) обозначены почки, срезы которых на большем увеличении приведены на (K) и (L); на (J–L) шестигранником обозначена адаксиальная часть листовой пластинки, а треугольником – ее абаксиальная часть; рамкой на (M) обозначен фрагмент апикальной меристемы побега ультраструктура клеток которого проиллюстрирована на (N); звездочками на (M) обозначены клетки основания мутовки, располагающиеся под листовыми пластинками, шестигранниками – клетки основания мутовки, располагающиеся между листовыми пластинками; на (O–R) мутовки листьев отрезаны, видны их перерезанные основания; (O) одна из почек окрашена красным, а лист, разделенный почкой на две части – зеленым; на (R) одна из почек окрашена красным. Остальные обозначения как на рис. 1–3. Масштабные линейки, мкм: A–M – 20, N – 5, O – 200, P – 500, R – 50.

Fig. 5. Origin and development of buds.

Transversal sections of the peripheral part of stem of *E. sylvaticum* (A) and *E. fluviatile* (B); successive stages of bud development in *E. sylvaticum* (C–F) and *E. fluviatile* (G–I) on their longitudinal sections; longitudinal section of *E. sylvaticum* shoot apex showing buds on different developmental stages (J) and close-ups of longitudinal sections of two buds (K, L); longitudinal section of *E. fluviatile* shoot apex showing buds on different developmental stages (M) and ultrastructure of cells of the peripheral part of its intercalary meristem (N); total view of vegetative buds of *E. sylvaticum* (O) and *E. fluviatile* (P, R) with several dozens of phytomers. RP – root primordium. Arrows point to differentiating procambium of leaf traces; circled by dashed lines are groups of proliferating cells of emerging bud primordia in (A) and (B), bud primordia in (M); arrows point to differentiating procambium of leaf traces; bases of leaves in (M) are outlined by dashed lines; frames in (J) outline buds which close-ups are given in (K) and (L); in (J–L) hexagons mark adaxial part of leaf blade, triangle – its abaxial part; frame in (M) outlines the fragment of the shoot apical meristem which ultrastructure is illustrated in (N); asterisks in (M) denote the cells of the whorl base that are located beneath leaf blades, denote the cells of the whorl base that are located between leaf blades; leaf blades in (O–R) are cut off showing their bases; (O) one of the buds is coloured in red, the leaf separated into two parts by the bud is coloured in green; in (R) one of the buds is coloured in red. Other symbols as in Figs. 1–3. Scale bars, μm : A–M – 20, N – 5, O – 200, P – 500, R – 50.

обладающие, как и ТФ ARP, консервативными доменами R2R3, являются его гомологами (Hernández-Hernández et al., 2021). В этом исследовании были выявлены специфические мотивы, которые отличают гомологи ARP от остальных сходных с ними белков R2R3-MYB. На основании выявленных различий в доменной структуре было установлено, что белки R2R3-MYB лептоспорангиатных папоротниковидных *Azolla pinnata*, *Salvinia cucullata* и *Ceratopteris richardii* и моховидного *Physcomitrium patens* (Bryophyta) не являются гомологами ТФ ARP (Hernández-Hernández et al., 2021). Мы решили использовать описанные в данной работе методики для поиска гомологов ARP в транскриптомах хвощовых *Equisetum diffusum* и *E. hyemale*. В качестве контроля правильности определения доменной структуры белков R2R3-MYB и достоверности полученных результатов были также использованы последовательности *Marchantia polymorpha*, *Physcomitrium patens*, *Selaginella moellendorffii*, *Azolla filiculoides*, *Ceratopteris richardii*, *Picea abies* и *Arabidopsis thaliana*, геномы которых были ранее проанализированы Hernández-Hernández с соавт. (2021) (рис. 6). Для того чтобы судить о вероятных возникновении и утрате гомологов ARP в разных таксонах растений, в анализ были также включены белки R2R3-MYB, найденные нами в транскриптом папоротниковидного *Psilotum nudum*, а также в геномах моховидных *Anthoceros agrestis* и *A. punctatus*, лептоспорангиатных папоротниковидных (рис. 6 А). Анализ доменной структуры этих белков MYB с доменами R2R3 (рис. 6 А–D) показал, что, как и изученные ранее белки трех лептоспорангиатных папоротников (Hernández-Hernández et al., 2021), проанализированные в настоящем исследовании белки хвощовых, а также *Psilotum nudum*, *Adiantum capillus-veneris* и *Alsophila spinulosa* отличаются от белков ARP. Наряду с консервативными доменами 1, 2, 3 и 4 (рис. 6 А, В) с доменом 2 у них граничит домен 5, тогда как у белков ARP — домен 7 (рис. 6 С, D; табл. 2). Таким образом, отсутствие гомологов ARP — общая черта для всех папоротниковидных. Гомологи ARP также не были обнаружены в геномах моховидных *Anthoceros agrestis* и *A. punctatus* и плауновидных *Diplazium complanatum* и *Isoetes taiwanensis*, но были обнаружены в геноме моховидного *Marchantia polymorpha* (рис. 6 А, D).

Гомологи C3HDZ и KANADI

Гены *C3HDZ*, кодирующие у цветковых растений регуляторы развития адаксиального домена листа (палисадного мезофилла, ксилемы в жилках листа и пазушных почек), и гены *KANADI*, кодирующие регуляторы развития абаксиального домена (губчатого мезофилла и флоэмы в жилках листа), представлены у модельного цветкового растения *Arabidopsis thaliana* пятью и четырьмя го-

мологами соответственно (Vasco et al., 2016; Zumajo-Cardona et al., 2019) (табл. 2).

Ранее гомологи обоих генов были выявлены нами (Romanova et al., 2023) в геномах и транскриптомах моховидных и плауновидных; гомологи *C3HDZ* были также выявлены у стрептофитовых водорослей (табл. 2) (Floyd et al., 2006). В рамках настоящего исследования в транскриптомах *Equisetum diffusum* и *E. hyemale* было обнаружено несколько новых гомологов *C3HDZ* и *KANADI*, которые не были выявлены ранее (Vasco et al., 2016; Zumajo-Cardona et al., 2019) (табл. 2). Так, у *Equisetum diffusum* вероятно наличие семи гомологов *C3HDZ*; у *E. hyemale* — более десяти. Пять гомологов *C3HDZ* и два гомолога *KANADI* было обнаружено у *Psilotum nudum* (табл. 2). Число обнаруженных в ходе настоящего исследования гомологов генов, кодирующих ТФ *C3HDZ* в геномах лептоспорангиатных папоротниковидных *Azolla pinnata*, *Salvinia cucullata*, *Ceratopteris richardii*, *Adiantum capillus-veneris*, *Marsilea vestita* и *Alsophila spinulosa*, варьировало от семи до семнадцати, существенно превышая таковое у представителей других таксонов растений (табл. 2). Число гомологов *KANADI* варьировало от двух до шести, что примерно соответствует таковому у плауновидных и семенных растений (табл. 2). Можно предположить, что большое число возможных гомологов *C3HDZ* у хвощовых и лептоспорангиатных папоротников может являться результатом их дупликации и последующей специализации у общего предка этого класса, поскольку обе эти группы являются древними полиплоидами (Vanneste et al., 2015; Chen et al., 2023).

Наличие гомологов *C3HDZ* и *KANADI* у представителей всех таксонов высших растений как гаметофитной, так и спорофитной линии эволюции указывает на то, что они, вероятно, уже имелись у общего предка всех высших растений. Присутствие гомологов генов, кодирующих ТФ *C3HDZ*, у стрептофитовых водорослей свидетельствует о том, что данные ТФ возникли до выхода растений на сушу (табл. 2).

Все включенные в анализ лептоспорангиатные папоротниковидные имеют биколлатеральные жилки листа, но различаются по строению мезофилла: недифференцированного на палисадный и губчатый у *Azolla pinnata* (Lumpkin, Plucknett, 1980) и дифференцированного у *Salvinia cucullata* (Croxdale, 1978), *Ceratopteris richardii* (Hou, Hill, 2004) и *Alsophila spinulosa* (Huang et al., 2022). Листья хвощовых и псилотовых состоят только из губчатого мезофилла и лишены проводящих тканей (табл. 1). Таким образом, наличие и число гомологов генов, кодирующих ТФ *C3HDZ* и *KANADI* у хвощовых, псилотовых и лептоспорангиатных папоротниковидных, не отражает специфику анатомии их листьев.



Рис. 6. Результаты поиска гомологов ТФ ARP, регулирующих развитие адаксиального домена листа. А – Доменная организация выявленных в геномах плауновидных и папоротниковидных R2-R3 MYB белков. Красной точкой отмечены последовательности, ранее использованные в анализе Hernandez-Hernandez с соавт. (2021). В – цветные обозначения консенсусных последовательностей, идентифицированных с помощью алгоритма MEME. Были использованы такие же параметры алгоритма MEME, как в работе Hernandez-Hernandez с соавт. (2021): zero or one occurrence per sequence (zoops), 15 мотивов, длина мотива 10–15 аминокислот. С – аминокислотные последовательности доменов 1, 2, 3, 4, 5, 6 и 7. Домены 1–4 и 6 присутствуют у всех R2-R3 белков на (А), домены 5 и 7 альтернативно граничат с доменом 2 (D). Белки, у которых домен 2 граничит с доменом 7 являются гомологами ARP, а те R2-R3 MYB белки, у которых домен 2 граничит с доменом 5 – не являются. Е – фрагмент аминокислотной последовательности R2–R3 белков с MYB-доменом. В домене 2 аминокислоты окрашены в те же цвета, что и на (С) и (D). Неокрашенная аминокислотная последовательность домена 7, граничащая справа с доменом 2, отмечена звездочкой; в остальных случаях неокрашенные аминокислотные последовательности представляют собой домен 5.

Fig. 6. Results of search for homologues of ARP TFs that regulate the development of the leaf adaxial domain. А – Domain organization of R2-R3 proteins MYB proteins identified in the genomes of lycopohytes and ferns. Red dots indicate sequences that were previously used in the analysis by Hernandez-Hernandez et al. (2021). – Color codes for consensus sequences identified using the MEME algorithm. In the MEME algorithm the same parameters were used as in the work of Hernandez-Hernandez et al. (2021): zero or one occurrence per sequence (zoops), 15 motifs, motif length 10–15 amino acids. С – amino acid sequences of domains 1, 2, 3, 4, 5, 6 and 7. Domains 1–4 and 6 are present in all R2-R3 proteins on (A), domains 5 and 7 alternatively border domain 2 (D). Proteins in which domain 2 borders domain 7 are ARP homologues, while those R2-R3 MYB proteins in which domain 2 borders domain 5 are not. Е – fragment of the amino acid sequence of R2-R3 MYB proteins. In domain 2, the amino acids are coloured in the same colors as in (C) and (D). Unstained amino acid sequence 7 bordering domain 2 on the right is marked with an asterisk; otherwise, unstained amino acid sequences represent domain 5.

Таблица 2. Результаты поиска гомологов генов, которые кодируют транскрипционные факторы, регулирующие у цветковых растений функционирование маргинальной (WOX3) и пластинчатой (WOX1) меристем, а также развитие адаксиального (ARP, C3HDZ) и абаксиального (YABBY и KANADI) доменов листа

Table 2. Results of search for homologues of genes encoding transcription factors that regulate functioning of marginal (WOX3) and plate (WOX1) meristems, and differentiation of adaxial (ARP, C3HDZ) and abaxial (YABBY и KANADI) leaf domains in angiosperms

Таксон/ Taxon	Модельный представитель/ organism	WOX	ARP	C3HDZ	YABBY	KANADI
Streptophyte algae		<i>Micromonas pusilla</i> (3)	отсутствуют/ absent	<i>Chara corallina</i> (1), <i>Nitella mirabilis</i> (1) <i>Klebsormidium flaccidum</i> (1)	<i>Chloropicon primus</i> (1) <i>Micromonas pusilla</i> (2) <i>Micromonas commoda</i> (2)	сведения отсутствуют/ no information
Marchantiophyta	<i>Marchantia polymorpha</i>	1 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	1 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	1 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/) , Bowman et al., 2017	отсутствуют/ absent	1 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)
Antocero- phyta	<i>Anthoceros agrestis</i>	4 (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)	отсутствуют/ absent	1 (4) (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)	1 (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)	1 (2) (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)
	<i>Anthoceros punctatus</i>	4 (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)	отсутствуют/ absent	1 (8) (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)	1 (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)	1 (https://www.hornworts.uzh.ch/en.html , Li et al., 2020)
Bryophyta	<i>Physcomitrium patens</i>	2 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	отсутствуют/ absent	5 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	отсутствуют/ absent	3 (6) (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/ , https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)
Lycopodiales, Lycopphyta	<i>Diphasiastrum complanatum</i>	8 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	отсутствуют/ absent	5 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	1 (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)	3 (4) (https://phytozone-next.jgi.doe.gov/)
	<i>Huperzia selago</i>	сведения отсутствуют/no information	не найдены/ not found	3 (https://db.cngb.org/onekp/ , Vasco et al., 2016)	1 (Evkaikina et al., 2017, NCBI)	1 (https://db.cngb.org/onekp/ , Zumajo-Car-dona, Ambrose, 2020)

Таксон/ Taxon	Модельный представитель/ organism	<i>WOX</i>	<i>ARP</i>	<i>C3HDZ</i>	<i>YABBY</i>	KANADI
Selaginellales, Lycophyta	<i>Selaginella moellendorffii</i>	5 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	1 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	3 (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)	отсутствуют/ absent	3 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/ , https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)
	<i>Selaginella kraussiana</i>	8 (https://db.cngb.org/onekp/)	1 (Harrison et al., 2005; Hernandez-Hernandez et al., 2021)	3 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/ , https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)	не найдены/ not found	сведения отсутствуют/ no information
Isoetales, Lycophyta	<i>Isoetes taiwanensis</i>	5 (https://genom.evolution.org/coge/Wickell et al, 2021)	отсутствуют/absent	2 (7) (https://genom.evolution.org/coge/Wickell et al, 2021)	не найдены/ not found	4 (6) (https://genom.evolution.org/coge/Wickell et al, 2021)
Equisetidae, Polypodiophyta	<i>Equisetum diffusum</i>	1 (https://db.cngb.org/onekp/ , Wu et al., 2019)	не найдены/ not found	2 (7) (https://db.cngb.org/onekp/ , Vasco et al., 2016, NCBI)	не найдены/ not found	3 (4) (https://db.cngb.org/onekp/ , Zumajo-Cardona et al., 2019)
	<i>Equisetum hyemale</i>	4 (https://db.cngb.org/onekp/)	не найдены/ not found	2 (18) (https://db.cngb.org/onekp/ , Vasco et al., 2016)	не найдены/ not found	3 (5) (https://db.cngb.org/onekp/ , Zumajo-Cardona et al., 2019)
	<i>Equisetum arvense</i>	2 (Xia et al., 2022)	сведения отсутствуют/ no information	сведения отсутствуют/ no information	сведения отсутствуют/ no information	сведения отсутствуют/ no information
Ophioglossidae, Polypodiophyta	<i>Psilotum nudum</i>	8 (Xia et al., 2022, 1KP)	не найдены/ not found	5 (6) (NCBI)	не найдены/ not found	2 (https://db.cngb.org/onekp/ , Zumajo-Cardona, Ambrose, 2020)

Таксон/ Taxon	Модельный представитель/ organism	<i>WOX</i>	<i>ARP</i>	<i>C3HDZ</i>	<i>YABBY</i>	KANADI
Polypodiidae, Polypodio- phyta	<i>Osmunda</i> sp.	3 (https://db.cngb.org/onekp/ , Wu et al., 2019)	сведения отсут- ствуют/ no information	3 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) <i>O. regalis</i>	не найдены/ not found	1 (https://db.cngb.org/onekp/ , Zumajo-Car- dona et al., 2019) <i>O. regalis</i>
	<i>Alsophila spinu- losa</i>	10-11 (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	11 (17) (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	1 (6) (https://fernbase.org/)
	<i>Adiantum capil- lus-veneris</i>	7 (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	5 (7) (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	3 (4) (https://fernbase.org/)
	<i>Ceratopteris richardii</i>	13 [5] (или даже больше, очень много похожих последова- тельностей) (NCBI, Nard- mann, Werr, 2012, Phyto- zome)	не найдены/ not found	7 (12) (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)	не найдены/ not found	2 (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)
	<i>Marsilea vestita</i>	3 (https://fernbase.org/ , Wu et al., 2019)	не найдены/ not found	6 (17) (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	2 (4) (https://fernbase.org/)
	<i>Salvinia cucul- lata</i>	5 (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	4 (11) (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	2 (3) (https://fernbase.org/)
	<i>Azolla filiculoi- des</i>	7 [8] (Fern- Base, Wu et al., 2019)	не найдены/ not found	4 (9) (https://fernbase.org/)	не найдены/ not found	2 (3) (https://fernbase.org/)
Pinopsida, Pinophyta	<i>Thuja plicata</i>	12 (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)	1 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	2 (5) (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)	4 (5) (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)	3 (5) (https://phytozome-next.jgi.doe.gov/)
	<i>Picea abies</i>	19 (https://plantgenie.org/)	1 (https://plantgenie.org/ , Her- nandez- Hernandez et al., 2021)	5 (17) (https://plantgenie.org/)	3 или 4 (https://plantgenie.org/); Finet et al., 2016	3 (4) (https://plantgenie.org/)

Таксон/ Taxon	Модельный представитель/ organism	<i>WOX</i>	<i>ARP</i>	<i>C3HDZ</i>	<i>YABBY</i>	KANADI
Magnolio- phyta	<i>Arabidopsis thaliana</i>	15 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	1 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	5 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	6 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)	4 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)

Примечание. Результаты основаны на геномных данных за исключением Equisetales и Psilotales, для которых ввиду отсутствия геномных данных, были использованы данные транскриптомов. В каждой ячейке приведено число гомологов и ссылка на базу данных или публикацию, из которых были взяты данные геномов и транскриптомов. В случае отсутствия гомологов в геномах используется формулировка “отсутствуют”, при отсутствии гомологов в транскриптомах используется формулировка “не найдены”. В круглых скобках указано количество предсказанных InterProScan белков, исключая повторяющиеся последовательности, незначительно отличающиеся друг от друга несколькими аминокислотными остатками или полностью идентичные. В квадратных скобках приведено количество гомологов, основанное на статье Wu с соавт. (2019). Сведения о наличии/отсутствии гомологов перечисленных выше генов у стрептофитовых водорослей (инфрацарство Streptophyta) приведены для оценки предполагаемого времени возникновения проанализированных генов в эволюции растений. Сведения о наличии/отсутствии гомологов перечисленных выше генов у моховидных (Anthoceroophyta, Marchantiophyta, Bryophyta) приведены для того, чтобы судить о вероятных возникновении и утрате гомологов перечисленных ТФ в разных таксонах растений. Названия растений и сведения об их гомологах, основанные на геномных данных выделены жирным шрифтом.

Note. Results are based only on genomic data with the exception of Equisetales and Psilotales in which because of the lack of genomic data, the data from transcriptomes were used. Each cell contains the number of homologues and a link to the database or publication from which the genome and transcriptome data were taken. In the absence of homologues in the genomes, the wording “absent” is used; in the absence of homologues in the transcriptomes, the wording “not found” is used. Numerals in parentheses indicate the number of proteins predicted by InterProScan, excluding repeating sequences that differ from each other only by a few amino acid residues or are completely identical. Numbers of homologues based on Wu et al. (2019) are given in square brackets. Information on the presence/absence of homologues of the genes listed above in streptophyte algae (infrakingdom Streptophyta) is given to estimate the time of occurrence of the analyzed genes in plant evolution. Information on the presence/absence of homologues of the above genes in bryophytes (Anthoceroophyta, Marchantiophyta, Bryophyta) is given in order to judge the probable occurrence and loss of homologues of the listed TFs in different plant taxa. Plant names and information about their homologues based on genomic data are in bold.

Наличие и число гомологов *C3HDZ* и *KANADI* у плауновидных, так же как и у папоротниковидных, не коррелирует с анатомией листьев (табл. 1). Мезофилл у всех плауновидных не дифференцирован на палисадный и губчатый, но различается по расположению проводящих тканей: амфикирибральные жилки листа характерны для *Diphasiastrum complanatum* (Lycopodiales) и *Selaginella moellendorffii* (Selaginellales) (Gifford, Foster, 1989), а коллатеральные — для *Isoetes taiwanensis* (Isoetales) (Liu et al., 2006).

Наличие гомологов генов, кодирующих ТФ *C3HDZ* и *KANADI* у растений с доминированием гаметофита и спорофита, у последних с мезофиллом как дифференцированным, так и недифференцированным на палисадный и губчатый; с радиальной и дорсовентральной симметрией жилок листьев, а также с листьями, лишенными проводящих тканей (табл. 1), позволяет предположить, что набор программ, регулируемых данными ТФ, может различаться в разных таксонах высших растений.

Гомологи *YABBY*

Гомологи генов, кодирующих ТФ *YABBY*, которые у цветковых растений регулируют развитие адаксиального домена листа и играют важную роль в возникновении маргинальной меристемы, не были обнаружены ни в транскриптомах хво-

щовых, ни в геномах других папоротниковидных (табл. 1, 2). Таким образом, единственные известные к настоящему времени для несемennых растений гомологи выявлены лишь в геномах гаметофита моховидного *Anthoceros agrestis* (Li et al., 2020) и спорофита равноспорового плауновидного *Diphasiastrum complanatum* (Romanova et al., 2023), а также в транскриптомах спорофитов равноспоровых плауновидных *Huperzia selago* (Evkaikina et al., 2017), *H. serrata* (Yang et al., 2017) и *Phylloglossum drummondii* (Romanova et al., 2023) (табл. 1, 2). Мезофилл листьев всех этих плауновидных не дифференцирован на палисадный и губчатый, жилки листа коллатеральные со слабо развитой флоэмой (табл. 1). Экспрессия *HsYABBY* не приурочена к абаксиальному домену, но маркирует все клетки зачатков листьев *H. selago* (Evkaikina et al., 2017). Все эти факты свидетельствуют о том, что хотя ТФ *YABBY* появились задолго до возникновения семенных растений, они, вероятно, не играли роли в регуляции развития абаксиального домена листа у плауновидных.

Филогения *WOX* и гомологи из клады ТЗ у несемennых растений

Семейство *WOX*, наряду с генами, кодирующими регуляторы маргинальной и пластинчатой меристем листа, включает еще ряд генов с другими функциями (Hedman et al., 2013; Nardmann,

Werr, 2013). Например, в геноме *Arabidopsis thaliana* имеется пятнадцать гомологов *WOX* (van der Graaff et al., 2009) (табл. 2). Традиционно это генное семейство подразделяли на древнюю, промежуточную и современную клады. Регуляторы маргинальной (*WOX3*) и пластинчатой (*WOX1*) меристем листа, а также апикальных меристем побега (*WUS*) и корня (*WOX5*) относились к современной кладе (Hedman et al., 2013; Nardmann, Werr, 2013). Однако недавно взгляды на филогению этого генного семейства существенно изменились. Было установлено (Wu et al., 2019), что выделение древней, промежуточной и современной клад неверно, так как все три эти клады возникли одновременно. На основании этого в современной классификации *WOX* выделяют кладу T1 (приблизительно соответствующую бывшей древней кладе) и кладу T3 (приблизительно соответствующую современной кладе в предыдущей классификации). При этом существенно пересмотрен объем клады T2 (только частично соответствующей бывшей промежуточной кладе), а также топология всех трех клад (Wu et al., 2019). Так, показано, что клада T3, включающая гомологи регуляторов маргинальной и пластинчатой меристем листа, возникла в результате дупликации клады, предковой для клад T2 и T3, которая произошла у общего предка всех высших растений спорофитной линии эволюции, а клада T2 была впоследствии утеряна у всех несемennых растений (Wu et al., 2019). Из современной топологии следует, что некоторые гомологи *WOX* несемennых растений, которые традиционно относились к промежуточной кладе (Hedman et al., 2013; Nardmann, Werr, 2013), являются предковыми для клады T3, в то время как другие входят в кладу T1. Особое место в этой филогении занимают некоторые гомологи плауновидного *Selaginella moellendorffii*, которые рассматриваются в качестве сестринских к кладе T3. Хотя филогения, подразделяющая ТФ *WOX* на клады T1, T2, T3 и предковую для T2 и T3 (Wu et al., 2019), является общепринятой, она включает очень ограниченное число гомологов *WOX* несемennых растений, из которых всего три (*Selaginella moellendorffii*, *Isoetes taiwanensis* и *Ceratopteris richardii*) основаны на геномных данных. Отнесение гомологов *WOX* из транскриптома псилотовых к более не выделяемой промежуточной кладе (Xia et al., 2022) также требует пересмотра в рамках современной филогении.

Проведенный нами поиск гомологов генов, кодирующих ТФ *WOX*, показал, что в дополнение к выявленным ранее (Wu et al., 2019) они имеются во всех доступных геномах лептоспорангиатных папоротниковидных: *Adiantum capillus-veneris* и *Alsophila spinulosa*, *Marsilea vestita*, а также в транскриптоме хвощовых *Equisetum diffusum*, *E. giganteum* и *E. hyemale*, в транскриптоме *Psilotum nudum*, а также в геномах моховидных *Anthoceros agrestis* и

A. punctatus, *Physcomitrium patens*, плауновидных *Diphasiastrum complanatum* и *Isoetes taiwanensis*, и хвойного *Thuja plicata* (табл. 2; рис. 7). Число гомологов для каждого из проанализированных видов представлено в табл. 2. Для прояснения вопроса о положении выявленных гомологов в современной системе *WOX* была реконструирована филогения данных ТФ с привлечением последовательностей, использованных ранее (Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023) гомологов моховидных *Anthoceros agrestis*, *A. punctatus*, *Physcomitrium patens*, плауновидных *Selaginella moellendorffii*, *Isoetes taiwanensis*, папоротниковидного *Ceratopteris richardii* и цветкового *Arabidopsis thaliana* в качестве маркеров T1, T2 и T3 клад и клады, предковой для T2 и T3 (рис. 7). Было выявлено, что некоторые гомологи *Equisetum hyemale*, *Azolla pinnata*, *Salvinia cucullata*, *Adiantum capillus-veneris*, *Alsophila spinulosa* и *Thuja plicata* относятся к кладе T3 (рис. 7) наряду с отнесенными к этой кладе ранее (Wu et al., 2019) гомологами *Ceratopteris richardii*, *Picea abies*, а также *WUS*, *WOX1–WOX7 Arabidopsis thaliana*. Другие гомологи *Equisetum hyemale* и *E. giganteum*, *Azolla pinnata*, *Salvinia cucullata*, *Adiantum capillus-veneris* и *Alsophila spinulosa*, а также гомологи *Psilotum nudum* и *Diphasiastrum complanatum* являются предковыми для клад T2 и T3 (рис. 7), так же как и отнесенные к этой группе ранее (Wu et al., 2019) некоторые гомологи *Selaginella moellendorffii*, *Isoetes taiwanensis* и *Ceratopteris richardii*. Ряд гомологов *Equisetum diffusum*, *E. giganteum*, *E. hyemale* и *Psilotum nudum*, относятся к кладе T1 наряду с отнесенными к этой кладе ранее (Wu et al., 2019; Romanova et al., 2023) гомологами *Anthoceros agrestis*, *A. punctatus*, *Physcomitrium patens*, *Diphasiastrum complanatum*, *Selaginella moellendorffii*, *Isoetes taiwanensis* и *Ceratopteris richardii*, а также *WOX10*, *WOX13* и *WOX14 Arabidopsis thaliana* (рис. 7). На основании того, что некоторые из выявленных нами у *Equisetum hyemale* и лептоспорангиатных папоротниковидных гомологов *WOX* относятся к T3 кладе, а также того, что один из гомологов *Ceratopteris richardii* был отнесен к кладе T3 Wu с соавт. (2019), можно предположить, что гомологи *WOX* из данной клады возникли у общего предка папоротниковидных. Тот факт, что в транскриптоме *Equisetum diffusum* не был выявлен ни один из гомологов, относящихся к кладе T3, может отражать низкий уровень экспрессии генов, кодирующих данный ТФ, или выделение РНК из верхушек их генеративных, а не вегетативных побегов, или сбор материала после завершения морфогенеза.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что апикальная меристема *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* относится к моноплексному структурному типу, так

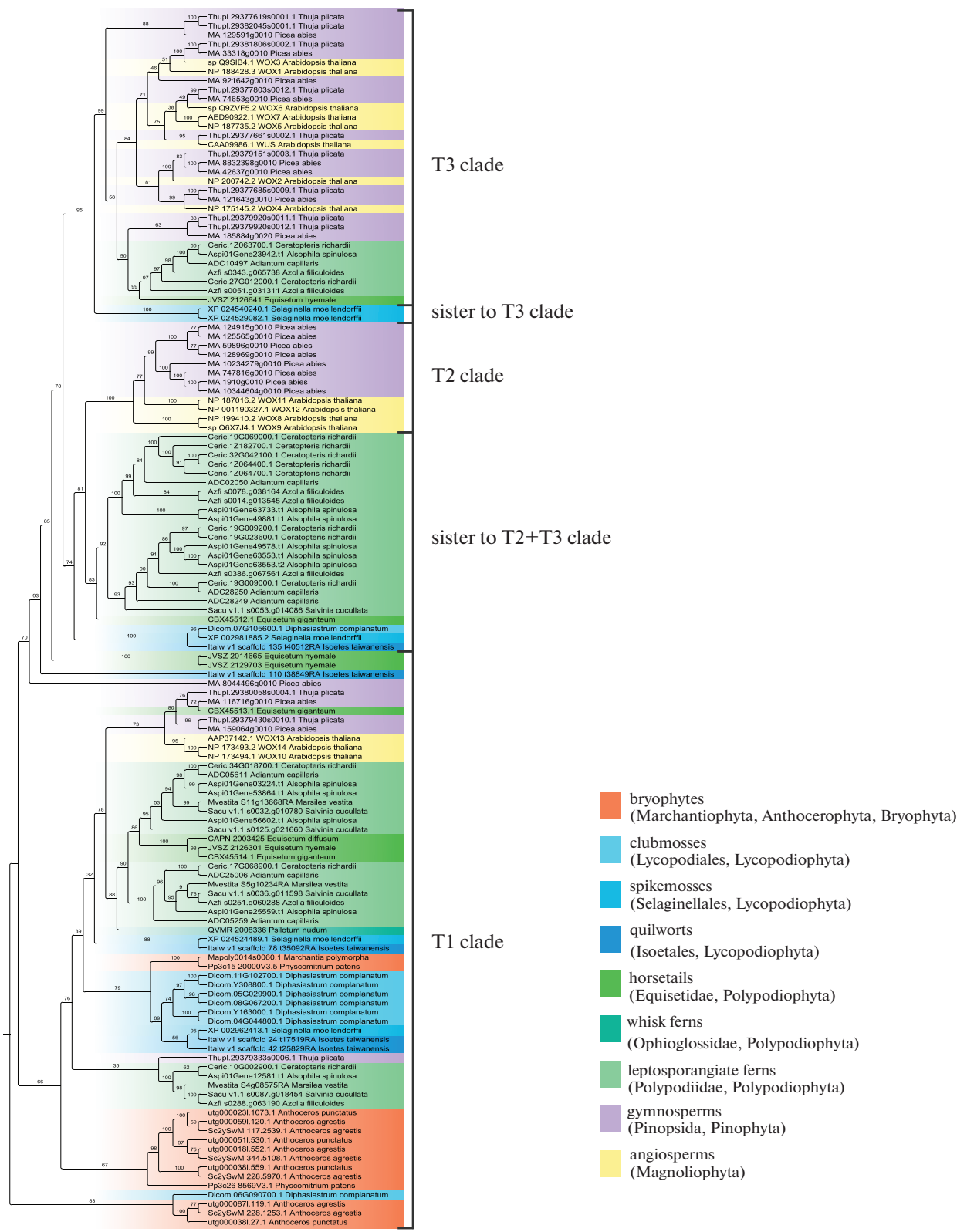


Рис. 7. Реконструкция филогении ТФ WOX методом максимального правдоподобия. В качестве внешних групп использованы гомологи моховидных. Границы клад T1, T2, T3 и сестринских для клады T3 и клад T2+T3 обозначены скобками справа.

Fig. 7. Reconstruction of WOX TFs phylogeny by maximum like hood method. Clades T1, T2, T3 and sister to T3 clade and T2+T3 clades are limited by brackets and labeled on the right. Bryophytes are used as an outgroup.

же как у большинства папоротниковидных и у плауновидных из порядка *Selaginellales* (Gifford, Foster, 1989; Imaichi, Hiratsuka, 2007; Romanova et al., 2010, 2022). Высокая плотность плазмодесм в апикальной меристеме *E. fluviatile* сходна с таковой в меристемах моноплексного типа лептоспорангиатных папоротниковидных, псилотовых и плауновидных (Imaichi, Hiratsuka, 2007; Naumenko, Romanova, 2008; Romanova et al., 2022) и может рассматриваться в качестве дополнительного аргумента в поддержку гипотезы о связи между способом формирования плазмодесм и структурным типом апикальной меристемы (Cooke et al., 1996; Imaichi, Hiratsuka, 2007). В то же время выявленные у *E. fluviatile* относительно невысокая степень вакуолизации и структурная однородность клеток зоны поверхностных инициалей, наличие в их пластидах единичных крахмальных зерен и единичных липидных капель в цитоплазме более сходны со строением клеток этой зоны моноплексной апикальной меристемы плауновидного *Selaginella kraussiana*, чем лептоспорангиатных папоротниковидных (Romanova et al., 2022). Сильная вакуолизация поверхностных инициалей последних и наличие в них большого количества крахмала и липидов, характерные для меристематических клеток в состоянии покоя (Koteeva, 1997), косвенно свидетельствуют о невысокой меристематической активности этих клеток у последних. Поскольку листья у хвощовых, так же как у папоротниковидных и плауновидных, образуются из поверхностных инициалей (Romanova et al., 2010), сходство в строении клеток этой зоны у *E. fluviatile* и *S. kraussiana* и отличие от такового у лептоспорангиатных папоротниковидных могут быть связаны со специфической органогенной ритмики представителей этих таксонов. Действительно, в апикальной меристеме хвощовых (рис. 5 Р) и плауновидных (Harrison et al., 2005, 2007) без периода покоя образуется несколько десятков листьев, тогда как у лептоспорангиатных папоротниковидных — от одного до семи листьев в год (Romanova et al., 2022). Сходные особенности в строении клеток апикальной меристемы и органогенной ритмике наряду с небольшими размерами листьев у плауновидных и хвощовых могут также свидетельствовать о сходстве в регуляции органогенеза в этих двух группах растений. Однако сравнение транскриптомов моноплексных апикальных меристем хвощового *E. arvense* и плауновидного *S. moellendorffii* показало, что они настолько существенно различаются, что каждый из них более сходен с транскриптомом меристемы *Arabidopsis thaliana*, т.е. представителя другого отдела высших растений (Frank et al., 2015). Таким образом, молекулярно-генетические данные не поддерживают точку зрения о сходной регуляции органогенеза в моноплексных

апикальных меристемах побегов плауновидных и хвощовых.

С другой стороны, различия в строении клеток апикальной меристемы, органогенной ритмике и морфологии листьев хвощовых и лептоспорангиатных папоротников можно было бы рассматривать как аргумент в пользу точки зрения о независимом возникновении их листьев — так называемых “листьев хвощей” и “листьев папоротников” (Tomescu, 2009). Однако отсутствие данных о транскриптомах апикальных меристем лептоспорангиатных папоротников и псилотовых не позволяет оценить потенциальное сходство или различие их регуляции по сравнению с таковой у хвощовых.

Проведенное исследование показало, что инициация листьев хвощовых сходна с таковой у других растений с моноплексной апикальной меристемой. Исключительную роль в органогенезе хвощовых, как и у псилотовых, и у лептоспорангиатных папоротниковидных, и у плауновидных, играют поверхностные инициали: в результате особых формативных делений некоторых клеток этой зоны образуются апикальные инициали будущих листьев (Romanova et al., 2010). Таким образом, способ образования листьев скоррелирован со структурным типом апикальной меристемы, но не таксоноспецифичен и не отражает различий в их дальнейшем развитии, морфологии, анатомии и органогенной ритмике. В то же время стоит отметить, что размер апикальных инициалей листьев хвощовых сходен с таковыми у апикальных инициалей листьев *Selaginella kraussiana* (Harrison et al., 2007) и существенно меньше, чем у лептоспорангиатных папоротников (Wardlaw, 1949; Gifford, Foster, 1989; White, Turner, 1995; Romanova, Borisovskaya, 2004; Romanova et al., 2010; Vasco et al., 2013) и псилотовых (Naumenko, Romanova, 2008). Начальные этапы развития листьев хвощовых за счет периклинальных делений окружающих апикальную инициаль поверхностных инициалей и подстилающих ее подповерхностных инициалей сходны с таковыми у плауновидного *S. kraussiana* (Harrison et al., 2007), но не у лептоспорангиатных папоротников. Развитие листьев последних начинается исключительно в результате делений апикальной инициали листа без участия поверхностных и подповерхностных инициалей (Wardlaw, 1949; Vasco et al., 2013).

Дальнейшее развитие листьев *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* отличается от такового как у плауновидных, так и у остальных папоротниковидных. Основная особенность органогенеза обоих видов хвощей состоит в заложении мутовки листьев как единой структуры из поверхностных инициалей “тройки” мерофитов. Выявленное у *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* образование мутовки из трех последовательных мерофитов апикальной инициали

сходно с ранее описанным органогенезом *E. arvense* (Golub, Wetmore, 1948 a, b). Такой способ заложения свидетельствует о том, что именно мутовка является элементарным метамером, или фитомером побега не только ископаемых (Tomescu et al., 2017), но и нынеживущих хвощовых. Сравнение функциональных особенностей различных листовых меристем *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* с таковыми у плауновидных, псилотовых, лептоспорангиатных папоротниковидных и семенных растений (табл. 1) показало, что каждая из этих меристем имеет функциональное сходство с таковой у представителей другой группы растений, но набор этих особенностей уникален для хвощовых. Так, непродолжительное функционирование апикальной меристемы листа *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* сходно с таковым у *Psilotum nudum* (Naumenko, Romanova, 2008) и ряда хвойных (Skupchenko, 2019; Skupchenko, Ladanova, 1984), но отличается от длительного функционирования апикальной инициали в листьях лептоспорагиатных папоротников (Mueller, 1983; Gifford, Foster, 1989; White, Turner, 1995; Romanova, Borisovskaya, 2004; Vasco et al., 2013). Настоящее исследование показало, что прекращение морфогенеза листа *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* обусловлено сильной вакуолизацией его апикальной инициали и ее производных; сходным образом происходит остановка в развитии листа *Psilotum nudum* (Naumenko, Romanova, 2008). Следствиями вакуолизации апикальной инициали листа и ее производных у хвощовых и псилотовых являются отсутствие в листе проводящих тканей, а также отсутствие маргинальной меристемы. Хотя апикальная меристема в листьях *Selaginella kraissiana* также функционирует недолго, апикальная инициаль листа у них вакуолизована не больше, чем апикальная инициаль в меристеме побега, а в листьях имеются проводящие ткани и маргинальная меристема (Harrison et al., 2007; Romanova et al., 2023). Последняя участвует также в развитии листьев лептоспорангиатных папоротниковидных (Romanova, Jernstedt, 2005; Vasco et al., 2013) и хвойных (Napp-Zinn, 1966; Owens, 1968; Skupchenko, Ladanova, 1984; Skupchenko, 2019) (табл. 1). В основании листьев *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* имеется интеркалярная меристема, обуславливающая рост листьев в проксимодистальном направлении (в длину), что отличает листья хвощовых от листьев *Psilotum nudum*, но сближает с таковыми плауновидных, лептоспорангиатных папоротниковидных и хвойных. Специфика интеркалярной меристемы хвощовых по сравнению с перечисленными группами растений в том, что деления клеток локализованы преимущественно в ее базальной части, а также в ключевой роли этой меристемы в морфогенезе мутовки листьев. По этим признакам интеркалярная меристема хвощовых напоминает интер-

калярную меристему злаков, которая локализована в листовом зачатке как над язычком, так и под ним, и играет основную роль в росте листа в проксимодистальном направлении (Esau, 1969). Отсутствие в листьях *E. sylvaticum* и *E. fluviatile* пластинчатой меристемы следует из того, что число клеток в ад/абаксиальной и медиолатеральной плоскостях листовых зачатков определяется уже в четвертой—пятой по удаленности от апикальной меристемы мутовке и больше не увеличивается. Отсутствие пластинчатой меристемы характерно также для плауновидных (Harrison et al., 2007; Romanova et al., 2023), псилотовых (Naumenko, Romanova, 2008) и хвойных (Skupchenko, Ladanova, 1984; Skupchenko, 2019), но не для лептоспорангиатных папоротниковидных (Vasco et al., 2013) (табл. 1). Однако при ряде различий в морфогенезе листа хвощовых и лептоспорангиатных папоротниковидных у них есть и общая особенность, отличающая их от семенных растений: абаксиальная сторона их листового зачатка более меристематична, чем адаксиальная.

Поиск гомологов регуляторов апикальной, маргинальной, пластинчатой меристем листа, а также регуляторов дифференцировки адаксиального и абаксиального доменов листа у плауновидных, папоротниковидных (включая хвощовые и псилотовые) и семенных растений был предпринят в данном исследовании для оценки эволюционных гомологий листьев хвощовых в рамках проверки трех рабочих гипотез. (1) Если листья хвощовых отличаются по набору регуляторов как от листьев плауновидных, так и от листьев лептоспорангиатных папоротниковидных и псилотовых, то они могут представлять собой пример независимого возникновения в эволюции — так называемые “листья хвощей” (Tomescu, 2009). (2) Если листья хвощовых и остальных папоротниковидных сходны между собой по набору регуляторов и отличаются по этим признакам от листьев плауновидных, то листья всех папоротниковидных имеют общее происхождение, а листья современных хвощовых представляют собой результат редукции более развитых листьев их предков — клинолистных (Sphenophyllospida) (Gifford, Foster, 1989). (3) Если морфологически сходные листья представителей отдаленных в филогенетическом отношении таксонов — плауновидных, двух групп папоротниковидных (хвощовых и псилотовых), а также хвойных растений — обладают сходным набором регуляторов, то регуляторные изменения, приводящие к ранней остановке морфогенеза листьев, могли возникнуть независимо в разных эволюционных линиях. В рамках последней гипотезы сходный набор регуляторов у представителей отдаленных таксонов не может рассматриваться в качестве подтверждения независимого происхождения их листьев (так называемых “листьев хвощовых”, “листьев пси-

лотовых”, “листьев голосеменных”), так как в каждой из групп есть растения с нередуцированными листьями.

Интересно, что гомологи генов, кодирующих у цветковых растений регуляторы маргинальной (WOX3) и пластинчатой (WOX1) меристем, а также развитие адаксиального (ARP и C3HDZ) и абаксиального (YABBY и KANADI) доменов листа были обнаружены в геномах представителей всех отделов моховидных: Anthocerotophyta, Marchantiophyta, Bryophyta (Sakakibara et al., 2014; Yip et al., 2016; Romani et al., 2018; Li et al., 2020; Briginshaw et al., 2022; Hirakawa, 2022; Romanova et al., 2023) (табл. 1). Установлена роль гомологов WOX в развитии спорофита *Physcomitrium patens* (Sakakibara et al., 2014); гомологов C3HDZ в развитии филлидиев на гаметофорах *P. patens* (Yip et al., 2016), и гомологов KANADI в развитии гаметофоров *Marchantia polymorpha* (Briginshaw et al., 2022). Эти данные подтверждают точку зрения о том, что большая часть регуляторов ключевых программ развития растений спорофитной линии эволюции уже существовала у моховидных — пионеров в освоении суши и, вероятно, присутствовала у общего предка всех высших растений (Bowman et al., 2019; Szövényi et al., 2019). Наличие полного набора регуляторов адаксиального (ARP и C3HDZ) и абаксиального (YABBY и KANADI) доменов листа в разных порядках плауновидных — древнейших из ныне живущих растений спорофитной линии эволюции — и у моховидных (табл. 1) указывает на вероятное присутствие всего набора и у общего предка всех Tracheophyta (сосудистых растений) (Romanova et al., 2023). Однако не имеющая ад/абаксиальной приуроченности экспрессия ARP (Harrison et al., 2005), C3HDZ (Floyd, Bowman, 2006; Vasco et al., 2016), YABBY (Evkaikina et al., 2017) и KANADI (Zumajo-Cardona et al., 2019) в листьях плауновидных, отсутствие дифференциации их мезофилла на палисадный и губчатый и радиально-симметричное (амфикибральное) строение жилок их листьев (Gifford, Foster, 1989; табл. 1) свидетельствуют о вероятном функциональном отличии данных ТФ в регуляции развития адаксиального и абаксиального доменов листьев плауновидных по сравнению с листьями цветковых. У хвойных растений, так же как у плауновидных и цветковых, имеется полный набор регуляторов адаксиального (ARP, C3HDZ) и абаксиального (YABBY и KANADI) доменов листа. Однако экспрессия гомолога YABBY в клетках как адаксиального, так и абаксиального доменов листовых зачатков *Pseudotsuga menziesii* (Finet et al., 2016), а гомологов YABBY и APR — в центральной части листа *Picea smithiana* и *Abies holophylla* (Du et al., 2020; табл. 1) указывают на то, что у хвойных данные ТФ возможно еще не приобрели роль регуляторов аб/адаксиальной дифференциации мезофилла листа. На основа-

нии экспрессии гомологов C3HDZ в адаксиальном домене листа *Pseudotsuga menziesii* (Floyd et al., 2006) можно предположить, ТФ из этого семейства раньше других приобрели функцию регуляции развития адаксиального домена листа. Однако отсутствие дифференциации мезофилла у этого хвойного на столбчатый и губчатый свидетельствует о специфике этой регуляции по сравнению с цветковыми.

Наличие у всех папоротниковидных, включая хвощовые и псилотовые, единственного регулятора адаксиального (C3HDZ) и единственного регулятора абаксиального (KANADI) доменов листа (табл. 1) указывает на: (1) вероятную утерю двух других регуляторов (ARP и YABBY) в отделе Polypodiophyta; (2) сходство молекулярно-генетической регуляции листьев всех папоротниковидных, несмотря на значительные различия в морфологии, анатомии и специфике функционирования листовых меристем; (3) различия молекулярно-генетической регуляции развития листьев хвощовых по сравнению с таковой у плауновидных и хвойных, несмотря на некоторое сходство структурных аспектов морфогенеза.

К сожалению, оценить роль ТФ C3HDZ и KANADI в развитии адаксиального и абаксиального доменов листа папоротниковидных на основании фрагментарных сведений об их экспрессии затруднительно. С одной стороны, приуроченность экспрессии гомологов C3HDZ к адаксиальному домену листа у лептоспорангиатных папоротников с мезофиллом, дифференцированным на палисадный и губчатый, и их равномерная экспрессия во всех клетках развивающихся листьев у хвоща *E. diffusum* с мезофиллом, не имеющим ад/абаксиальной дифференциации (Vasco et al., 2016; табл. 1), подтверждает роль данных факторов в ад/абаксиальной поляризации листьев. В то же время приуроченность экспрессии гомологов KANADI к абаксиальному домену листьев хвоща *E. hyemale* (Zumajo-Cardona et al., 2019) (при отсутствии данных для остальных папоротниковидных) не поддерживает их функциональное сходство с гомологами у цветковых растений. Тот факт, что листья папоротников, мезофилл которых дифференцирован на палисадный и губчатый, обладают биколлатеральными жилками, а листья хвощовых, образованные только губчатым мезофиллом, — коллатеральными жилками (Gifford, Foster, 1989) (табл. 1), указывает на то, что эти два аспекта программы развития листа у папоротниковидных могут регулироваться независимо друг от друга.

Филогенетический анализ гомологов ТФ WOX (табл. 2, 3; рис. 7) показал, что Т3 клада, к которой относятся регуляторы маргинальной (WOX3) и пластинчатой (WOX1) меристем листа цветковых растений (Wu et al., 2019), возникла у Polypodiidae,

в то время как гомологи ТФ WOX плауновидных относятся к кладе, являющейся предковой как для клады Т2, так и для Т3. Присутствие у хвощовых гомологов WOX из Т3 клады указывает на потенциальную возможность возникновения у них, как и у других папоротниковидных, маргинальной меристемы, однако ее отсутствие обусловлено быстрым старением клеток листового зачатка. Таким образом, маргинальная меристема, регулируемая представителями клады Т3 ТФ WOX, вероятно, появилась не у хвойных, как считалось ранее (Nardmann, Werr, 2013), а у лептоспорангиатных папоротниковидных.

Полученные в рамках настоящего исследования биоинформатические данные свидетельствуют в пользу гомологии листьев всех папоротниковидных. В то же время некоторые данные могут рассматриваться и как аргументы в пользу возможности происхождения листьев хвощовых в результате стерилизации спорангиофоров, несущих спорангии (Tomescu et al., 2017). Изначально эта гипотеза объясняла эволюционное происхождение листьев плауновидных и была основана на особенностях морфологии ископаемых плауновидных, например, *Adoketophyton* (Kenrick, Crane, 1997). Позже она была подтверждена молекулярно-генетическими данными; гены, регулирующие развитие листьев, экспрессируются у плауновидных как в листьях, так и в спорангиях: *C3HDZ* у *Selaginella kraussiana* (Vasco et al., 2016), *YABBY* у *Huperzia selago* (Evkaikina et al., 2017). Экспрессия *C3HDZ* в спорангиях *Psilotum nudum* позволила предположить, что стерилизация спорангиев может представлять собой программу, в результате модификации которой могли возникнуть и листья папоротниковидных, которые таким образом характеризуются “глубокой гомологией”, то есть консервативными регуляторными механизмами с плауновидными (Vasco et al., 2016). Хотя сведения о молекулярных маркерах спорангиев или спорангиофоров хвощовых пока отсутствуют, известно, что их спорангиофоры со спорангиями, так же как и листья, закладываются в апикальной меристеме побега мутовками; начальные этапы морфогенеза листьев и спорангиофоров сходны между собой (Gifford, Foster, 1989; Tomescu et al., 2017). У ныне живущих хвощовых смена программы образования листьев на программу образования спорангиофоров происходит однократно, в результате чего надземные побеги несут на верхушке стробилы. Однако в апикальной меристеме ископаемых хвощовых *Cruciaetheca genoensis* и *Peltotheca furcata* поочередно образуются то мутовки листьев, то мутовки спорангиофоров (Tomescu et al., 2017). На основании этих фактов гипотетически возможно, что листья хвощовых действительно могли возникнуть в результате модификации программы развития спорангиофоров. Таким образом, можно предположить, что различные модификации про-

граммы образования спорангиев и спорангиофоров со спорангиями могли независимо привести к образованию листьев у плауновидных и хвощовых, соответственно. Возможно, что независимая модификация сходных программ органогенеза у плауновидных и хвощовых нашла отражение в сходных особенностях в строении клеток апикальных меристем их побегов, органогенной ритмике, морфологии и строении мезофилла их листьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение полученных структурных и биоинформатических данных показывает, что при различиях в строении апикальной меристемы, морфогенезе, морфологии и анатомии листьев хвощовых и “типичных” папоротниковидных (Polypodiidae) набор регуляторов развития их листьев сходен. Это может свидетельствовать о вероятной гомологии листьев всех представителей отдела Polypodiophyta. Структурная причина ранней остановки развития листьев хвощовых — быстрая вакуолизация апикальной инициали и ее производных, приводящая к прекращению функционирования апикальной меристемы листа и отсутствию маргинальной и пластинчатой меристем. С другой стороны, образование в апикальной меристеме плауновидных и хвощовых и листьев, и спорангиев, сходство в строении клеток апикальных меристем их побегов, сходные органогенная ритмика, морфология и анатомия их листьев при различии в наборе регуляторов развития могут свидетельствовать о том, что листья в этих группах могли возникнуть в результате независимо произошедшей стерилизации спорангиев. В рамках этого сценария листья хвощовых негомологичны листьям “типичных” папоротниковидных. Таким образом, пока вопрос об однократности или многократности возникновения листьев в разных группах папоротниковидных остается открытым.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны бывшей студентке кафедры ботаники СПбГУ Софье Викторовне Велле за изготовление ультратонких и части полутонких срезов, ведущему научному сотруднику, заведующей лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН Нурие Каюмовне Котеевой за помощь и ценные советы при описании ультраструктуры клеток апикальной меристемы, старшему преподавателю кафедры ботаники СПбГУ Наталье Михайловне Ивановой за изготовление поперечных срезов листьев, студентке кафедры ботаники СПбГУ Марии Сергеевне Тарасовой за помощь в пробоподготовке, ассистенту кафедры ботаники СПбГУ Павлу Дмитриевичу Смирнову за фото корневищ хвощовых и Петру Александровичу Романову за помощь в подготовке иллюстраций.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда <https://rscf.ru/project/22-24-20049/> в соответствии с соглашением от 25.03.2022 № 22-24-20049 и гранта Санкт-Петербургского научного фонда в соответствии с соглашением от 14.04.2022 № 36/2022 с использованием оборудования ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Санкт-Петербургского государственного университета и центра коллективного пользования “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bierhorst D.W. 1971. Morphology of vascular plants. New York. 560 p.
- Bower F.O. 1935. Primitive land plants-also known as the Archegoniatae. London. 658 p.
- Bowman J.L., Briginshaw L.N., Florent S.N. 2019. Evolution and co-option of developmental regulatory networks in early land plants. — *Curr. Top. Dev. Biol.* 131: 35–53. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.10.001>
- Bowman J.L., Kohchi T., Yamato K.T., Jenkins J., Shu S., Ishizaki K., Yamaoka S., Nishihama R., Nakamura Y., Berger F., Adam C., Aki S.S., Althoff F., Araki T., Artega-Vazquez M.A., Balasubramanian S., Barry K., Bauer D., Boehm C.R., Briginshaw L., Caballero-Perez J., Catarino B., Chen F., Chiyoda S., Chovatia M., Davies K.M., Delmans M., Demura T., Dierschke T., Dolan L., Dorantes-Acosta A.E., Eklund D.M., Florent S.N., Flores-Sandoval E., Fujiyama A., Fukuzawa H., Galik B., Grimanelli D., Grimwood J., Grossniklaus U., Hamada T., Haseloff J., Hetherington A.J., Higo A., Hirakawa Y., Hundley H.N., Ikeda Y., Inoue K., Inoue S., Ishida S., Jia Q., Kakita M., Kanazawa T., Kawai Y., Kawashima T., Kennedy M., Kinose K., Kinoshita T., Kohara Y., Koide E., Komatsu K., Kopischke S., Kubo M., Kyojuka J., Lagercrantz U., Lin S.-S., Lindquist E., Lipzen A.M., Lu C.-W., De Luna E., Martienssen R.A., Minamino N., Mizutani Masaharu, Mizutani Miya, Mochizuki N., Monte I., Mosher R., Nagasaki H., Nakagami H., Naramoto S., Nishitani K., Ohtani M., Okamoto T., Okumura M., Phillips J., Pollak B., Reinders A., Rövekamp M., Sano R., Sawa S., Schmid M.W., Shirakawa M., Solano R., Spunde A., Suetsugu N., Sugano S., Sugiyama A., Sun R., Suzuki Y., Takenaka M., Takezawa D., Tomogane H., Tsuzuki M., Ueda T., Umeda M., Ward J.M., Watanabe Y., Yazaki K., Yokoyama R., Yoshitake Y., Yotsui I., Zachgo S., Schmutz J. 2017. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. — *Cell*. 171: 287–304.e15. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- Briginshaw L.N., Flores-Sandoval E., Dierschke T., Alvarez J.P., Bowman J.L. 2022. *KANADI* promotes thallus differentiation and FR-induced gametangioophore formation in the liverwort *Marchantia*. — *New Phytol.* 234 (4): 1377–1393. <https://doi.org/10.1111/nph.18046>
- Byrne M.E., Barley R., Curtis M., Arroyo J.M., Dunham M., Hudson A., Martienssen R.A. 2000. Asymmetric leaves1 mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. — *Nature*. 408: 967–971. <https://doi.org/10.1038/35050091>
- Caggiano M.P., Yu X., Bhatia N., Larsson A., Ram H., Ohno C.K., Sappl P., Meyerowitz E.M., Jönsson H., Heisler M.G. 2017. Cell type boundaries organize plant development. — *eLife* 6: e27421. <https://doi.org/10.7554/eLife.27421>
- Chen H., Fang Y., Zwaenepoel A., Huang S., Van de Peer Y., Li Z. 2023. Revisiting ancient polyploidy in leptosporangiate ferns. *New Phytol.* Feb; 237 (4): 1405–1417. <https://doi.org/10.1111/nph.18607>
- Cooke T.D., Tilney M.S., Tilney L.G. 1996. Plasmodesmal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata. — In: *Membranes: specialized functions in plants*. Cambridge. P. 471–488.
- Croxdale J.G. 1978. *Salvinia* leaves. I. Origin and early differentiation of floating and submerged leaves. — *Can. J. Botany*. 56 (16): 1982–1991.
- Donoghue P.C.J., Harrison C.J., Paps J., Schneider H. 2021. The evolutionary emergence of land plants. — *Curr. Biol.* 31 (19): R1281–R1298. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.038>
- Du F., Guan C., Jiao Y. 2018. Molecular mechanisms of leaf morphogenesis. — *Mol. Plant*. 11 (9): 1117–1134. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.06.006>
- Du H., Ran J., Feng Y., Wang X. 2020. The flattened and needlelike leaves of the pine family (Pinaceae) share a conserved genetic network for adaxial-abaxial polarity but have diverged for photosynthetic adaptation. — *BMC Evol. Biol.* 20:131. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01694-5>
- Emery J.F., Floyd S.K., Alvarez J., Eshed Y., Hawker N.P., Izhaki A., Baum S.F., Bowman J.L. 2003. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and *KANADI* genes. — *Curr. Biol.* 13 (20): 1768–1774. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.09.035>
- [Esau] Эсау К. 1969. Анатомия растений. М. 564 с.
- Eshed Y., Izhaki A., Baum S.F., Floyd S.K., Bowman J.L. 2004. Asymmetric leaf development and blade expansion in *Arabidopsis* are mediated by *KANADI* and *YABBY* activities. — *Development*. 131 (12): 2997–3006. <https://doi.org/10.1242/dev.01186>
- Evkaikina A.I., Berke L., Romanova M.A., Proux-Wéra E., Ivanova A.N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2017. The *Huperzia selago* shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves. — *Genome Biol. Evol.* 9 (9): 2444–2460. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx169>
- Finet C., Floyd S.K., Conway S.J., Zhong B., Scutt C.P., Bowman J.L. 2016. Evolution of the *YABBY* gene family in seed plants. — *Evol. Dev.* 18: 116–126. <https://doi.org/10.1111/ede.12173>

- Floyd S.K., Bowman J.L. 2006. Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants. — *Curr. Biol.* 16 (19): 1911–1917. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.067>
- Floyd S.K., Zalewski C.S., Bowman J.L. 2006. Evolution of class III homeodomain-leucine zipper genes in Streptophytes. — *Genetics*. 173(1): 373–388. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.054239>
- Frank M.H., Edwards M.B., Schultz E.R., McKain M.R., Fei Z., Sørensen I., et al. 2015. Dissecting the molecular signatures of apical cell-type shoot meristems from two ancient land plant lineages. — *New Phytol.* 207: 893–904. <https://doi.org/10.1111/nph.13407>
- Gifford E.M., Foster A.S. 1989. Morphology and evolution of vascular plants. New York. 626 p.
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948a. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I. The Shoot Apex. — *Am. J. Bot.* 35 (10): 755–767. <https://doi.org/10.2307/2438157>
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948b. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II. The Mature Shoot. — *Am. J. Bot.* 35 (10): 767–781. <https://doi.org/10.2307/2438158>
- Goodstein D.M., Shu S., Howson R., Neupane R., Hayes R.D., Fazo J., Mitros T., Dirks W., Hellsten U., Putnam N., Rokhsar D.S. 2012. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics. — *Nucleic Acids Res.* 40 (D1): D1178–D1186. <https://doi.org/10.1093/nar/gkr944>
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. 2010. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. — *Mol. Biol. Evol.* 27 (2): 221–224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution. — *Nature*. 434: 509–514. <https://doi.org/10.1038/nature03410>
- Harrison C.J., Morris J.L. 2018. The origin and early evolution of vascular plant shoots and leaves. — *Philos. T. Roy. Soc. B.* 373 (1739): 20160496. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0496>
- Harrison C.J., Rezvani M., Langdale J.A. 2007. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. — *Development*. 134 (5): 881–889. <https://doi.org/10.1242/dev.001008>
- Hedman H., Zhu T., von Arnold S., Sohlberg J.J. 2013. Analysis of the *WUSCHEL-RELATED HOMEBOX* gene family in the conifer *Picea abies* reveals extensive conservation as well as dynamic patterns. — *BMC Plant Biol.* 13: 89. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-89>
- Hernández-Hernández B., Tapia-López R., Ambrose B.A., Vasco A. 2021. *R2R3-MYB* gene evolution in plants, incorporating ferns into the story. — *Int. J. Plant. Sci.* 182 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1086/710579>
- Hirakawa Y. 2022. Evolution of meristem zonation by *CLE* gene duplication in land plants. — *Nature Plants*. 8: 735–740. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01199-7>
- HmmerWeb 2.43. 19 May 2023. <https://www.ebi.ac.uk/Tools/hmmer/search/hmmsearch>
- Hornwort genomes. 19 May 2023. <https://www.hornworts.uzh.ch/en/hornwort-genomes.html>
- Hou G.C., Hill J.P. 2004. Developmental anatomy of the fifth shoot-borne root in young sporophytes of *Ceratopteris richardii*. — *Planta*. 219 (2): 212–20. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1225-6>
- Huang X., Wang W., Gong T., Wickell D., Kuo L.-Y., Zhang X., Wen J., Kim H., Lu F., Zhao H., Chen Song, Li H., Wu W., Yu C., Chen Su, Fan W., Chen Shuai, Bao X., Li L., Zhang D., Jiang L., Yan X., Liao Z., Zhou G., Guo Y., Ralph J., Sederoff R.R., Wei H., Zhu P., Li F.-W., Ming R., Li Q. 2022. The flying spider-monkey tree fern genome provides insights into fern evolution and arborescence. — *Nat. Plants*. 8: 500–512. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01146-6>
- Imaichi R., Hiratsuka R. 2007. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network. — *Am. J. Bot.* 94 (12): 1911–1921. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1911>
- Jackson D., Veit B., Hake S. 1994. Expression of maize KNOTTED1 related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot. — *Development*. 120 (2): 405–413.
- Kaplan D.R. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. — *Am. J. Bot.* 88 (10): 1711–1741. <https://doi.org/10.2307/3558347>
- Kenrick P., Crane P. 1997. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington. 441 p.
- [Koteeva] Котеева Н.К. 1997. Изменение ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в годичном цикле. — *Бот. журн.* 82 (6): 10–23.
- Li F.-W., Nishiyama T., Waller M., Frangedakis E., Keller J., Li Z., Fernandez-Pozo N., Barker M.S., Bennett T., Blázquez M.A., Cheng S., Cuming A.C., de Vries J., de Vries S., Delaux P.-M., Diop I.S., Harrison C.J., Hauser D., Hernández-García J., Kirbis A., Meeks J.C., Monte I., Mutte S.K., Neubauer A., Quandt D., Robison T., Shimamura M., Rensing S.A., Villarreal J.C., Weijers D., Wicke S., Wong G.K.-S., Sakakibara K., Szövényi P. 2020. *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. — *Nat. Plants*. 6: 259–272. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0618-2>
- Liu H., Wang Q.F., Taylor W.C. 2006. Morphological and anatomical variation in sporophylls of *Isoetes sinensis* Palmer (Isoetaceae), an endangered quillwort in China. — *Am. Fern J.* 96 (3): 67–74. <https://doi.org/10.1640/0002-8444>
- Lumpkin T.A., Plucknett D.L. 1980. *Azolla*: Botany, physiology, and use as a green manure. — *Econ. Bot.* 34: 111–153. <https://doi.org/10.1007/BF02858627>

- Lyons E., Freeling M. 2008. How to usefully compare homologous plant genes and chromosomes as DNA sequences. — *Plant J.* 53 (4): 661–673.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03326.x>
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman C.H., Yang Z., Schneider H., Donoghue P. 2018. The timescale of early land plant evolution. — *PNAS.* 115 (10): 2274–2283.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Mueller R.J. 1983. Indeterminate growth and ramification of the climbing leaves of *Lygodium japonicum* (Schizaeaceae). — *Am. J. Bot.* 70 (5): 682–690.
- Nakata M., Matsumoto N., Tsuchi R., Rikirsch E., Laux T., Okada K. 2012. Roles of the middle domain-specific *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN* genes in early development of leaves in *Arabidopsis*. — *Plant Cell.* 24: 519–535.
<https://doi.org/10.1105/tpc.111.092858>
- Napp-Zinn K. 1966. Anatomie des Blattes. Blattanatomie der Gymnospermen. Berlin.
- Nardmann J., Werr W. 2012. The invention of WUS-like stem cell-promoting functions in plants predates leptosporangiate ferns. — *Plant Mol. Biol.* 78: 123–134.
<https://doi.org/10.1007/s11103-011-9851-4>
- Nardmann J., Werr W. 2013. Sympleiomorphies in the *WUSCHEL* clade suggest that the last common ancestor of seed plants contained at least four independent stem cell niches. — *New Phytol.* 199: 1081–1092.
<https://doi.org/10.1111/nph.12343>
- National Center for Biotechnology Information (NCBI). 19 May 2023. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>
- [Naumenko, Romanova] Науменко А.Н., Романова М.А. 2008. Апоикальный морфогенез *Psilotum nudum* (Psilotaceae) и *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae). — *Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3.* 2: 15–27.
- Newman I.V. 1965. Pattern in the meristems of vascular plants: III. Pursuing the patterns in the apical meristem where no cell is a permanent cell. — *J. Linn. Soc. Lond. Bot.* 59: 185–214.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1965.tb00057.x>
- Nystedt B., Street N.R., Wetterbom A., Zuccolo A., Lin Y.-C., Scofield D.G., Vezzi F., Delhomme N., Giacomello S., Alexeyenko A., Vicedomini R., Sahlin K., Sherwood E., Elfstrand M., Gramzow L., Holmberg K., Hällman J., Keech O., Klasson L., Koriabine M., Kucukoglu M., Källner M., Luthman J., Lysholm F., Niittylä T., Olson Å., Rilakovic N., Ritland C., Roselló J.A., Sena J., Svensson T., Talavera-López C., Theissen G., Tuominen H., Vanneste K., Wu Z.-Q., Zhang B., Zerbe P., Arvestad L., Bhalerao R., Bohlmann J., Bousquet J., Gil R.G., Hvidsten T.R., de Jong P., MacKay J., Morgante M., Ritland K., Sundberg B., Thompson S.L., Van de Peer Y., Andersson B., Nilsson O., Ingvarsson P.K., Lundeberg J., Jansson S. 2013. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. — *Nature.* 497: 579–584.
<https://doi.org/10.1038/nature12211>
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative. 2019. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. — *Nature.* 574 (7780): 679–685.
<https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2>
- Owens I.N. 1968. Initiation and development of leaves in Douglas fir. — *Can. J. Bot.* 46 (3): 271–278.
- Paysan-Lafosse T., Blum M., Chuguransky S., Grego T., Pinto B.L., Salazar G.A., Bileschi M.L., Bork P., Bridge A., Colwell L., Gough J., Haft D.H., Letunić I., Marchler-Bauer A., Mi H., Natale D.A., Orengo C.A., Pandurangan A.P., Rivoire C., Sigrist C.J.A., Sillitoe I., Thanki N., Thomas P.D., Tosatto S.C.E., Wu C.H., Bateman A. 2022. InterPro in 2022. — *Nucleic Acids Res.* 51 (D1): D418–D427.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkac993>
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. — *J. Syst. Evol.* 54: 563–603.
<https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Romani F., Reinheimer R., Florent S.N., Bowman J.L., Moreno J.E. 2018. Evolutionary history of HOME-ODOMAIN LEUCINE ZIPPER transcription factors during plant transition to land. — *New Phytol.* 219 (1): 408–421.
<https://doi.org/10.1111/nph.15133>
- Romanova M., Jernstedt J. 2005. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex. — *Fern. Gaz.* 17: 204.
- [Romanova, Borisovskaya] Романова М.А., Борисовская Г.М. 2004. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход. — *Бот. журн.* 89 (5): 705–717.
- [Romanova et al.] Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. 2010. Особенности апоикального морфогенеза в разных таксонах несеманных растений. — *Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3.* 3: 29–41.
- Romanova M.A., Domashkina V.V., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2023. All together now: Cellular and molecular aspects of leaf development in lycophytes, ferns, and seed plants. — *Front. Ecol. Evol.* 11.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1097115>
- [Romanova et al.] Романова М.А., Яковлева О.В., Максимова А.И., Иванова А.Н., Домашкина В.В. 2022. Строение апоикальных меристем побегов и особенности ультраструктуры их клеток у плауновидных и папоротниковидных. — *Бот. журн.* 107 (9): 65–85.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622090095>
- Ruzin S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford. 322 p.
- Sakakibara K., Reisewitz P., Aoyama T., Friedrich T., Ando S., Sato Y. 2014. *WOX13*-like genes are required for reprogramming of leaf and protoplast cells into stem cells in the moss *Physcomitrella patens*. — *Development.* 141 (8): 1660–1670.
<https://doi.org/10.1242/dev.097444>
- Sarojam R., Sappl P.G., Goldshmidt A., Efroni I., Floyd S.K., Eshed Y., Bowman J.L. 2010. Differentiating *Arabidopsis* shoots from leaves by combined *YABBY* activities. — *Plant Cell.* 22 (7): 2113–2130.
<https://doi.org/10.1105/tpc.110.075853>
- Sarvepalli K., Das Gupta M., Challa K.R., Nath U. 2019. Molecular cartography of leaf development — role of transcription factors. — *Curr. Opin. Plant Biol.* 47: 22–31.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.08.002>

- Sawa S., Watanabe K., Goto K., Kanaya E., Morita E.H., Okada K. 1999. *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains. — *Genes Dev.* 13 (9): 1079–1088. <https://doi.org/10.1101/gad.13.9.1079>
- Schneider H., Pryer K.M., Cranfill R., Smith A.R., Wolf P.G. 2002. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. — In: *Developmental Genetics and Plant Evolution*. P. 330–364. <https://doi.org/10.1201/9781420024982.ch17>
- [Skurpchenko] Скупченко В.Б. 2019. Клеточный рост основной паренхимы стебля в морфогенезе побегов *Picea abies* (Pinaceae). — *Раст. ресурсы*. 55: 195–212. <https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>
- [Skurpchenko, Ladanova] Скупченко В.Б., Ладанова Н.В. 1984. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (Pinaceae). — *Бот. журн.* 69 (7): 203–206.
- Spencer V., Venz Z.N., Harrison C.J. 2021. What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. — *Evol. Dev.* 23: 174–196. <https://doi.org/10.1111/ede.12350>
- Steeves T.A., Sussex I.M. 1989. *Patterns in plant development*. Cambridge. 388 p.
- Stöver B.C., Müller K.F. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. — *BMC Bioinformatics*. 11: 7. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-7>
- Sundell D., Mannapperuma C., Netotea S., Delhomme N., Lin Y.C., Sjödin A., Van de Peer Y., Jansson S., Hvidsten T.R., Street N.R. 2015. The Plant Genome Integrative Explorer Resource: PlantGenIE.org. — *New Phytol.* 208 (4): 1149–1156. <https://doi.org/10.1111/nph.13557>
- Szövényi P., Waller M., Kirbis A. 2019. Evolution of the plant body plan. *Curr. Top. Devel. Biol.* 131: 1–34. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-7>
- Timothy L., Bailey T., Elkan C. 1994. Fitting a mixture model by expectation maximization to discover motifs in biopolymers. — *Proc. Int. Conf. Intell. Syst. Mol. Biol.* 2: 28–36. <https://doi.org/7584402>
- Tomescu A.M.F. 2009. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. — *Trends in Plant Science*. 14 (1): 5–12. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.008>
- Tomescu A.M.F., Escapa I.H., Rothwell G.W., Elgorriaga A., Cúneo N.R. 2017. Developmental programmes in the evolution of *Equisetum* reproductive morphology: a hierarchical modularity hypothesis. — *Ann. Bot.* 119 (4): 489–505. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw273>
- Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh B.Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. — *Nucleic Acids Res.* 44 (W1): W232–W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>
- Tsukaya H. 2021. The leaf meristem enigma: The relationship between the plate meristem and the marginal meristem. — *The Plant Cell*. 33 (10): 3194–3206. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab190>
- van der Graaff E., Laux T., Rensing S. 2009. The WUS homeobox-containing (WOX) protein family. — *Genome Biology*. 10 (12): 248. [pmid:20067590](https://doi.org/10.1186/gb-2009-10-12-248)
- Vanneste K., Sterck L., Myburg A.A., Van de Peer Y., Mizrachi E. 2015. Horsetails Are Ancient Polyploids: Evidence from *Equisetum giganteum*. — *Plant Cell*. 27 (6): 1567–78. Epub 2015 May 22. PMID; PMCID: PMC4498207. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.0015726002871>
- Vasco A., Ambrose B.A. 2020. Simple and divided leaves in ferns: exploring the genetic basis for leaf morphology differences in the genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). — *Int. J. Mol. Sci.* 21 (15): 5180. <https://doi.org/10.3390/ijms21155180>
- Vasco A., Moran R.C., Ambrose B.A. 2013. The evolution, morphology and development of fern leaves. — *Front. Plant Sci.* 4: 345. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00345>
- Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes. — *New Phytol.* 212 (3): 745–758. <https://doi.org/10.1111/nph.14075>
- Wang B., Yeun L.H., Xue J.Y., Liu Y., Ané J. M., Qiu Y.L. 2010. Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggests a key role of mycorrhizas in the colonization of land by plants. — *The New Phytol.* 186 (5): 514–525. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03137.x>
- Wardlaw C.W. 1949. Experimental and analytical studies of pteridophytes: XIV. Leaf formation and phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. — *Ann. Bot.* 13 (2): 163–198.
- White R., Turner M. 1995. Anatomy and development of the fern sporophyte. — *Bot. Rev.* 61 (4): 281–305. <https://doi.org/10.1007/BF02912620>
- Wickell D., Kuo L.Y., Yang H.P. et al. 2021. Underwater CAM photosynthesis elucidated by Isoetes genome. — *Nat Commun.* 12: 6348. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26644-7>
- Wu C.C., Li F.W., Kramer E.M. 2019. Large-scale phylogenomic analysis suggests three ancient superclades of the *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN* transcription factor family in plants. — *PLoS One*. 14 (10): e0223521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223521>
- Xia Z., Liu L., Wei Z., Wang F., Shen H., Yan Y. 2022. Analysis of comparative transcriptome and positively selected genes reveal adaptive evolution in leaf-less and root-less whisk ferns. — *Plants*. 11 (9): 1198. <https://doi.org/10.3390/plants11091198>
- Yamaguchi T., Nukazuka A., Tsukaya H. 2012. Leaf adaxial-abaxial polarity specification and lamina outgrowth: evolution and development. — *Plant Cell Physiol.* 53 (7): 1180–1194. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs074>
- Yang M., You W., Wu S., Fan Z., Xu B., Zhu M., Li X., Xiao Y. 2017. Global transcriptome analysis of *Huperzia serrata* and identification of critical genes involved in the biosynthesis of huperzine A. — *BMC Genomics*. 18 (1): 245. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3615-8>

- Yip H.K., Floyd S.K., Sakakibara K., Bowman J.L. 2016. Class III HD-Zip activity coordinates leaf development in *Physcomitrella patens*. — *Dev. Biol.* 419 (1): 184–197. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.01.012>
- Zimmerman W. 1952. Main results of the “Telome Theory”. — *Paleobotanist*. 1: 456–470.
- Zumajo-Cardona C., Ambrose B. A. 2020. Phylogenetic analyses of key developmental genes provide insight in to the complex evolution of seeds. — *Mol. Phylogenet. Evol.* 147: 106778. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106778>
- Zumajo-Cardona C., Vasco A., Ambrose B.A. 2019. The evolution of the *KANADI* gene family and leaf development in lycophytes and ferns. — *Plants (Basel)*. 8 (9): 313. <https://doi.org/10.3390/plants8090313>

STRUCTURAL AND REGULATORY ASPECTS OF MORPHOGENESIS IN *EQUISETUM SYLVATICUM* AND *EQUISETUM FLUVIATILE* AND THE ISSUE OF HOMOLGY OF LEAVES OF HORSETAILS AND OTHER FERNS

M. A. Romanova^{a,*}, V. V. Domashkina^{a,b}, and N. A. Bortnikova^b

^aSt. Petersburg State University Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bKomarov Botanical Institute RAS Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

*e-mail: m.romanova@spsu.ru

The structure of the shoot apical meristem (SAM), ultrastructure of its cells and the origin of primordia of organs in the SAM of horsetails *Equisetum sylvaticum* L. and *E. fluviatile* L. were studied. A relatively low degree of vacuolation and structural homogeneity of the cells that compose the surface initials zone (SI), the presence of single starch grains in their plastids and single lipid droplets in the cytoplasm of the SI cells were revealed. These features are more similar to those in the monoplex SAM of lycophytes than to those in leptosporangiate ferns. It is shown that initiation of leaves in *E. sylvaticum* and *E. fluviatile* via emergence of the leaf apical initials (LAIs) in the surface initials zone is similar to that of other plants with monoplex SAM; both ferns and lycophytes. The main peculiarity of organogenesis in horsetails is the origin of the leaf whorl as a single structure; each whorl develops from the triplet of the shoot apical initial merophytes. The inner cells of the emerging leaf whorl that belong to the single triplet of merophytes differentiate into the intercalary meristem. Each phytomer of *E. sylvaticum* and *E. fluviatile* is composed of the whorl of congenitally fused leaves and a whorl of buds that emerge in the axils of leaf bases located between the blades and thus alternate with leaves. Each bud bears a single root primordium; bud primordia develop on aerial shoots while root primordia — on the underground shoots. Termination of the leaf apical meristem functioning, that consequences from the vacuolation of the LAI, leads to the absence of the marginal meristem and the vascular tissues in the leaf blade. Proximodistal development of the leaf whorl and origin of buds results from meristematic activity of the peripheral part of the intercalary meristem. The search for the homologues of genes encoding known for angiosperms regulators of the development of adaxial (C3HDZ and ARP) and abaxial (YABBY and KANADI) leaf domains in available transcriptomes of horsetails and matching of the found homologues with that from the genomes of mosses, ferns and gymnosperms was undertaken in the context of assessment of presumptive regulatory similarities or differences of leaves of horsetails and other ferns in the context of leaf homology in the two groups. MEME analysis has shown that R2-R3 MYB proteins from transcriptomes of horsetails are not ARP homologues. Thus it has been revealed that horsetail have single adaxial domain regulator (C3HDZ) and single abaxial domain regulator (KANADI), as other ferns. This finding suggests the probable loss of other regulators of the adaxial (ARP) and abaxial (YABBY) domains in the common ancestor of Polypodiophyta. Phylogenetic analysis of the identified homologues of genes that encode WOX proteins suggest that the T3 clade, that includes regulators of marginal (WOX3) and plate (WOX1) leaf meristems, originated in a common ancestor of Polypodiophyta, also indicating similarities in the molecular genetic regulation of the leaves in horsetails and other ferns.

Keywords: apical initials, apical, plate, marginal meristems, transcription factors, *ARP*, *C3HDZ*, *YABBY*, *KANADI*, *WOX*

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the former student of the botany department of St. Petersburg State University (SPbSU) Sofia Velle for making ultrathin and some semi-thin sections, to head of the laboratory of anatomy and morphology of the Komarov botanical institute Dr. Nuria Koteeva for the help and valuable discussions on the ultrastructure of the shoot and leaf meristem cells, to the senior lecturer of

botany department (SPbSU) Natalia Ivanova for hand sections, to the student of botany department (SPbSU) Maria Tarasova for the help with samples proceeding for SEM, to the assistant of botany department (SPbSU) Pavel Smirnov for the photos of rhizomes, and to Petr Romanov for help with illustrations. The research was funded by the grant of Russian Science Foundation, <https://rscf.ru/project/22-24-20049/> in accordance with the agreement of

25.03.2022 No 22-24-20049, and grant of St. Petersburg Science Foundation in accordance with the agreement of 14.04.2022 No 36/2022, and carried out using scientific equipment of the research resource center “Molecular and cell technologies” of the Research Park of St. Petersburg State University and the Center for Collective Use of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

- Bierhorst D.W. 1971. Morphology of vascular plants. New York. 560 p.
- Bower F.O. 1935. Primitive land plants-also known as the Archegoniatae. London. 658 p.
- Bowman J.L., Briginshaw L.N., Florent S.N. 2019. Evolution and co-option of developmental regulatory networks in early land plants. — *Curr. Top. Dev. Biol.* 131: 35–53. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.10.001>
- Bowman J.L., Kohchi T., Yamato K.T., Jenkins J., Shu S., Ishizaki K., Yamaoka S., Nishihama R., Nakamura Y., Berger F., Adam C., Aki S.S., Althoff F., Araki T., Arteaga-Vazquez M.A., Balasubramanian S., Barry K., Bauer D., Boehm C.R., Briginshaw L., Caballero-Perez J., Catarino B., Chen F., Chiyoda S., Chovatia M., Davies K.M., Delmans M., Demura T., Dierschke T., Dolan L., Dorantes-Acosta A.E., Eklund D.M., Florent S.N., Flores-Sandoval E., Fujiyama A., Fukuzawa H., Galik B., Grimanelli D., Grimwood J., Grossniklaus U., Hamada T., Haseloff J., Hetherington A.J., Higo A., Hirakawa Y., Hundley H.N., Ikeda Y., Inoue K., Inoue S., Ishida S., Jia Q., Kakita M., Kanazawa T., Kawai Y., Kawashima T., Kennedy M., Kinose K., Kinoshita T., Kohara Y., Koide E., Komatsu K., Kopischke S., Kubo M., Kyoizuka J., Lagercrantz U., Lin S.-S., Lindquist E., Lipzen A.M., Lu C.-W., De Luna E., Martienssen R.A., Minami-no N., Mizutani Masaharu, Mizutani Miya, Mochizuki N., Monte I., Mosher R., Nagasaki H., Nakagami H., Naramoto S., Nishitani K., Ohtani M., Okamoto T., Okumura M., Phillips J., Pollak B., Reinders A., Rövekamp M., Sano R., Sawa S., Schmid M.W., Shirakawa M., Solano R., Spunde A., Suetsugu N., Sugano S., Sugiyama A., Sun R., Suzuki Y., Takenaka M., Takezawa D., Tomogane H., Tsuzuki M., Ueda T., Umeda M., Ward J.M., Watanabe Y., Yazaki K., Yokoyama R., Yoshitake Y., Yotsui I., Zachgo S., Schmutz J. 2017. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. — *Cell*. 171: 287–304.e15. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- Briginshaw L.N., Flores-Sandoval E., Dierschke T., Alvarez J.P., Bowman J.L. 2022. *KANADI* promotes thallus differentiation and FR-induced gametangioophore formation in the liverwort *Marchantia*. — *New Phytol.* 234 (4): 1377–1393. <https://doi.org/10.1111/nph.18046>
- Byrne M.E., Barley R., Curtis M., Arroyo J.M., Dunham M., Hudson A., Martienssen R.A. 2000. Asymmetric leaves1 mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. — *Nature*. 408: 967–971. <https://doi.org/10.1038/35050091>
- Caggiano M.P., Yu X., Bhatia N., Larsson A., Ram H., Ohno C.K., Sappl P., Meyerowitz E.M., Jönsson H., Heisler M.G. 2017. Cell type boundaries organize plant development. — *eLife* 6: e27421. <https://doi.org/10.7554/eLife.27421>
- Chen H., Fang Y., Zwaenepoel A., Huang S., Van de Peer Y., Li Z. 2023. Revisiting ancient polyploidy in leptosporangiate ferns. *New Phytol.* Feb. 237 (4): 1405–1417. <https://doi.org/10.1111/nph.18607>. Epub 2022 Dec 7. PMID: 36349406; PMCID: PMC7614084.
- Cooke T.D., Tilney M.S., Tilney L.G. 1996. Plasmodesmata networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata. — In: *Membranes: specialized functions in plants*. Cambridge. P. 471–488.
- Croxdale J.G. 1978. *Salvinia* leaves. I. Origin and early differentiation of floating and submerged leaves. — *Can. J. Bot.* 56 (16): 1982–1991. <https://doi.org/10.1139/b78-237>
- Donoghue P.C., Harrison C.J., Paps J., Schneider H. 2021. The evolutionary emergence of land plants. — *Curr. Biol.* 31 (19): R1281–R1298. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.038>
- Du F., Guan C., Jiao Y. 2018. Molecular mechanisms of leaf morphogenesis. — *Mol. Plant.* 11 (9): 1117–1134. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.06.006>
- Du H., Ran J., Feng Y., Wang X. 2020. The flattened and needlelike leaves of the pine family (Pinaceae) share a conserved genetic network for adaxial-abaxial polarity but have diverged for photosynthetic adaptation. — *BMC Evol. Biol.* 20:131. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01694-5>
- Emery J.F., Floyd S.K., Alvarez J., Eshed Y., Hawker N.P., Izhaki A., Baum S.F., Bowman J.L. 2003. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and *KANADI* genes. — *Curr. Biol.* 13 (20): 1768–1774. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.09.035>
- Esau K. 1969. Plant anatomy. Moscow. 564 p. (In Russ.).
- Eshed Y., Izhaki A., Baum S.F., Floyd S.K., Bowman J.L. 2004. Asymmetric leaf development and blade expansion in *Arabidopsis* are mediated by *KANADI* and *YABBY* activities. — *Development*. 131 (12): 2997–3006. <https://doi.org/10.1242/dev.01186>
- Evkaikina A.I., Berke L., Romanova M.A., Proux-Wéra E., Ivanova A.N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2017. The *Huperzia selago* shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves. — *Genome Biol. Evol.* 9 (9): 2444–2460. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx169>
- Finet C., Floyd S.K., Conway S.J., Zhong B., Scutt C.P., Bowman J.L. 2016. Evolution of the *YABBY* gene family in seed plants. — *Evol. Dev.* 18: 116–126. <https://doi.org/10.1111/ede.12173>
- Floyd S.K., Bowman J.L. 2006. Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants. — *Curr. Biol.* 16 (19): 1911–1917. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.067>
- Floyd S.K., Zalewski C.S., Bowman J.L. 2006. Evolution of class III homeodomain-leucine zipper genes in Streptophytes. — *Genetics*. 173 (1): 373–388. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.054239>

- Frank M.H., Edwards M.B., Schultz E.R., McKain M.R., Fei Z., Sørensen I., et al. 2015. Dissecting the molecular signatures of apical cell-type shoot meristems from two ancient land plant lineages. — *New Phytol.* 207: 893–904.
<https://doi.org/10.1111/nph.13407>
- Gifford E.M., Foster A.S. 1989. Morphology and evolution of vascular plants. New York. 626 p.
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948a. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. I. The Shoot Apex. — *Am. J. Bot.* 35 (10): 755–767.
<https://doi.org/10.2307/2438157>
- Golub S.J., Wetmore R.H. 1948b. Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II. The Mature Shoot. — *Am. J. Bot.* 35 (10): 767–781.
<https://doi.org/10.2307/2438158>
- Goodstein D.M., Shu S., Howson R., Neupane R., Hayes R.D., Fazo J., Mitros T., Dirks W., Hellsten U., Putnam N., Rokhsar D.S. 2012. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics. — *Nucleic Acids Res.* 40 (D1): D1178–D1186.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkr944>
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. 2010. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. — *Mol. Biol. Evol.* 27 (2): 221–224.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution. — *Nature.* 434: 509–514.
<https://doi.org/10.1038/nature03410>
- Harrison C.J., Morris J.L. 2018. The origin and early evolution of vascular plant shoots and leaves. — *Philos. T. Roy. Soc. B.* 373 (1739): 20160496.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0496>
- Harrison C.J., Rezvani M., Langdale J.A. 2007. Growth from two transient apical initials in the meristem of *Selaginella kraussiana*. — *Development.* 134 (5): 881–889.
<https://doi.org/10.1242/dev.001008>
- Hedman H., Zhu T., von Arnold S., Sohlberg J.J. 2013. Analysis of the *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN* gene family in the conifer *Picea abies* reveals extensive conservation as well as dynamic patterns. — *BMC Plant Biol.* 13: 89.
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-89>
- Hernández-Hernández B., Tapia-López R., Ambrose B.A., Vasco A. 2021. *R2R3-MYB* gene evolution in plants, incorporating ferns into the story. — *Int. J. Plant. Sci.* 182 (1): 1–8.
<https://doi.org/10.1086/710579>
- Hirakawa Y. 2022. Evolution of meristem zonation by *CLE* gene duplication in land plants. — *Nature Plants.* 8: 735–740.
<https://doi.org/10.1038/s41477-022-01199-7>
- HmmerWeb 2.43. 19 May 2023.
<https://www.ebi.ac.uk/Tools/hmmer/search/hmmsearch>
- Hornwort genomes. 19 May 2023. <https://www.hornworts.uzh.ch/en/hornwort-genomes.html>
- Hou G.C., Hill J.P. 2004. Developmental anatomy of the fifth shoot-borne root in young sporophytes of *Ceratopteris richardii*. — *Planta.* 219 (2): 212–20.
<https://doi.org/10.1007/s00425-004-1225-6>
- Huang X., Wang W., Gong T., Wickell D., Kuo L.-Y., Zhang X., Wen J., Kim H., Lu F., Zhao H., Chen Song, Li H., Wu W., Yu C., Chen Su, Fan W., Chen Shuai, Bao X., Li L., Zhang D., Jiang L., Yan X., Liao Z., Zhou G., Guo Y., Ralph J., Sederoff R.R., Wei H., Zhu P., Li F.-W., Ming R., Li Q. 2022. The flying spider-monkey tree fern genome provides insights into fern evolution and arborescence. — *Nat. Plants.* 8: 500–512.
<https://doi.org/10.1038/s41477-022-01146-6>
- Imaichi R., Hiratsuka R. 2007. Evolution of shoot apical meristem structures in vascular plants with respect to plasmodesmatal network. — *Am. J. Bot.* 94 (12): 1911–1921.
<https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1911>
- Jackson D., Veit B., Hake S. 1994. Expression of maize KNOTTED1 related homeobox genes in the shoot apical meristem predicts patterns of morphogenesis in the vegetative shoot. — *Development.* 120 (2): 405–413.
- Kaplan D.R. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. — *Am. J. Bot.* 88 (10): 1711–1741.
<https://doi.org/10.2307/3558347>
- Kenrick P., Crane P. 1997. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington. 441 p.
- Koteeva N.K. 1997. Ultrastructural changes of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) shoot apical meristem cells in the annual cycle. — *Bot. Zhurn.* 82 (6): 10–23 (In Russ.).
- Li F.-W., Nishiyama T., Waller M., Frangedakis E., Keller J., Li Z., Fernandez-Pozo N., Barker M.S., Bennett T., Blázquez M.A., Cheng S., Cuming A.C., de Vries J., de Vries S., Delaux P.-M., Diop I.S., Harrison C.J., Hauser D., Hernández-García J., Kirbis A., Meeks J.C., Monte I., Mutte S.K., Neubauer A., Quandt D., Robison T., Shimamura M., Rensing S.A., Villarreal J.C., Weijers D., Wicke S., Wong G.K.-S., Sakakibara K., Szövényi P. 2020. *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. — *Nat. Plants.* 6: 259–272.
<https://doi.org/10.1038/s41477-020-0618-2>
- Liu H., Wang Q.F., Taylor W.C. 2006. Morphological and anatomical variation in sporophylls of *Isoetes sinensis* Palmer (Isoetaceae), an endangered quillwort in China. — *Am. Fern J.* 96(3): 67–74.
<https://doi.org/10.1640/0002-8444>

- Lumpkin T.A., Plucknett D.L. 1980. *Azolla*: Botany, physiology, and use as a green manure. — *Econ. Bot.* 34: 111–153.
<https://doi.org/10.1007/BF02858627>
- Lyons E., Freeling M. 2008. How to usefully compare homologous plant genes and chromosomes as DNA sequences. — *Plant J.* 53 (4): 661–673.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03326.x>
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman C.H., Yang Z., Schneider H., Donoghue P. 2018. The timescale of early land plant evolution. — *PNAS.* 115 (10): 2274–2283.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Mueller R.J. 1983. Indeterminate growth and ramification of the climbing leaves of *Lygodium japonicum* (Schizaeaceae). — *Am. J. Bot.* 70 (5): 682–690.
- Nakata M., Matsumoto N., Tsugeki R., Rikirsch E., Laux T., Okada K. 2012. Roles of the middle domain-specific *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN* genes in early development of leaves in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 24: 519–535.
<https://doi.org/10.1105/tpc.111.092858>
- Napp-Zinn K. 1966. Anatomie des Blattes. Blattanatomie der Gymnospermen. Berlin.
- Nardmann J., Werr W. 2012. The invention of WUS-like stem cell-promoting functions in plants predates leptosporangiate ferns. — *Plant Mol. Biol.* 78: 123–134.
<https://doi.org/10.1007/s11103-011-9851-4>
- Nardmann J., Werr W. 2013. Symplesiomorphies in the *WUSCHEL* clade suggest that the last common ancestor of seed plants contained at least four independent stem cell niches. — *New Phytol.* 199: 1081–1092.
<https://doi.org/10.1111/nph.12343>
- National Center for Biotechnology Information (NCBI). 19 May 2023. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>
- Naumenko A.N., Romanova M.A. 2008. Apical morphogenesis of *Psilotum nudum* (Psilotaceae) and *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae). — *Vestn. SPb Univ.* 3 (2): 15–27 (In Russ.).
- Newman I.V. 1965. Pattern in the meristems of vascular plants: III. Pursuing the patterns in the apical meristem where no cell is a permanent cell. — *J. Linn. Soc. Lond. Bot.* 59: 185–214.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1965.tb00057.x>
- Nystedt B., Street N.R., Wetterbom A., Zuccolo A., Lin Y.-C., Scofield D.G., Vezzi F., Delhomme N., Giacomello S., Alexeyenko A., Vicedomini R., Sahlin K., Sherwood E., Elfstrand M., Gramzow L., Holmberg K., Hällman J., Keech O., Klasson L., Koriabine M., Kucukoglu M., Käller M., Luthman J., Lysholm F., Niittylä T., Olson Å., Rilakovic N., Ritland C., Rosselló J.A., Sena J., Svensson T., Talavera-López C., Theissen G., Tuominen H., Vanneste K., Wu Z.-Q., Zhang B., Zerbe P., Arvestad L., Bhalerao R., Bohlmann J., Bousquet J., Gil R.G., Hvidsten T.R., de Jong P., MacKay J., Morgante M., Ritland K., Sundberg B., Thompson S.L., Van de Peer Y., Andersson B., Nilsson O., Ingvarsson P.K., Lundeberg J., Jansson S. 2013. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. — *Nature.* 497: 579–584.
<https://doi.org/10.1038/nature12211>
- One Thousand Plant Transcriptomes Initiative. 2019. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. — *Nature.* 574 (7780): 679–685.
<https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2>
- Owens I.N. 1968. Initiation and development of leaves in Douglas fir. — *Can. J. Bot.* 46 (3): 271–278.
- Paysan-Lafosse T., Blum M., Chuguransky S., Grego T., Pinto B.L., Salazar G.A., Bileschi M.L., Bork P., Bridge A., Colwell L., Gough J., Haft D.H., Letunić I., Marchler-Bauer A., Mi H., Natale D.A., Orengo C.A., Pandurangan A.P., Rivoire C., Sigrist C.J.A., Sillitoe I., Thanki N., Thomas P.D., Tosatto S.C.E., Wu C.H., Bateman A. 2022. InterPro in 2022. — *Nucleic Acids Res.* 51(D1): D418–D427.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkac993>
- PPG I (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. — *J. Syst. Evol.* 54: 563–603.
<https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Romani F., Reinheimer R., Florent S.N., Bowman J.L., Moreno J.E. 2018. Evolutionary history of HOMEODOMAIN LEUCINE ZIPPER transcription factors during plant transition to land. — *New Phytol.* 219 (1): 408–421.
<https://doi.org/10.1111/nph.15133>
- Romanova M., Jernstedt J. 2005. Morphogenetic events in the *Ceratopteris richardii* shoot apex. — *Fern. Gaz.* 17: 204.
- Romanova M.A., Borisovskaya G.M. 2004. Principles of structural organization of the vegetative body in ferns: ontogenetic approach. — *Bot. Zhurn.* 89 (5): 705–717 (In Russ.).
- Romanova M.A., Domashkina V.V., Maksimova A.I., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O.V. 2023. All together now: Cellular and molecular aspects of leaf development in lycophytes, ferns, and seed plants. — *Front. Ecol. Evol.* 11.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1097115>
- Romanova M.A., Naumenko A.N., Evkaykina A.I. 2010. Peculiarities of apical morphogenesis in different taxa of non-seed plants. — *Vestn. of SPb Univ.* 3(3): 29–41 (In Russ.).
- Romanova M.A., Yakovleva O.V., Maximova A.I., Ivanova A.N., Domashkina V.V. 2022. Structure of shoot apical meristems and peculiarities of ultrastructure of their cells in lycophytes and ferns. — *Bot. Zhurn.* 107 (9): 65–85 (In Russ.).
- Ruzin S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford. 322 p.
- Sakakibara K., Reisewitz P., Aoyama T., Friedrich T., Ando S., Sato Y. 2014. *WOX13*-like genes are required for reprogramming of leaf and protoplast cells into stem cells in the moss *Physcomitrella patens*. — *Development.* 141 (8): 1660–1670.
<https://doi.org/10.1242/dev.097444>

- Sarojam R., Sappl P.G., Goldshmidt A., Efroni I., Floyd S.K., Eshed Y., Bowman J.L. 2010. Differentiating *Arabidopsis* shoots from leaves by combined *YABBY* activities. — *Plant Cell*. 22 (7): 2113–2130. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.075853>
- Sarvepalli K., Das Gupta M., Challa K.R., Nath U. 2019. Molecular cartography of leaf development – role of transcription factors. — *Curr. Opin. Plant Biol.* 47: 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.08.002>
- Sawa S., Watanabe K., Goto K., Kanaya E., Morita E.H., Okada K. 1999. *FILAMENTOUS FLOWER*, a meristem and organ identity gene of *Arabidopsis*, encodes a protein with a zinc finger and HMG-related domains. — *Genes Dev.* 13 (9): 1079–1088. <https://doi.org/10.1101/gad.13.9.1079>
- Schneider H., Pryer K.M., Cranfill R., Smith A.R., Wolf P.G. 2002. Evolution of vascular plant body plans: a phylogenetic perspective. — In: *Developmental Genetics and Plant Evolution*. P. 330–364. <https://doi.org/10.1201/9781420024982.ch17>
- Skupchenko V.B. 2019. Cell growth and proliferation in ground tissue of developing terminal shoot in *Picea abies* (Pinaceae). — *Rastitelnye Resursy*. 55: 195–212 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0033994619020092>
- Skupchenko V.B., Ladanova N.V. 1984. The development of *Picea obovata* (Pinaceae) needles. — *Bot. Zhurn.* 69 (7): 203–206 (In Russ.).
- Spencer V., Venz Z.N., Harrison C.J. 2021. What can lycophytes teach us about plant evolution and development? Modern perspectives on an ancient lineage. — *Evol. Dev.* 23: 174–196. <https://doi.org/10.1111/ede.12350>
- Steeves T.A., Sussex I.M. 1989. Patterns in plant development. Cambridge. 388 p.
- Stöver B.C., Müller K.F. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. — *BMC Bioinformatics*. 11: 7. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-7>
- Sundell D., Mannapperuma C., Netotea S., Delhomme N., Lin Y.C., Sjödin A., Van de Peer Y., Jansson S., Hvidsten T.R., Street N.R. 2015. The Plant Genome Integrative Explorer Resource: PlantGenIE.org. — *New Phytol.* 208 (4): 1149–1156. <https://doi.org/10.1111/nph.13557>
- Szövényi P., Waller M., Kirbis A. 2019. Evolution of the plant body plan. — *Curr. Top. Devel. Biol.* 131: 1–34. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-11-7>
- Timothy L., Bailey T., Elkan C. 1994. Fitting a mixture model by expectation maximization to discover motifs in biopolymers. — *Proc. Int. Conf. Intell. Syst. Mol. Biol.* 2: 28–36. <https://doi.org/7584402>
- Tomescu A.M.F. 2009. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. — *Trends in Plant Science*. 14 (1): 5–12. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.008>
- Tomescu A.M.F., Escapa I.H., Rothwell G.W., Elgorriaga A., Cúneo N.R. 2017. Developmental programmes in the evolution of *Equisetum* reproductive morphology: a hierarchical modularity hypothesis. — *Ann. Bot.* 119 (4): 489–505. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw273>
- Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh B.Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. — *Nucleic Acids Res.* 44 (W1): W232–W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>
- Tsukaya H. 2021. The leaf meristem enigma: The relationship between the plate meristem and the marginal meristem. — *The Plant Cell*. 33 (10): 3194–3206. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab190>
- van der Graaff E., Laux T., Rensing S. 2009. The WUS homeobox-containing (WOX) protein family - *Genome Biology*. 10 (12): 248. pmid:20067590
- Vanneste K., Sterck L., Myburg A.A., Van de Peer Y., Mizrachi E. 2015. Horsetails Are Ancient Polyploids: Evidence from *Equisetum giganteum*. — *Plant Cell*. 27 (6): 1567–78. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00157>. Epub 2015 May 22. PMID: 26002871; PMCID: PMC4498207
- Vasco A., Ambrose B.A. 2020. Simple and divided leaves in ferns: exploring the genetic basis for leaf morphology differences in the genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). — *Int. J. Mol. Sci.* 21 (15): 5180. <https://doi.org/10.3390/ijms21155180>
- Vasco A., Moran R.C., Ambrose B.A. 2013. The evolution, morphology and development of fern leaves. — *Front. Plant Sci.* 4: 345. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00345>
- Vasco A., Smalls T.L., Graham S.W., Cooper E.D., Wong G.K., Stevenson D.W., Moran R.C., Ambrose B.A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes. — *New Phytol.* 212 (3): 745–758. <https://doi.org/10.1111/nph.14075>
- Wang B., Yeun L.H., Xue J.Y., Liu Y., Ané J. M., Qiu Y.L. 2010. Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggests a key role of mycorrhizas in the colonization of land by plants. — *The New Phytol.* 186 (5): 514–525. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03137.x>
- Wardlaw C.W. 1949. Experimental and analytical studies of pteridophytes: XIV. Leaf formation and phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. — *Ann. Bot.* 13 (2): 163–198.
- White R., Turner M. 1995. Anatomy and development of the fern sporophyte. — *Bot. Rev.* 61 (4): 281–305. <https://doi.org/10.1007/BF02912620>
- Wu C.C., Li F.W., Kramer E.M. 2019. Large-scale phylogenomic analysis suggests three ancient superclades of the *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN* transcription factor family in plants. — *PloS One*. 14 (10): e0223521. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223521>
- Xia Z., Liu L., Wei Z., Wang F., Shen H., Yan Y. 2022. Analysis of comparative transcriptome and positively selected genes reveal adaptive evolution in leaf-less and root-less whisk ferns. — *Plants*. 11 (9): 1198. <https://doi.org/10.3390/plants11091198>

- Yamaguchi T., Nukazuka A., Tsukaya H. 2012. Leaf adaxial-abaxial polarity specification and lamina outgrowth: evolution and development. — *Plant Cell Physiol.* 53 (7): 1180–1194.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcs074>
- Yang M., You W., Wu S., Fan Z., Xu B., Zhu M., Li X., Xiao Y. 2017. Global transcriptome analysis of *Huperzia serrata* and identification of critical genes involved in the biosynthesis of huperzine A. — *BMC Genomics.* 18 (1): 245.
<https://doi.org/10.1186/s12864-017-3615-8>
- Yip H.K., Floyd S.K., Sakakibara K., Bowman J.L. 2016. Class III HD-Zip activity coordinates leaf development in *Physcomitrella patens*. — *Dev. Biol.* 419 (1): 184–197.
<https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2016.01.012>
- Zimmerman W. 1952. Main results of the “Telome Theory”. — *Paleobotanist.* 1: 456–470.
- Zumajo-Cardona C., Ambrose B. A. 2020. Phylogenetic analyses of key developmental genes provide insight into the complex evolution of seeds. — *Mol. Phylogenet. Evol.* 147:106778.
<https://doi.org/10.1186/s12864-017-3615-8>
- Zumajo-Cardona C., Vasco A., Ambrose B.A. 2019. The evolution of the *KANADI* gene family and leaf development in lycophytes and ferns. — *Plants (Basel).* 8 (9): 313.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106778>

АНДРОМОНОЭЦИЯ У *GALIUM ODORATUM* (RUBIACEAE)

© 2023 г. В. Н. Годин

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

e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 21.07.2023 г.

После доработки 12.09.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

Изучено проявление полового полиморфизма у многолетнего травянистого длиннокорневищного поликарпического сциофитного растения *Galium odoratum* в Московской области в течение 2021–2023 гг. Установлено, что при низкой освещенности (не более 15% от полного солнечного света) его особи образуют только обоеполые цветки. При увеличении степени освещенности (до 60% от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки. Обоеполые цветки *G. odoratum* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные. Гинецей в тычиночных цветках редуцирован, но сохраняются его рудименты в виде стерильных рылец и очень коротких стилодиев. По ряду параметров обоеполые цветки достоверно крупнее, чем тычиночные. Для *G. odoratum* характерны монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы. Тычиночные цветки у андромоноэцичных особей располагаются только на побегах IV порядка, и их доля варьирует от 12 до 30%. Обсуждаются возможные причины проявления андромоноэции у цветковых растений под действием различных факторов окружающей среды.

Ключевые слова: *Galium odoratum*, андромоноэция, степень освещенности

DOI: 10.31857/S0006813623090041, **EDN:** XCQSYF

Rubiaceae Juss. — пятое по числу видов семейство цветковых растений в мировой флоре. По данным P.F. Stevens (2021) в нем насчитывается 614 родов и 13465 видов, относящихся к 64 трибам и 2 подсемействам. Одна из отличительных особенностей этого семейства — широкое распространение гетеростилии (Bir Bahadur, 1968). Примерно половина его видов характеризуется наличием дистилии, в то время как тристилия выявлена лишь у единичных представителей (Ganders, 1979; Chen et al., 2021). До сих пор не установлена причина такой большой встречаемости гетеростилии у Rubiaceae (Anderson, 1973; Naiki, 2012). Однако виды этого семейства обладают и другими приспособлениями, способствующими перекрестному опылению: половая дифференциация, протандрия, самонесовместимость, вторичное преподнесение пыльцы и др. (Knuth, 1898; Baker, 1958; Bawa, Beach, 1983; Puff et al., 1996; Halford, Ford, 2009; Soza, Olmstead, 2010; Wong et al., 2019). Анализ литературы показывает, что в пределах семейства отмечается широкий спектр половых форм: андромоноэция, гиномоноэция, триомоноэция, гинодиэция, субдиэция, диэция, полигамодиэция, андродиэция и, возможно, триэция (Dempster, 1973; Puff, 1978, 1986; Demyanova, 1985; Schönbeck-Temesy, Ehrendorfer, 1987; Soza,

Olmstead, 2010; Godin, 2019, 2020; Wong et al., 2019; Chen et al., 2021). К сожалению, отсутствуют данные о точной количественной представленности половых форм у Rubiaceae или их приуроченности к подсемействам или трибам. Тем не менее, по данным E. Robbrecht (1988) примерно у 10% родов семейства образуются однополые цветки.

Род *Galium* L. — самый крупный (около 670 видов) в трибе Rubieae подсемейства Rubioideae и широко географически распространенный (Ehrendorfer et al., 2018). Традиционно виды этого рода описываются как имеющие обоеполые цветки и за редким исключением формирующие однополые (Knuth, 1898; Pobedimova, 1958; Puff, 1978; Thompson, 2009). В разных частях космополитного ареала рода описаны виды с разными формами половой экспрессии. Е.Е. Goldberg с соавторами (Goldberg et al., 2017) установили, что для 58 из 94 проанализированных видов этого рода в рамках мировой флоры характерны обоеполые цветки, остальные виды образуют однополые цветки. Согласно данным V.L. Soza и R.G. Olmstead (2010), среди американских представителей рода выявлено около 25 диэцичных и 17 полигамных видов. Для евразийских видов имеются лишь отрывочные сведения о половой дифференциации. Так Е.И. Демьяновой (Demyanova, 2011) по-

казано, что *Asperula tinctoria* L. (ранее *Galium tinctorium* (L.) Scop.), *Galium boreale* L., *G. mollugo* L., *Galium verum* L. ssp. *verum*, *G. uliginosum* L. относятся к андромоноэичным видам. Личные наблюдения за *Galium odoratum* (L.) Scop. во время цветения и плодоношения показали, что на побегах самых высоких порядков в некоторых случаях наблюдается опадение бутонов, цветков и зачатков плодов. С учетом этого факта и, опираясь на данные литературы по другим видам этого рода с половой дифференциацией, появилось предположение, что у *G. odoratum*, кроме обоеполюх цветков, образуются тычиночные (именно зачатки этих цветков скорее всего часто опадают). Поэтому цель данной работы — выявление половой дифференциации *Galium odoratum* в Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *Galium odoratum* — многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое растение, гемикриптофит (эпигеогенное корневище располагается в подстилке). Встречается почти по всей территории Восточной, Скандинавской, Средней и Атлантической Европы, Средиземноморья, на Кавказе, Западной и Восточной Сибири, Дальнем Востоке, Средней и Малой Азии, Северном Иране, Японии и Китае (Pobedimova, 1958). Относится к неморальным элементам: произрастает в глубокой тени на влажной почве, в хвойных и лиственных лесах, особенно в ясеневых, дубовых и буковых (Kurnayev, 1980). В европейской части России относится к доминантам в составе следующих типов ассоциаций: *Fagetum podolicum*, *Carpineto-Nemoretum ucrainicum* s.l. (*Carpineto-Nemoretum pocuticum*, *Carpineto-Nemoretum aegopodiosum ucrainicum*, *Carpineto-Nemoretum caricosum pilosae ucrainicum*, *Carpineto-Nemoretum polessicum*), *Mixto-Nemoretum tanaiticum* s.l. (*Acereto-Tilieto-Nemoretum aegopodiosum charkoviense*, *Acereto-Tieieto-Nemoretum caricosum pilosae charkoviense*, *Fraxineto-Nemoretum aegopodiosum tanaiticum*), *Tilieto-Nemoretum Okense*, *Tilieto-Nemoretum Volgense*, *Mixto-Nemoretum Praeuralense*, *Tilietum uralense* (Клеоров, 1990). Согласно экологическим шкалам Н. Ellenberg (1974) и Е. Landolt (1977) *G. odoratum* — сциофит и произрастает при освещенности от 1 до 30%.

Места сбора. Половая дифференциация *G. odoratum* изучена в трех ценопопуляциях (ЦП) в 2021–2023 гг. в Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода, 55°47'59.6"N 37°04'22.0"E. Сосно-ельник волосистоосоково-кисличный. Общее проективное покрытие (ОПП) — 70%, проективное покрытие вида (ППВ) — 0.5%. Доминанты: *Picea abies* (L.) Н. Karst.,

Pinus sylvestris L., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa* Scop., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L.

ЦП 2. Московская область (МО), г. Пушкино, окр. микрорайона Заветы Ильича, 56°03'08.9"N 37°49'05.0"E. Липо-ельник кисличный. ОПП — 85%, ППВ — 0.5%. Доминанты: *Picea abies*, *Tilia cordata* Mill., *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.

ЦП 3. Московская область (МО), городской округ Подольск, окр. пос. Дубровицы, 55°26'39.9"N 37°29'52.0"E. Ясенниково-волосистоосоково-снытевая дубрава. ОПП — 90%, ППВ — 5%. Доминанты: *Quercus robur* L., *Tilia cordata*, *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis* L., *Galium odoratum*, *Dryopteris filix-mas*.

В исследованных ЦП отмечалась разная степень освещенности на уровне травяного покрова. Из-за периодически происходящих рубок древесного яруса травяной покров в ЦП 1 получал намного больше солнечной энергии, чем в ЦП 2 и 3. В связи с этим до и во время цветения *G. odoratum* производились неоднократные измерения степени освещенности на уровне 30 см от почвы с помощью аспирационного люксметра Ассмана.

Методика сбора и обработки материала. Каждый год в ЦП регулярным способом на трансекте закладывались учетные площадки размером 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла 3 м², поскольку численность особей была высокой. В каждой ЦП изучено от 100 до 300 особей генеративного периода. В качестве счетных единиц использованы раметы. На трансекте у всех генеративных особей *G. odoratum* во время массового цветения анализировали половой статус раскрывающихся цветков каждые 3–5 дней. Кроме того, измерялась длина генеративного побега и общее число цветков в синфлоресценции у 20 особей.

Изучены морфологические параметры 100 обоеполюх и тычиночных цветков, собранных с 20 разных особей. С одного растения проанализировано по 5 цветков разных половых типов. Морфология цветков описана согласно «Atlas...» (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветков измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих венчик, андроцей и гинецей.

Определение фертильности пыльцы проведено методом микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все пыльники из каждого цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16 × 10. Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполюх и 100 тычиночных цветков у

20 разных особей. С помощью окуляр-микрометра (увеличение 16×40) на тех же препаратах проводили измерения пыльцевых зерен. Изучена пыльца по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверяли по методике Робинсона (Robinson, 1924), когда поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а не созревших — не окрашивается.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Половая дифференциация и уровень освещенности. Проведенные исследования показали, что при довольно низкой степени освещенности (ЦП 2 и ЦП 3) особи *G. odoratum* формировали только обоеполые цветки. В этих ЦП освещенность травяного покрова на уровне 30 см от почвы составляла до 15% от полного солнечного света в ясную погоду. Такие условия соответствуют экологическим требованиям *G. odoratum*, приспособленного произрастать под пологом широколиственных лесов (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977). Длина генеративных побегов в этих ЦП варьировала от 20 до 35 см. Отмечалась разная степень выраженности гинецея в обоеполых цветках в зависимости от их пространственного расположения в синфлоресценции (см. ниже). В ЦП 1 несколько скоплений *G. odoratum* получали большее количество света из-за периодических рубок древесного яруса. В результате чего освещенность травяного покрова на уровне 30 см от почвы составляла до 60% от полного солнечного света в ясную погоду. Именно у особей *G. odoratum* в этих локусах наблюдалось образование кроме обоеполых цветков еще и тычиночных, расположенных на побегах самых высоких порядков. Подобные условия освещенности можно охарактеризовать как пессимальные для данного сциофитного вида. Длина генеративных побегов в этой ЦП варьировала от 10 до 15 см, что значительно меньше, чем в ЦП 2 и ЦП 3. Как следствие таких неблагоприятных условий по степени освещенности *G. odoratum* не удерживается в травяном покрове на вырубках и элиминируется на следующий вегетационный сезон. Поэтому приходилось для дальнейших наблюдений использовать другие локусы в этой ЦП.

Проведенные исследования показали, что у *G. odoratum* при высокой степени освещения формируются обоеполые и тычиночные цветки на одной особи. Следовательно, данный вид относится к андромоноэичным растениям. Рассмотрим морфологию двух половых типов цветков.

Морфология обоеполых и тычиночных цветков. Обоеполые цветки *G. odoratum* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинецее. Чашечка сростается с завязью, отгиб ее едва заметный, зубцы не выражены. Венчик сростнолепестный, воронковидный, опадающий, белый, однотонный, в бутоне створчатый, 4-лопастной, с трубкой, которая короче лопастей отгиба. Трубка венчика прямая, короткая, узкая, кувшинчатая, густо покрыта изнутри железистыми волосками. Отгиб свободный, отвернутый. Зев венчика расширенный (шире трубки), опушенный железистыми волосками. Лопастни венчика продолговато-яйцевидные, цельные, отогнутые, сросшиеся при основании на 1/3 длины, наверху туповато-заостренные, изнутри опушенные многочисленными железистыми волосками.

Андроей состоит из 4 тычинок, которые чередуются с лопастями венчика и прикреплены к трубке венчика. Тычинки надпестичные, свободные, равные, короче венчика, все фертильные, сразу после раскрытия цветка прямые, позже — немного отогнутые. Тычиночная нить прямая, цилиндрическая, средняя (ее диаметр почти равен диаметру пыльника), длинная, голая и гладкая. Продолговатый связник является продолжением тычиночной нити. Пыльники 4-гнездные, неподвижные, эллиптические, свободные, прикреплены к тычиночной нити спинной стороной по середине, верхушечные, равные, однообразные, короче тычиночных нитей. Пыльники вскрываются продольными щелями интрорзно.

Пыльцевые зерна одиночные, 3-клеточные, 6—8-бороздные, слегка сплюснутые или слегка вытянутые. В очертании с полюса 6—8-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. Длина полярной оси варьирует от 16 до 21 мкм, экваториальный диаметр — от 16 до 20 мкм. Фертильность пыльцы колеблется от 93.5 до 98.1%.

Гинецей синкарпный, состоит из 2 медианных плодолистиков. Завязь нижняя, двугнездная, шаровидная, с выпяченными гнездами, опушена густыми, блестящими, крючковидно загнутыми волосками, сидящими на бугорках. Кроме того, с наружной стороны завязи, на ее верхушке в месте прикрепления трубки венчика, располагаются немногочисленные железистые волоски сферической формы. Столбик 1, центральный, прямостоячий, прямой, тонкий, цилиндрический, опадающий, в верхней 2/3 разделен на два стилодия. Рыльце верхушечное, простое, округлое, прямое,

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполых и тычиночных цветков *Galium odoratum*
Table 1. Values of *Galium odoratum* morphological features of perfect and staminate flowers

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
Длина трубки венчика, мм	b	1.2–1.3	1.25 ± 0.02	4.743
Corolla tube length, mm	s	0.8–1.1	0.95 ± 0.06	
Диаметр трубки венчика, мм	b	1.4–1.9	1.59 ± 0.08	1.912
Corolla tube diameter, mm	s	1.4–1.5	1.43 ± 0.03	
Диаметр отгиба венчика, мм	b	5.3–7.9	6.52 ± 0.41	3.639
Corolla limb diameter, mm	s	4.6–5.3	4.96 ± 0.13	
Длина лопасти венчика, мм	b	2.0–3.1	2.61 ± 0.18	3.324
Corolla blade length, mm	s	1.8–2.1	2.00 ± 0.05	
Ширина лопасти венчика, мм	b	1.2–1.7	1.39 ± 0.11	1.473
Corolla blade width, mm	s	1.2–1.3	1.23 ± 0.03	
Длина тычиночных нитей, мм	b	1.2–1.5	1.33 ± 0.07	1.941
Length of filaments, mm	s	1.2–1.3	1.19 ± 0.02	
Длина свободных частей тычиночных нитей, мм	b	0.35–0.40	0.37 ± 0.01	6.455
Length of free parts of filaments, mm	s	0.25–0.30	0.27 ± 0.01	
Длина пыльника, мм	b	0.65–0.75	0.69 ± 0.02	1.388
Anther length, mm	s	0.55–0.70	0.65 ± 0.02	
Ширина пыльника, мм	b	0.33–0.40	0.37 ± 0.01	1.000
Anther width, mm	s	0.28–0.38	0.35 ± 0.02	
Полярная ось пыльцевых зерен, мкм	b	16.2–21.3	19.6 ± 1.03	0.207
Polar axis of pollen grains, mkm	s	15.9–21.1	19.3 ± 1.02	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм	b	16.4–20.8	18.9 ± 0.94	0.558
Equatorial diameter of pollen grains, mkm	s	16.1–20.2	18.2 ± 0.83	
Фертильность пыльцы, %	b	93.5–98.1	96.5 ± 2.7	0.303
Pollen fertility, %	s	92.1–97.4	95.3 ± 2.9	
Длина завязи, мм	b	0.5–0.9	0.76 ± 0.07	5.073
Length of ovary, mm	s	0.4–0.5	0.41 ± 0.02	
Ширина завязи, мм	b	0.6–1.1	0.94 ± 0.08	4.339
Width of ovary, mm	s	0.5–0.7	0.55 ± 0.04	
Длина стилодия, мм	b	0.45–0.88	0.72 ± 0.07	8.805
Style length, mm	s	0.05–0.15	0.11 ± 0.02	
Диаметр рыльца, мм	b	0.13–0.28	0.22 ± 0.02	6.183
Stigma diameter, mm	s	0.05–0.08	0.07 ± 0.01	
Длина лопасти нектарника, мм	b	0.23–0.43	0.32 ± 0.03	0.889
Nectary lobe length, mm	s	0.20–0.35	0.28 ± 0.03	
Высота лопасти нектарника, мм	b	0.15–0.30	0.20 ± 0.03	1.061
Nectary lobe height, mm	s	0.13–0.20	0.17 ± 0.01	

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

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

покрыто при созревании сосочками. Рыльца в начале цветения цветка спрятаны глубоко в трубке венчика, позже столбик и стилодии удлиняются, и рыльца располагаются почти на уровне пыльников. Созревшие рыльца обоеполых цветков всегда окрашивались слабым раствором перманганата калия в бурый цвет.

Нектарники внутрицветковые, располагаются над завязью в виде массивного диска, разделенного на 2 лопасти, расположенных медианно.

Кроме описанной выше мерности обоеполых цветков *G. odoratum* встречаются и аномальные формы, которые условно можно разделить на три типа. 1) Цветки с тремя лопастями венчика и тремя тычинками. 2) Цветки с пятью лопастями венчика и пятью тычинками. 3) Цветки с шестью лопастями венчика и пятью тычинками. Во всех этих отклоняющихся по числу частей цветка форм мерность гинецея всегда оставалась без изменений.

Тычиночные цветки по строению и мерности околоцветника и андроеца не отличаются от обоеполых цветков. Гинецей в тычиночных цветках крайне редуцирован, но сохраняются его рудименты в виде стерильных рылец и очень коротких стилодиев. Проверка по методу Робинсона (Robinson, 1924) выявила, что поверхность редуцированных рылец тычиночных цветков никогда не изменяла своей окраски под действием слабого раствора перманганата калия. Визуально обоеполые и тычиночные цветки различаются тем, что в первых хорошо заметны две лопасти рыльца на уровне зева венчика, у вторых — они глубоко спрятаны и едва заметны на верхушке завязи.

Размерные различия обоеполых и тычиночных цветков. Обоеполые и тычиночные цветки различаются не только по степени развитости гинецея, но и размерами своих частей (табл. 1). Выделяются две группы параметров. К первой группе отнесены признаки (8 из 18 изученных), значения которых достоверно больше у обоеполых цветков: длина трубки венчика, диаметр отгиба венчика, длина лопасти венчика и др. Вторую группу составляют признаки (10 из 18), по которым обоеполые и тычиночные цветки статистически не различаются: диаметр трубки венчика, ширина лопасти венчика, длина тычиночных нитей и др.

Расположение обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценциях. Для семейства Rubiaceae характерно образование монотелических синфлоресценций (Weberling, Troll, 1998). У видов рода *Galium* развиваются монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы, у которых верхние паракладии представлены цимами (дихазии), нижние — тирсами паракладиев, а переход между этими двумя зонами постепенный (терминология в понимании Troll, 1969). Структурные единицы тирсов — дихазии очень часто с элементами редукции. У *G. odoratum*

зона обогащения синфлоресценции может включать до трех узлов. Степень разветвления синфлоресценции в условиях Московской области не превышала четырех порядков. Тычиночные цветки у андромоноэцичных особей располагаются только на побегах IV порядка.

Общее число цветков в синфлоресценциях *G. odoratum* в ЦП 1 варьировало от 9 до 15 шт., в ЦП 2 и ЦП 3 — от 23 до 35 шт. В ЦП 1 в локусах с повышенной степенью освещенности (до 60% от общей освещенности) у особей доля тычиночных цветков колебалась от 12 до 30%. У особей в ЦП 2 и ЦП 3 наблюдалось постепенное уменьшение венчика и его частей и разная степень выраженности гинецея у обоеполых цветков, расположенных на побегах разных порядков в синфлоресценции. У цветков на побегах I и II порядков отмечены наиболее крупные размеры структурных элементов венчика и наибольшее развитие всех частей гинецея, что выражалось в максимальных показателях завязей, столбиков, стилодиев и рылец. С увеличением порядка ветвления побегов до IV размерные показатели венчика женских генеративных частей обоеполых цветков несколько снижались. Сравнение показателей частей цветков, расположенных на побегах разных порядков, показало отсутствие достоверных различий между ними. Однако, при этом у всех обоеполых цветков на побегах разных порядков ветвления поверхность рылец всегда окрашивалась в бурый цвет под действием слабого раствора перманганата калия.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в условиях повышенной освещенности (неблагоприятные условия) у *G. odoratum* на особях, кроме обоеполых цветков, образуются тычиночные, развивающиеся на побегах самых высоких порядков ветвления. Следовательно, как и ряд других представителей рода *Galium*, этот вид относится к андромоноэцичным растениям.

В трибе Rubieae представлены три половые формы: диэция, андромоноэция и гермафродитизм (Schumann, 1891; Chen et al., 2021). Первоначально была выдвинута гипотеза о том, что диэция в этой трибе могла возникнуть из гермафродитизма через стадию андромоноэции (Puff, 1986; Robbrecht, 1988). Однако позднее молекулярно-филогенетические исследования показали (Soza, Olmstead, 2010), что андромоноэция в этой трибе — конечная стадия развития половой дифференциации, а не промежуточный этап перехода к двудомности. К сожалению, сведения о характере проявления андромоноэции у видов как этой трибы, так и в целом всего семейства Rubiaceae крайне немногочисленны. В единичных исследованиях авторы отмечают, что тычиночные цветки мельче, чем обоеполые (Schumann, 1891; Puff,

1986; Puff et al., 2005; Wong et al., 2019). У андромоноэичных *Cruciata laevipes* Opiz. и видов рода *Valantia* L. тычиночные цветки формируются в тирсах только на побегах самых высоких порядков ветвления (Schulz, 1888; Schumann, 1891; Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2016). Большинство исследователей указывают, что рудименты органов противоположного пола характерны для однополых цветков у представителей сем. Rubiaceae с разными формами половой дифференциации (Schulz, 1888; Knuth, 1898; Robbrecht, 1988; Wong et al., 2019; Chen et al., 2021).

Из-за крайней отрывочности сведений о характере проявления андромоноэичности у представителей семейства Rubiaceae можно обратиться к другим таксонам цветковых растений, обладающих этой половой формой. Как показывает анализ литературы, ряд авторов предполагает, что существуют как минимум две группы андромоноэичных растений, различающихся по времени остановки развития женских генеративных структур в тычиночных цветках и степени влияния факторов окружающей среды на соотношение обоеполых и тычиночных цветков у особей. У первой группы андромоноэичных растений очень рано в морфогенезе тычиночных цветков происходит ингибирование развития гинецея, а доля тычиночных цветков, как выяснили исследователи, не зависит от внешних условий (Tucker, 1991; Zimmerman et al., 2013). Ко второй группе отнесены виды, у которых супрессия развития гинецея происходит на поздних стадиях морфогенеза тычиночных цветков как ответная реакция на разные факторы окружающей среды (Beavon, Chapman, 2011; Ajani et al., 2016; Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2016).

Характер изменений размеров венчика и гинецея у обоеполых цветков в синфлоресценциях и образование тычиночных цветков при неблагоприятных условиях (повышенная освещенность) позволяет отнести *G. odoratum* ко второй группе андромоноэичных растений. В оптимальных для этого вида условиях освещения наблюдается градиент в значениях показателей венчика и гинецея у обоеполых цветков с увеличением порядка побега, что, скорее всего, обусловлено поступлением меньшего количества пластических веществ в развивающиеся цветки на побегах самых высоких порядков (Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010). У андромоноэичных особей *G. odoratum* обоеполые цветки развиваются на побегах I–III порядков, тычиночные цветки — только на побегах IV порядка. Состояние гинецея тычиночных цветков позволяет предположить, что ингибирование его развития происходит относительно поздно в морфогенезе. Таким образом, возможно, что появление тычиночных цветков у *G. odoratum* представляет собой ответную реакцию вида на неблагоприятные условия, связанные с повышенной освещенностью отдельных его скоплений в ЦП 1.

Пониженная жизненность особей в локусах ЦП 1 при высокой степени освещенности, выражающаяся в значительном уменьшении длины генеративных побегов и числа цветков в синфлоресценциях, видимо приводит к еще большему снижению количества поступающих пластических веществ на развитие цветков, расположенных на побегах самых высоких порядков ветвления. Затраты растений на формирование обоеполых и однополых цветков различаются, при этом обоеполые цветки — самые “экономически” выгодные (Jong et al., 2008). Тем не менее, при ограниченности ресурсов растения иногда вынуждены образовывать однополые цветки. Чаще развиваются тычиночные цветки, чем пестичные, поскольку последние в конце концов могут формировать плоды и семена, на которые затрачивается большое количество пластических веществ.

Сходная ситуация отмечается исследователями у представителей семейства Arianseae. Во-первых, у ряда андромоноэичных видов из разных родов в двойных и простых зонтиках наблюдается следующий переход: типично обоеполые краевые цветки — срединные обоеполые цветки с несколько уменьшенными размерами венчика и функционирующего гинецея — мелкие центральные тычиночные цветки с рудиментами нефункционирующего гинецея. Во-вторых, у особей пониженной жизненности в неблагоприятных условиях (вызванных влиянием разных экологических факторов) тычиночные цветки появляются на побегах более низких порядков, чем у особей средней и высокой жизненности в благоприятных условиях окружающей среды. В-третьих, обоеполые цветки заметно крупнее тычиночных цветков, особенно это отчетливо проявляется, когда тычиночные цветки располагаются на побегах более высоких порядков ветвления, чем обоеполые (Demyanova, 1995; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin et al., 2019, 2021, 2022).

ВЫВОДЫ

1. В оптимальных для *Galium odoratum* условиях освещения (до 15% от полного солнечного света) особи образуют только обоеполые цветки. В песчаных условиях (до 60% от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки.

2. Обоеполые цветки *G. odoratum* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроее и димерные в гинецее. Тычиночные цветки по строению и мерности околоцветника и андроее не отличаются от обоеполых цветков. Гинецей в тычиночных цветках крайне редуцирован, но сохраняются его рудименты в виде стерильных рылец и очень коротких стилодиев.

3. По таким параметрам как длина трубки венчика, диаметр его отгиба, длина его лопасти, длина свободных частей тычиночных нитей, длина и ширина завязи, длина стилодия и диаметр рыльца обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные.

4. У *G. odoratum* развиваются монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы. Тычиночные цветки у андромоноэтических особей располагаются только на побегах IV порядка, и их доля варьирует от 12 до 30%.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ajani Y., Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. 2016. Pattern of floral development in Apiaceae–Apioidae. — *Flora*. 221: 38–45.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004>
- Anderson W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. — *Taxon*. 22 (5/6): 537–542.
<https://doi.org/10.2307/1218628>
- Baker H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. — *J. West African Sci. Assn.* 4: 9–24.
- Bawa K.S., Beach J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. — *Am. J. Bot.* 70 (9): 1281–1288.
<https://doi.org/10.2307/2443418>
- Beavon M.A., Chapman H.M. 2011. Andromonoecy and high fruit abortion in *Anthonotha noldeae* in a West African montane forest. — *Plant Syst. Evol.* 296 (3): 217–224.
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0488-1>
- Bir Bahadur. 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. — *Osmania University J. Sci.* 4: 207–238.
- Chen T., Zhu H., Chen J., Taylor C.M., Ehrendorfer F., Lantz H., Funston A.M., Puff C. 2021. — In: *Flora of China*. 19: 57–368. Beijing, St. Louis.
- Dempster L.T. 1973. The polygamous species of the genus *Galium* (Rubiaceae), section *Lophogalium*, of Mexico and southwestern United States. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* 64: 1–36.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодизии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70 (10): 1289–1301.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1995. К изучению антрологии и полового полиморфизма *Seseli ledebourii* G. Don fil. (Umbelliferae). — *Вестн. Перм. ун-та. Биология*. 1: 45–54.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — *Бот. журн.* 96 (10): 1297–1315.
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. 2018. Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and world-wide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). — *PLoS ONE*. 13 (12): e0207615.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207615>
- Ellenberg H. 1974. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Göttingen. 97 s.
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. — *N. Z. J. Bot.* 17 (4): 607–635.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
- [Godin] Годи́н В.Н. 2019. Распространение гинодизии в системе APG IV. — *Бот. журн.* 104 (5): 669–683.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годи́н В.Н. 2020. Распространение гинодизии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 105 (3): 236–252.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- [Godin et al.] Годи́н В.Н., Архипова Т.В., Яламова Ж.И. 2021. Проявление полового полиморфизма в цветках *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) в Московской области. — *Бот. журн.* 106 (6): 540–555.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621060053>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — *Tomsk State Univ. J. Biol.* 58: 96–112.
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- [Godin] Годи́н В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. 2019. Андромоноэция у *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae) в Московской области. — *Вест. Томск. гос. ун-та. Биология*. 45: 47–68.
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Goldberg E.E., Otto S.P., Vamasi J.C., Mayrose I., Sabath N., Ming R., Ashman T.-L. 2017. Macroevolutionary synthesis of flowering plant sexual systems. — *Evolution*. 71 (4): 898–912.
<https://doi.org/10.1111/evo.13181>
- Halford D.A., Ford A.J. 2009. Two new species of *Morinda* L. (Rubiaceae) from north-east Queensland. — *Austrobaileya*. 8 (1): 81–90.
<https://doi.org/10.2307/41739110>
- Jong de T.J., Shmida A., Thuijsman F. 2008. Sex allocation in plants and the evolution of monoecy. — *Evol. Ecol. Res.* 10 (8): 1087–1109.
- [Клеоров] Клеоров Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев. 352 с.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 s.
- [Kurnayev] Курнаев С.Ф. 1980. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М. 316 с.
- Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. — *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zürich*. 64. 1–208.
- Naiki A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. — *Plant Species Biol.* 27 (1): 3–29.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
- Naghiloo S., Classen-Bockhoff R. 2016. Developmental analysis of merosity and sexual morphs in Rubiaceae: a

- case study in *Rubia* and *Cruciata*. — *Flora*. 222: 52–59.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.03.010>
- [Pobedimova] Победимова Е.Г. 1958. Род 1392. Подмаренник — *Galium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 23. М., Л. С. 287–381.
- Puff C. 1978. The genus *Galium* L. (Rubiaceae) in Southern Africa. — *J. S. Afr. Bot.* 44 (3): 203–279.
- Puff C. 1986. A biosystematic study of the African and Madagascan Rubiaceae-Anthospermeae. — *Plant Syst. Evol. Suppl.* 3: 1–535.
<https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8851-4>
- Puff C., Chayamarit K., Chamchumroon V. 2005. Rubiaceae of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok. 245 p.
- Puff C., Robbrecht E., Buchner R., De Block P. 1996. A survey of secondary pollen presentation in the Rubiaceae. — *Opera Bot. Belg.* 7: 369–402.
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — *Plant Divers. Evol.* 128 (1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Robbrecht E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. — *Opera Bot. Belg.* 1: 1–272.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I.* 133 (7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Schönbeck-Temesy E., Ehrendorfer F. 1987. The vicarious differentiation of the alpine *Galium serpylloides* group (Rubiaceae), endemic to the W. Himalaya. — *Plant Syst. Evol.* 155 (1/4): 77–87.
<https://doi.org/10.1007/BF00936291>
- Schulz A. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. — *Bibl. Bot.* 10: 1–105.
- Schumann K. 1891. Rubiaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 4 (4). Leipzig. P. 1–156.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York. 937 p.
- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010. Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). — *Am. J. Bot.* 97 (10): 1630–1646.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000130>
- Stevens P.F. 2021. APweb — www.mobot.org/MOBOT/research/APweb
- Thompson I.R. 2009. A revision of *Asperula* and *Galium* (Rubiaceae: Rubiaceae) in Australia. — *Muelleria*. 27 (1): 36–112.
<https://doi.org/10.5962/p.291946>
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 s.
- Tucker S.C. 1991. Helical floral organogenesis in *Gleditsia*, a primitive caesalpinoid legume. — *Am. J. Bot.* 78 (8): 1130–1149.
<https://doi.org/10.2307/2444901>
- Weberling F., Troll W. 1998. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. B. II. T. 2. Jena. 483 s.
- Wong K.M., Turner I.M., Wang R., Harwood B., Seah W.W., Ng X.Y., Lim R.C.J., Lua H.K., Mahyuni R. 2019. Rubiaceae. — In: *Flora of Singapore*. Vol. 13. Singapore. P. 1–358.
<https://doi.org/10.26492/fos13.2019-01>
- Zimmerman E., Prenner G., Bruneau A. 2013. Floral morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious legume. — *Int. J. Plant Sci.* 174 (2): 154–160.
<https://doi.org/10.1086/668789>

ANDROMONOECY IN *GALIAM ODORATUM* (RUBIACEAE)

V. N. Godin

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

The manifestation of sexual polymorphism in the sweet woodruff *Galium odoratum* was studied in the Moscow region during 2021–2023. The plant is a common perennial herbaceous, long-rhizome, polycarpic sciophyte. We find that at low illumination (less than 15% of total sunlight) only perfect flowers are formed. With increasing illumination (to up to 60% of full sunlight in clear weather), both perfect and staminate flowers are formed on individual plants. The perfect flowers of *G. odoratum* are complete, actinomorphic, tetra-cyclic, and heteromeric. In contrast, in staminate flowers the gynoecium is reduced, but its rudiments are preserved in the form of sterile stigmas and very short stylodia. Perfect flowers are significantly larger than staminate ones. The inflorescence in *G. odoratum* is a panicle-shaped monotelic, heterocladiol, conjunctive thyrus. Staminate flowers in andromonoecious individuals are located only on shoots of order IV, and their proportion varies from 12% to 30%. We finally discuss the possible reasons for the manifestation of andromonoecy in flowering plants under the influence of various environmental factors.

Keywords: *Galium odoratum*, andromonoecy, degree of illumination

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Ajani Y., Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. 2016. Pattern of floral development in Apiaceae-Apioideae. — *Flora*. 221: 38–45.
https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004
- Anderson W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. — *Taxon*. 22 (5/6): 537–542.
https://doi.org/10.2307/1218628
- Baker H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. — *J. West African Sci. Assn.* 4: 9–24.
- Bawa K.S., Beach J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. — *Am. J. Bot.* 70 (9): 1281–1288.
https://doi.org/10.2307/2443418
- Beavon M.A., Chapman H.M. 2011. Andromonoecy and high fruit abortion in *Anthonotha noldeae* in a West African montane forest. — *Plant Syst. Evol.* 296 (3): 217–224.
https://doi.org/10.1007/s00606-011-0488-1
- Bir Bahadur. 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. — *Osmania University J. Sci.* 4: 207–238.
- Chen T., Zhu H., Chen J., Taylor C.M., Ehrendorfer F., Lantz H., Funston A.M., Puff C. 2021. — In: *Flora of China*. 19: 57–368. Beijing, St. Louis.
- Dempster L.T. 1973. The polygamous species of the genus *Galium* (Rubiaceae), section *Lophogalium*, of Mexico and southwestern United States. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* 64: 1–36.
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 1995. The study of anthecology and sexual polymorphism *Seseli ledebourii* G. Don fil. (Umbelliferae). — *Bull. Perm Univ. Biol.* 1: 45–54 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — *Bot. Zhurn.* 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schnee-weiss G.M. 2018. Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and world-wide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). — *PLoS ONE*. 13 (12): e0207615.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207615
- Ellenberg H. 1974. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Göttingen. 97 s.
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. *Organographia illustrata plantarum vascularum*. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. — *N. Z. J. Bot.* 17 (4): 607–635.
https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — *Bot. Zhurn.* 104 (5): 669–683 (In Russ.).
https://doi.org/10.1134/S0006813619050053
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 236–252 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/S0006813620030023
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Ialamova J.I. 2021. Expression of sexual polymorphism in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) inflorescences in Moscow Region. — *Bot. Zhurn.* 106 (6): 540–555 (In Russ.).
https://doi.org/10.31857/S0006813621060053
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — *Tomsk State University Journal of Biology*. 58: 96–112.
https://doi.org/10.17223/19988591/58/5
- Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. 2019. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 45: 47–68 (In Russ.).
https://doi.org/10.17223/19988591/45/3
- Goldberg E.E., Otto S.P., Vamasi J.C., Mayrose I., Sa-bath N., Ming R., Ashman T.-L. 2017. Macroevolutionary synthesis of flowering plant sexual systems. — *Evolution*. 71 (4): 898–912.
https://doi.org/10.1111/evo.13181
- Halford D.A., Ford A.J. 2009. Two new species of *Morinda* L. (Rubiaceae) from north-east Queensland. — *Austrobaileya*. 8 (1): 81–90.
https://doi.org/10.2307/41739110
- Jong de T.J., Shmida A., Thuijsman F. 2008. Sex allocation in plants and the evolution of monoecy. — *Evol. Ecol. Res.* 10 (8): 1087–1109.
- Kleopov Yu.D. 1990. *Analiz flory shirokolistvennykh lesov Yevropeyskoy chasti SSSR* [Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Kiev. 352 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 s.
- Kurnayev S.F. 1980. *Tenevyye shirokolistvennyye lesa Russkoy ravniny i Urala* [Shadow broad-leaved forests of the Russian Plain and the Urals]. Moscow. 315 p. (In Russ.).
- Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. — *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zürich*. 64. 1–208.
- Naiki A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. — *Plant Species Biol.* 27 (1): 3–29.
https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x
- Naghiloo S., Classen-Bockhoff R. 2016. Developmental analysis of merosity and sexual morphs in Rubiaceae: a case study in *Rubia* and *Cruciata*. — *Flora*. 222: 52–59.
http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.03.010
- Pobedimova E.G. 1958. Genus 1392. *Galium* L. — In: *The flora of the USSR*. Vol. 23. Moscow, Leningrad. P. 287–381 (In Russ.).
- Puff C. 1978. The genus *Galium* L. (Rubiaceae) in Southern Africa. — *J. S. Afr. Bot.* 44 (3): 203–279.
- Puff C. 1986. A biosystematic study of the African and Madagascan Rubiaceae-Anthospermeae. — *Plant Syst. Evol. Suppl.* 3: 1–535.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8851-4

- Puff C., Chayamarit K., Chamchumroon V. 2005. Rubiaceae of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok. 245 p.
- Puff C., Robbrecht E., Buchner R., De Block P. 1996. A survey of secondary pollen presentation in the Rubiaceae. — *Opera Bot. Belg.* 7: 369–402.
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — *Plant Divers. Evol.* 2010. 128 (1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Robbrecht E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. — *Opera Bot. Belg.* 1: 1–272.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133 (7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Schönbeck-Temesy E., Ehrendorfer F. 1987. The vicarious differentiation of the alpine *Galium serpylloides* group (Rubiaceae), endemic to the W. Himalaya. — *Plant Syst. Evol.* 155 (1/4). 77–87.
<https://doi.org/10.1007/BF00936291>
- Schulz A. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. — *Bibl. Bot.* 10: 1–105.
- Schumann K. 1891. Rubiaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 4 (4). Leipzig. P. 1–156.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010. Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). — *Am. J. Bot.* 97 (10): 1630–1646.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000130>
- Stevens P.F. 2021. APweb — www.mobot.org/MOBOT/research/APweb
- Thompson I.R. 2009. A revision of *Asperula* and *Galium* (Rubiaceae: Rubiaceae) in Australia. — *Muelleria*. 27 (1): 36–112.
<https://doi.org/10.5962/p.291946>
- Troll W. 1969 Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 s.
- Tucker S.C. 1991. Helical floral organogenesis in *Gleditsia*, a primitive caesalpinoid legume. — *Am. J. Bot.* 78 (8): 1130–1149.
<https://doi.org/10.2307/2444901>
- Weberling F., Troll W. 1998. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. B. II. T. 2. Jena. 483 s.
- Wong K.M., Turner I.M., Wang R., Harwood B., Seah W.W., Ng X.Y., Lim R.C.J., Lua H.K., Mahyuni R. 2019. Rubiaceae. — In: Flora of Singapore. Vol. 13. Singapore. P. 1–358.
<https://doi.org/10.26492/fos13.2019-01>
- Zimmerman E., Prenner G., Bruneau A. 2013. Floral morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious legume. — *Int. J. Plant Sci.* 174 (2): 154–160.
<https://doi.org/10.1086/668789>

СООБЩЕНИЯ

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ТОСНЕНСКОГО РАЙОНА (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ): СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И АНАЛИЗ

© 2023 г. Н. Т. Саидов^{1,*}, Г. Ю. Конечная^{1,**}, А. В. Леострин^{1,2,***}

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

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

*e-mail: nsaidov@binran.ru

**e-mail: gkonechnaya@binran.ru

***e-mail: aleostirin@binran.ru

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 30.08.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

В статье приведены результаты анализа флоры Тосненского района Ленинградской области, основанного на первой полной инвентаризации сосудистых растений этой территории. Сбор данных был проведен с привлечением важнейших гербарных коллекций, литературных и открытых сетевых источников, а также на основе собственных маршрутных полевых исследований. Установлено, что флора сосудистых растений Тосненского района насчитывает 874 вида (706 аборигенных, 36 археофитов, 131 неофит, 1 вид неопределенного статуса) из 389 родов, 95 семейств. Обнаружено 43 новых для исследуемой территории вида, в том числе *Euphrasia micrantha* Rchb. — новый для флоры Ленинградской области. Семейства Asteraceae, Сурегасеae, Роасеae являются крупнейшими по числу аборигенных видов, а Brassicaceae — ведущее по числу неофитов. В аборигенной флоре доминируют виды лесных местообитаний (55.3%), большая часть чужеродных видов была обнаружена на придорожных участках (42.7%). Большинство местных видов (30.5%) имеют евразийский ареал; среди неофитов широко представлены североамериканские (20.8%) и европейско-западноазиатские (20%) виды. Многолетние травы преобладают как среди аборигенных видов, так и среди чужеродных (72.9% и 54.2% соответственно). Отмечена относительно низкая доля неофитов во флоре (15% всего видового состава), что может быть связано с невысокой плотностью транспортных путей. Среди них преобладают эфемерофиты (45.0%) и натурализовавшиеся виды (52.7%), из которых к инвазионным видам отнесено 10.7%. Приведены сведения о местах произрастания 42 охраняемых видов, в числе которых занесенные в Красную книгу РФ *Isoetes echinospora* Durieu, *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Nevski, *Lobelia dortmanna* L. Флора Тосненского района — репрезентативно инвентаризованная флора административного района Ленинградской области.

Ключевые слова: анализ флоры, Северо-Запад России, аборигенные растения, чужеродные растения

DOI: 10.31857/S0006813623090077, **EDN:** CPOKRK

Флоре Ленинградской области посвящено множество работ, как обобщающих данные по всему региону (Tzvelev, 2000; Illyustrirovannyy..., 2006), так и касающихся отдельных его частей (Rumiantseva, Ivanova, 1998; Doronina, 2007; Sorokina et al., 2010; Konechnaya, Shipilina, 2013; Glazkova et al., 2020 и др.). Несмотря на это, обобщения флористических данных по административным районам области в большинстве случаев отсутствуют. Исследуемые территории часто приурочены к естественным выделам без учета административно-территориального деления: это характерно как для масштабных обобщающих работ (Tzvelev, 2000), так и для частных, более локальных,

связанных с отдельными ООПТ (Spasskaya, Orlova, 1993; Morozova, Sorokina, 2006; Doronina, 2011) или долинами рек (Medvedeva, Sorokina, 2005; Sorokina et al., 2010).

Совокупность материалов по флоре Ленинградской области позволяет говорить о высокой степени изученности территории с точки зрения таксономического состава. Одновременно с этим, при рассмотрении отдельных районов с учетом данных коллекций гербарных фондов Санкт-Петербурга (LE, LECB) и информации из Определителей (Tzvelev, 2000; Illyustrirovannyy..., 2006), выявляется существенное количество “белых пятен” — участков, где не проводились поле-

вые исследования, или информация по ним была утеряна или требует актуализации. Это справедливо и для территории Тосненского района, где, ввиду отсутствия обобщающих исследований, представление о флоре можно получить, основываясь только на материалах, связанных с ООПТ (Kozachkova, 1995; Egorov, 1999) или гербарных сборах из мест, непосредственно приуроченных к транспортной инфраструктуре (сборы Ю.Д. Гусева в 1970-х гг. и др.) и населенным пунктам (сборы студентов и преподавателей ЛГУ [СПбГУ] в пос. Ульяновка и окрестностях во время летней полевой практики).

В связи с этим цель настоящей работы — инвентаризация флоры сосудистых растений Тосненского района с последующим анализом данных для получения представлений о ее современном состоянии и динамике.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследуемая территория. Тосненский район — один из центральных районов Ленинградской области, расположенный к юго-востоку от Санкт-Петербурга. Площадь района, включая административный центр — город Тосно, составляет 3655.97 км².

Рельеф территории преимущественно плоско-равнинный, при этом большая часть Тосненского района располагается на Путиловском плато. По берегам рек отмечаются выходы ордовикских известняков. На юго-востоке исследуемой территории, по долине реки Тигоды, плато сменяется Ильмень-Волховской низменностью (Darinskii, 1975). В северной части района преобладают торфяные и торфяно-подзолисто-глеевые почвы. На юге — средне- и сильноподзолистые почвы (Rochvy..., 1973).

Тосненский район расположен в подзоне южной тайги. Большая его часть покрыта вторичными хвойными и хвойно-мелколиственными лесами, где преобладающей лесобразующей породой является *Picea abies* с примесью *Pinus sylvestris*. Наиболее часто встречающийся тип леса — ельник чернично-зеленомошный.

Согласно данным второй половины XX века (Darinskii, 1975) облесенность рассматриваемой территории составляла 63%, болотами было занято — 12.5%. Однако в результате выделения Кировского района Ленинградской области площадь Тосненского района сократилась, и сегодня, по нашим оценкам, основанным на полевых исследованиях и работе с картами, лесами занято до 50% территории, а на заболоченные участки и верховые болота приходится до 20%.

В Тосненском районе имеются три особо охраняемые природные территории регионального значения, суммарно занимающие площадь

292 км² (8% от всей исследуемой территории): комплексный заказник “Лисинский”, комплексный памятник природы “Саблинский”, гидрологический заказник “Глебовское болото”.

История изучения флоры Тосненского района. Несмотря на то, что флора Санкт-Петербурга и Ленинградской области (в прошлом — Петербургской губернии) изучалась еще в XVIII веке, начиная с трудов И.Х. Буксбаума, И.Г. Сигезбека, С.П. Крашенинникова, Д. де Гортера (Opredelitel'..., 1981), первые достоверно известные работы, включающие материалы флоры территории современного Тосненского района (в прошлом — восточной части Царскосельского уезда Петербургской губернии), датируются второй половиной XIX века (Ruprecht, 1860; Meinshausen, 1878). Также сохранились гербарные образцы, собранные в то время на рассматриваемой территории, в их числе: *Carex tenuiflora* Wahlenb., колл. Klinge, 1853 (LE); *Dianthus arenarius* L., колл. A. Regel, R. Regel, 1858 (LECB); *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó, колл. Meinshausen, 1862 (LE); *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman и *Epipogium aphyllum* Sw., колл. Комаров, 1891 (LE); *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, колл. Пуринг, 1896 (KFTA, LE).

После выхода статьи А.Н. Бекетова (Beketov, 1870) о состоянии изученности петербургской растительности в конце XIX — начале XX веков организуется планомерное изучение флоры Петербургской, Новгородской, Псковской губерний (Bubyeva, Byalt, 2015). Согласно гербарным коллекциям, флористические исследования этого периода затрагивают и современную территорию Тосненского района, главным образом берега рек Тосны и Тигоды (сборы В.Л. Комарова 1890-х гг. и др.), дер. Лисино — соврем. пос. Лисино-Корпус, где был основан корпус Лисинского учебного лесничества — соврем. Лисинский лесной колледж (сборы И.Г. Борщова в 1872 г., Н.И. Пуринга в 1890-х гг. и др.), дер. Саблино — соврем. пос. Ульяновка, где велись разработки карьеров по добыче известняка (сборы О.М. Неймарка в 1924 г., И.Х. Блюменталю в 1927 г. и др.), и другие населенные пункты (сборы Н.Ф. Гончарова в 1929 г., Ю.Д. Цинзерлинга в 1932 г. и др.). В этот период были отмечены такие редкие на рассматриваемой территории виды как *Botrychium virginianum* (L.) Sw., *Lathraea squamaria* L., *Primula farinosa* L., *Carex tenuiflora* Wahlenb., *Potamogeton rutilus* Wolfg., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Danthonia decumbens* (L.) DC. (*Sieglingia decumbens* (L.) Bernh.) и др. Результатом масштабных исследований обозначенного периода стала сводка по растительному покрову Северо-Запада европейской части СССР (Tsinkerling, 1934).

С конца 40-х годов XX века в поселке Ульяновка Тосненского района на научно-исследовательской

базе Ленинградского государственного университета ведется активная работа по изучению флоры территории нынешнего памятника природы регионального значения “Саблинский”. В гербарных коллекциях СПбГУ — на кафедре ботаники биологического факультета (LECB) и кафедры биогеографии и охраны природы Института наук о Земле (SPSU) — имеется более 5000 образцов того времени (Gannibal, Korchagina, 2012), собранных преподавателями и студентами в окрестностях устья р. Саблинки. В числе этих сборов такие нечасто встречающиеся виды как *Thymus pulegioides* L. (колл. Марковская, 1948), *Anthemis arvensis* L. (колл. Петровская, 1949); *Camelina microcarpa* Andr. ex DC. (колл. Белякова, Морозова, 1952); *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt (колл. Семёнова, 1952); *Lepidium draba* L. (*Cardaria draba* (L.) Desv.) (колл. Флоровская, 1955) и др. В результате обобщения и уточнения данных по флоре этой территории в рамках курсовой работы на кафедре ботаники СПбГУ под научным руководством Е.В. Барановой были подготовлены материалы по флоре памятника природы “Саблинский” (Kozachkova, 1995).

В 90-е годы XX века были проведены исследования флоры Лисинского учебно-опытного лесхоза, в результате которых были опубликованы материалы по сосудистым растениям западной части Тосненского района, главным образом, произрастающим на территории государственного природного заказника “Лисинский” (Egorov, Titov, 1997; Egorov, 1999). Опубликованные данные учитывают как полевые исследования 1993–1997 гг., так и материалы гербарных коллекций, в том числе и Гербария им. И.П. Бородина Санкт-Петербургского лесотехнического университета (KFTA).

Результаты флористических исследований, проводившихся в период с 1970 по 2000 год на территории Ленинградской области в целом и Тосненского района в частности, были представлены в Определителе сосудистых растений Северо-Западной России (Tzvelev, 2000) и Красной книге Ленинградской области (Krasnaya..., 2000). За обозначенный период ботаниками — Н.Н. Цвелёвым, А.О. Хааре, Г.Ю. Конечной, Ю.Д. Гусевым, Л.В. Аверьяновым, Н.И. Гольцовой, А.Н. Сенниковым и др. — было обнаружено не менее 120 новых для флоры Тосненского района видов, включая редкие на Северо-Западе европейской части России виды: *Veratrum lobelianum* Bernh., *Carex hartmaniorum* A. Cajander, *Carex umbrosa* Host, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *Lathyrus linifolius* (Reichard) Bässler, *Astrantia major* L. и др.

В первые десятилетия XXI века в ходе работы по флоре бассейна рек Мги и Мойки (Kicheva, 2001), подготовки Иллюстрированного определителя растений Ленинградской области (Illyustrirovannyu..., 2006), сбора материалов для Красной книги Ленинградской области (Krasnaya...,

2018) были уточнены имеющиеся и получены новые данные по флоре Тосненского района: отмечены местонахождения еще 10 новых для этой территории видов, в числе которых *Luzula campestris* (L.) DC., *Eleocharis quinqueflora* (Hartmann) O. Schwarz, *Silene tatarica* (L.) Pers. и др.

Таким образом, история изучения флоры современной территории Тосненского района насчитывает более 150 лет. При этом информация о произрастающих на территории района сосудистых растениях до сих пор не обобщалась, что и определяет актуальность данной работы.

Материалы и методы исследования. В рамках данной работы полевые исследования проводились с 2016 по 2022 год. За это время было собрано более 600 гербарных образцов, главным образом это растения, вызывающие трудности при определении, а также некоторые редкие, охраняемые и чужеродные виды. Большая часть собранного гербарного материала хранится в Гербарии СПбГУ (LECB), дублиеты по некоторым видам переданы в Гербарий БИН РАН (LE).

Для каждого обнаруженного редкого и охраняемого вида при помощи GPS-навигатора (Garmin GPSMAP 62s) были отмечены координаты мест произрастания.

Хранение, анализ и визуализацию данных проводили в MS Excel 2016. При составлении перечня видов была проведена критическая ревизия гербарных коллекций (LE, LECB), учтены данные литературных источников (Egorov, Titov, 1997; Tzvelev, 2000; Illyustrirovannyu..., 2006; Krasnaya..., 2018 и др.) и платформы iNaturalist (2023).

В работе не учитывались стерильные гибриды, виды растений, отмеченные исключительно в культуре, а также широко культивируемые виды, имеющие хозяйственное значение (хлебные злаки, культурные виды пасленовых и т.п.), встречающиеся в населенных пунктах, по обочинам дорог и на железнодорожных насыпях.

Названия видов представлены в соответствии с IPNI (2023); для отдельных видов приводятся их широко используемые синонимы по данным “Определителя...” (Tzvelev, 2000). Объем семейств в работе приведен согласно современным сводкам по филогении сосудистых растений (Christenhusz et al., 2011; APG IV, 2016; PPG I, 2016). Встречаемость видов на исследуемой территории представлена в конспекте по пятибалльной шкале: “очень редко” (1–3 местонахождения); “редко” (4–6); “нередко” (7–10); “часто” (более 10 или не менее чем в половине всех подходящих местообитаний); “очень часто” (вид встречается почти на всех исследованных участках со свойственными для вида условиями). Для видов, известных на территории только по гербарным и литературным данным и не подтвержденных на-

шими полевыми исследованиями, информация о встречаемости не приводится.

Для охраняемых видов в конспекте флоры категории статуса редкости указаны по данным Красной книги Российской Федерации (далее — ККРФ) (Krasnaya..., 2008) и Красной книги Ленинградской области (далее — ККЛО) (Krasnaya..., 2018).

При анализе археофиты рассматривались совместно с аборигенными видами, неофиты — отдельно. Данный подход обусловлен существующими сложностями при выделении археофитов как группы растений, попавших на территорию Европейской России в связи с деятельностью человека в ранний исторический период, до конца XVI века (Mogozova, 2023). Мы столкнулись с недостаточностью данных при характеристике археофитов и полагаем, что для ряда видов до сих пор нельзя однозначно сказать, являются ли они археофитами на данной территории или же их следует считать аборигенными. Подход, при котором чужеродная флора анализируется без учета археофитов, широко распространен в современных работах (Rušek et al., 2003; Wasowicz et al., 2020).

Информация о жизненных формах видов для биоморфологического анализа приведена по “Флоре...” (Mayevskii, 2014). Географический анализ проводился с учетом данных схемы WGS-RPD (Brummitt, 2001), а также интернет-ресурсов: Euro+Med Plantbase (2023), POWO (2023) и GBIF (2023). При анализе чужеродной фракции флоры в азиатский тип ареала были включены более мелкие типы (сибирский, восточноазиатский и т.п.); евразийский и европейско-западноазиатский типы рассматривались отдельно, при этом в последнем учтены европейско-сибирские виды; европейский тип ареала включил все более мелкие, кроме центрально- и южноевропейского типов, представленных в анализе отдельно.

При эколого-фитоценоотическом анализе многие виды отмечались в нескольких типах местообитаний, соответственно, сумма относительных значений, выраженных в процентах, в данном анализе превышает 100%. Аналогичным образом осуществлялся биоморфологический анализ, где для одного вида могли быть характерны разные жизненные формы.

Для оценки видов чужеродной фракции флоры использовалась классификация Д.М. Ричардсона и соавторов (Richardson et al., 2000; Rušek et al., 2004), при которой чужеродные (Alien) виды были распределены на три категории: случайные или эфемерофиты (Casual) — чужеродные растения, которые могут время от времени воспроизводиться на определенной территории, при этом, не образуя цельные популяции и продолжая зависеть от повторного заноса; натурализовавшиеся (Naturalized) — чужеродные растения, сформиро-

вавшие устойчивые популяции, существующие длительное время без прямого вмешательства человека или вопреки ему; инвазионные (Invasive) — натурализовавшиеся чужеродные растения, распространяющиеся на большие территории и негативно влияющие на естественные экосистемы. Видам, степень натурализации которых не удалось определить ввиду недостаточности данных, присваивался статус “Uncertain”. Виды с неустановленным статусом (аборигенный/чужеродный) в анализе не учитывались (*Nocca caerulea* (J. Presl et C. Presl) F.K. Mey.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования установлено, что флора Тосненского района с учетом исторических и современных данных насчитывает 874 вида сосудистых растений, относящихся к 389 родам из 95 семейств. 742 вида (из 331 рода, 90 семейств) являются аборигенными (включая 36 видов археофитов), а 131 вид (из 103 родов, 37 семейств) — чужеродным (неофиты). В ходе собственных полевых исследований обнаружено 698 видов сосудистых растений, а информация о 176 видах получена из указанных выше источников.

Таксономический анализ (табл. 1) аборигенной фракции флоры показал преобладающие по числу видов семейства, являющиеся типичными для Циркумбореальной области (Takhtajan, 1978) — с тремя ведущими семействами: Asteraceae, Cyperaceae, Poaceae. В результате таксономического анализа чужеродной фракции выявлено доминирование по числу неофитов семейств Brassicaceae, Asteraceae, Poaceae, что в целом соответствует данным о чужеродной флоре Ленинградской области (Mogozova et al., 2008).

При классификации неофитов по степени натурализации (табл. 2) было выявлено, что в чужеродной флоре Тосненского района эфемерофиты и натурализовавшиеся (без учета инвазионных) виды представлены примерно в равной степени: 45 и 42% соответственно; при этом доля инвазионных видов — 10.7%. В то же время для чужеродной фракции флоры всей Ленинградской области (Mogozova et al., 2008) было показано явное преобладание эфемерофитов — 72%, что, по-видимому, связано с включением обширных данных по Санкт-Петербургу, а доля инвазионных видов составила 5.8%.

Первая оценка инвазионной флоры Северо-Запада Европейской России (Geltman, 2003) включала 22 вида. Из них половина нами была отнесена к инвазионным и в Тосненском районе. В то же время некоторые виды из этого списка либо не отмечались на исследуемой нами территории (*Xanthium strumarium* L., *Galinsoga parviflora* Cav.), либо не имели выраженных инвазионных

Таблица 1. Ведущие по числу видов семейства аборигенной и чужеродной флоры Тосненского района
Table 1. The most represented families among native and alien flora of the Tosnensky district

10 ведущих семейств по числу аборигенных видов (Top-10 families by the number of native species)		
Семейства (Families)	Абсолютное число видов, шт. (Absolute number of species)	Относительное число видов, % (Relative number of species, %)
Asteraceae	73	9.8
Cyperaceae	64	8.6
Poaceae	60	8.1
Rosaceae	45	6.1
Ranunculaceae	30	4.0
Brassicaceae	28	3.8
Caryophyllaceae	27	3.6
Fabaceae	25	3.4
Lamiaceae	22	3.0
Apiaceae	20	2.7
Всего (Total):	394	53.1
5 ведущих семейств по числу адвентивных видов (Top-5 families by the number of alien species)		
Brassicaceae	20	15.3
Asteraceae	17	13.0
Poaceae	14	10.7
Rosaceae	8	6.1
Apiaceae	7	5.3
Всего (Total):	66	50.4

Таблица 2. Классификация чужеродных видов Тосненского района по степени натурализации
Table 2. Classification of alien species of Tosnensky district by invasion status

Степень натурализации (Invasion status)	Абсолютное число видов, шт. (Absolute number of species)	Относительное число видов, % (Relative number of species, %)
Случайные (Casual)	59	45.0
Натурализовавшиеся, без учета инвазионных (Naturalized non-invasive)	55	42.0
Инвазионные (Invasive)	14	10.7
Неопределенный статус (Uncertain)	3	2.3
Всего (Total):	131	100.0

свойств (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray) и не дичали за пределами населенных пунктов (*Helianthus tuberosus* L., *Rudbeckia laciniata* L.).

По более современным данным (Vinogradova et al., 2018) во флоре Ленинградской области к инвазионным были отнесены 33 вида, включая *Reynoutria japonica* Houtt., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun, *Oxalis stricta* L. и другие виды, которые ранее (Geltman, 2003) не рассматривались в качестве инвазионных на обозначенной территории.

Помимо широко распространенных и признанных одними из самых опасных (Dgebuadze et al., 2018) во многих регионах России инвазионных видов (*Elodea canadensis* Michx., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch, *Rosa rugosa* Thunb., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Acer negundo* L., *Impatiens parviflora* DC., *Erigeron canadensis* L., *Solidago canadensis* L., *Symphytotrichum* × *salignum* (Willd.) G.L. Nesom, *Heracleum sosnowskyi* Manden.) в Тосненском районе было выявлено несколько видов, не отмеченных в качестве инвазионных на территории Ленинград-

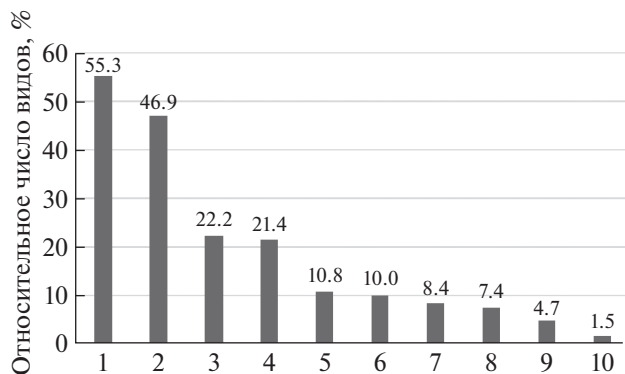


Рис. 1. Спектр местообитаний видов аборигенной фракции (включая археофиты) флоры Тосненского района (число видов — 742). 1. Леса; 2. Луга; 3. Прибрежные; 4. Обочины; 5. Населенные пункты; 6. Болота; 7. Ж.-д. насыпи; 8. Поля; 9. Водные; 10. Обнажения пород и карьеры.

Fig. 1. Distribution of native species (archaeophytes included) of Tosnensky district in habitats (number of species is 742). 1. Forests; 2. Grasslands; 3. Coastal; 4. Roadsides; 5. Settlements; 6. Mires; 7. Railways; 8. Agricultural fields; 9. Aquatic; 10. Outcrops/quarries.

ской области (Vinogradova et al., 2018), в их числе встречающиеся в граничащих с населенными пунктами лесах и на приречных территориях *Sambucus racemosa* L., *Cornus alba* L. (*Swida alba* (L.) Opiz), *C. sericea* L. (*S. sericea* (L.) Holub). При этом для указанных видов рода *Cornus* отмечается натурализация в Санкт-Петербурге (Firsov, Byalt, 2015; Byalt et al., 2019a), а для северо-восточной части Карельского перешейка *Cornus alba* L. был признан одним из активных инвазионных видов региона (Byalt et al., 2019b). Большинство инвазионных видов в Тосненском районе отмечались в лесных и луговых сообществах.

Одновременно с этим для отдельных видов (*Lepidium densiflorum* Schrad., *Sisymbrium volgense* M. Bieb. ex E. Fourn., *Oenothera biennis* L., *Oxalis stricta* L. и др.), отнесенных к инвазионным в Ленинградской области (Vinogradova et al., 2018), выраженная инвазионная активность в Тосненском районе выявлена не была — перечисленные нами виды были отнесены к натурализовавшимся. Данные особенности могут быть объяснены низким в сравнении с другими районами области уровнем развития транспортной сети, ограничивающим возможности распространения многих неофитов.

Чужеродные виды, известные в Тосненском районе только по гербарным сборам и литературным источникам (*Polygonum argyrocoleon* Steud. ex G. Kunze, *Chenopodium striatiforme* Murr, *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns et Anderb. и др.) в большинстве своем являются эфемерофитами, на исследуемой территории отмечались единично, при

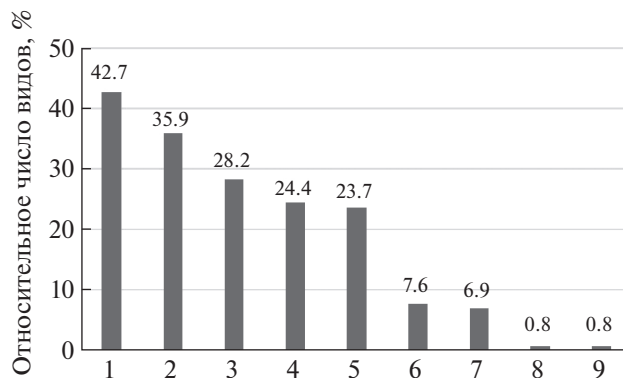


Рис. 2. Спектр местообитаний видов чужеродной фракции флоры Тосненского района (число видов — 131). 1. Обочины; 2. Населенные пункты; 3. Ж.-д. насыпи; 4. Леса; 5. Луга; 6. Прибрежные; 7. Поля; 8. Карьеры; 9. Водные.

Fig. 2. Distribution of alien species of Tosnensky district in habitats (number of species is 131). 1. Roadsides; 2. Settlements; 3. Railways; 4. Forests; 5. Grasslands; 6. Coastal; 7. Agricultural fields; 8. Quarries; 9. Aquatic.

этом места их сборов в основном связаны с железнодорожными насыпями и обочинами дорог.

Эколого-фитоценотический анализ аборигенной флоры (рис. 1) продемонстрировал преобладание лесных видов во флоре (55.3%), что обусловлено зональным положением и высокой степенью облесенности Тосненского района; аналогичный анализ чужеродной флоры (рис. 2) показал, что основная часть неофитов приурочена к нарушенным местообитаниям в пределах населенных пунктов (35.9%), к обочинам дорог и железнодорожным насыпям (42.7% и 28.2%). Данный показатель согласуется с распределением чужеродных видов Европейской России по типам местообитаний (Morozova et al., 2008) — наиболее характерными являются железные и автомобильные дороги (57%). Среди естественных типов местообитаний значительный процент чужеродных видов Тосненского района отмечался в лесных и луговых сообществах (24.4% и 21.4% соответственно).

В результате биоморфологического анализа (рис. 3) отмечено явное доминирование многолетних трав в аборигенной фракции флоры — 72.9%. Доля многолетних трав в чужеродной фракции составляет 54.2%, доля однолетних — 34.4%, при этом для спектра чужеродных флор всей Европейской России (Morozova et al., 2008) отмечается примерно равное соотношение многолетников и однолетников: 35.4% и 39.2% соответственно. Данные различия могут обуславливаться как более северным зональным положением Тосненского района относительно других регионов Европейской России, рассмотренных в упомянутой работе, так и указанными ранее особенностями исследуемой территории (низким показателем густоты транс-

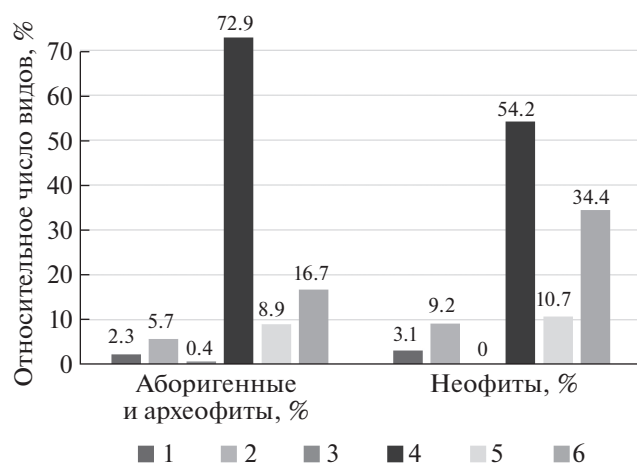


Рис. 3. Биоморфологическая структура флоры Тосненского района. Левая часть гистограммы — аборигенная фракция, включая археофиты (число видов — 742); правая часть — чужеродная фракция (число видов — 131). 1. Деревья; 2. Кустарники/кустарнички; 3. Полукустарники/полукустарнички; 4. Многолетние травы; 5. Двулетние травы; 6. Однолетние травы.

Fig. 3. Representation of life forms of the flora of Tosnensky district. Native flora, including archaeophytes, number of species is 742 (left); alien flora, number of species is 131 (right). 1. Trees; 2. Shrubs/dwarf shrubs; 3. Half-shrubs/dwarf half-shrubs; 4. Perennial herbs; 5. Biennial herbs; 6. Annual herbs.

портной сети и т.д.), которые влияют на снижение доли однолетних заносных растений.

При географическом анализе аборигенной флоры (рис. 4) были выделены 7 групп в соответствии с типами ареалов. В результате было отмечено доминирование видов с евразийским типом ареала (30.5%), среди которых широко распространены на рассматриваемой территории *Oxalis acetosella* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Populus tremula* L., *Urtica dioica* L., *Vicia cracca* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. и др.

Виды с голарктическим типом ареала составляют 27.8% всей аборигенной флоры, включая такие массово встречающиеся виды как *Epilobium angustifolium* L. (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), *Epilobium palustre* L., *Polygonum aviculare* L., *Artemisia vulgaris* L. и др.

Географический анализ чужеродной фракции (рис. 5) показал преобладание североамериканских (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Phacelia tanacetifolia* Benth., *Echinocystis lobata* Juss. и др.) и европейско-западноазиатских (*Malva moschata* L., *Saponaria officinalis* L., *Salvia verticillata* L. и др.) видов среди всех неофитов флоры — 20.8% и 20.0% соответственно. Гибридогенный вид *Sorbaronia fallax* (C.K. Schneid.) C.K. Schneid. (*Aronia* × *mitschurinii* A.K. Skvortsov et Maitul.), имеющий культигенный ареал, был исключен из данного анализа.

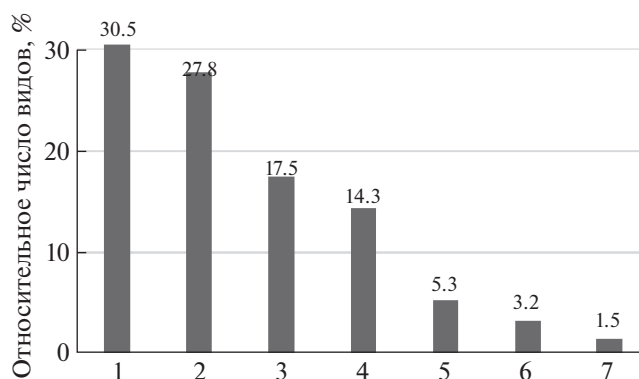


Рис. 4. Географическая структура аборигенной фракции (включая археофиты) флоры Тосненского района. 1. Евразийский; 2. Голарктический; 3. Европейский (в т.ч. восточноевропейский); 4. Европейско-западноазиатский; 5. Европейско-сибирский; 6. Плюрирегиональный; 7. Европейско-североамериканский.

Fig. 4. Geographical structure of the native flora (archaeophytes included) of Tosnensky district. 1. Eurasian; 2. Holarctic; 3. European (incl. Eastern European); 4. European-West Asian; 5. European-Siberian; 6. Pluri-regional (multiregional); 7. European-North American.

При этом, по данным О.В. Морозовой (Morozova et al., 2008), в чужеродной флоре Ленинградской области наиболее распространены виды с теми же типами ареалов: евро-западноазиатские виды составляют 22.6%, североамериканские — 17.4%.

Непосредственно в ходе наших полевых исследований обнаружено 698 видов, включая 10 охраняемых, 3 из которых занесены в ККРФ (Krasnaya..., 2008), при этом для *Isoetes echinospora* Durieu было подтверждено известное ранее место произрастания — мелководье северной части оз. Пендиковское (Illyustrirovannyy..., 2006), а для *Lobelia dortmanna* L. не только подтверждено известное ранее местонахождение (северо-восточная часть оз. Нестеровское), но и выявлено новое (западная часть оз. Белое), в то же время данный вид, по-видимому, исчез в оз. Пендиковское (Krasnaya..., 2018), откуда был известен по гербарным сборам (колл. Вислоух, Мельвиль, 11.08.1939, ЛЕСВ). В сравнении с Карельским перешейком и востоком Ленинградской области, в центральной части региона данные виды заметны более редкие, в связи с этим динамика численности их популяций на исследуемой территории представляет особую важность.

Для территории Тосненского района в сравнении с материалами “Иллюстрированного определителя...” (Illyustrirovannyy..., 2006) выявлены 43 новых вида, в числе которых 29 (с учетом археофитов) не отмечавшихся ранее аборигенных видов (*Centaureum erythraea* Rafn, *Fragaria viridis* Weston, *Pyrola media* Sw. и др.) и 14 чужеродных (*Lathyrus tuberosus* L., *Corispermum pallasii* Steven,

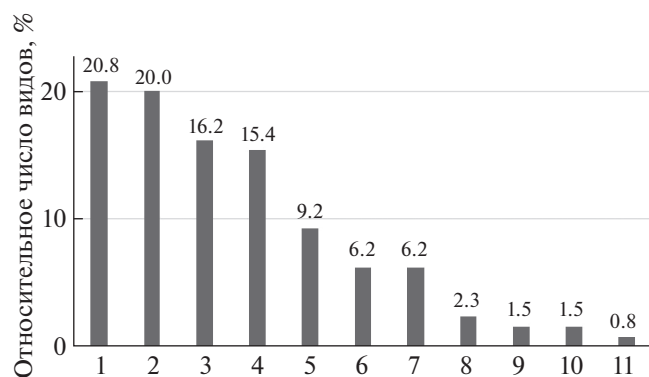


Рис. 5. Географическая структура чужеродной фракции флоры Тосненского района. 1. Североамериканский; 2. Европейско-западноазиатский; 3. Евразийский; 4. Европейский; 5. Азиатский; 6. Средиземноморский; 7. Центральное- и южноевропейский; 8. Кавказский; 9. Европейско-средиземноморский; 10. Голарктический; 11. Европейско-североамериканский.

Fig. 5. Regions of origin of the alien flora of Tosnensky district. 1. North American; 2. European-West Asian; 3. Eurasian; 4. European; 5. Asian; 6. Mediterranean; 7. Central and Southern European; 8. Caucasian; 9. European-Mediterranean; 10. Holarctic; 11. European-North American.

Senecio dubitabilis C. Jeffrey et Y.L. Chen и др.). При этом обнаружение *Centaureum erythraea* особенно важно, т.к. вид подлежит охране и, вероятно, имеет отрицательную динамику по числу местонахождений в Ленинградской области (Красная..., 2018). В числе прочих был обнаружен новый вид для флоры Ленинградской области — *Euphrasia micrantha* Rchb., — распространенный преимущественно в Западной и Центральной Европе; недавно он был выявлен во флоре России в Псковской области (Leostrian et al., 2018). По всей видимости, обнаружение этих видов на территории Тосненского района во многом связано с изучением участков, где ранее не проводились полевые исследования, а также, в случае с неофитами, постепенным распространением видов вдоль автомобильных и железных дорог.

176 видов (в их числе 46 чужеродных) известны в Тосненском районе по данным гербарных коллекций (LE и LECB) и литературных источников. Столь высокий процент не подтвержденных собственными полевыми исследованиями аборигенных видов (14.7% от всей флоры) связан с тем, что мы учитывали гербарные сборы с микровидами некоторых родов (например, *Ranunculus*, *Alchemilla*, *Hieracium*, *Pilosella*), при этом нами многие из этих микровидов обнаружены не были. Кроме того, виды, ранее отмечавшиеся единично: *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr., могли исчезнуть по естественным причинам.

Среди не подтвержденных полевыми исследованиями отмечено 32 охраняемых вида, 6 из которых занесены в ККРФ (Красная..., 2008). По нашим оценкам, большая часть этих видов, могла исчезнуть в ходе изменения и уничтожения их местообитаний — в первую очередь лесов и лугов — под воздействием антропогенных факторов, главным образом ввиду разрастания населенных пунктов, строительства объектов транспортной инфраструктуры, вырубок и проведения линий электропередач. Так, по-видимому, исчезли виды, приуроченные к низкотравным лугам (*Luzula campestris* (L.) DC., *Carex caryophyllaea* Latourr., *Galium pumilum* Murray), старовозрастным заболоченным лесам (*Botrychium virginianum* (L.) Sw., *Carex tenuiflora* Wahlenb.), луговым и лесным участкам в местах выхода известняков (*Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman, *Primula farinosa* L., *Viola hirta* L.) и др.

Также не удалось подтвердить произрастание 5 видов семейства Orchidaceae, занесенных в ККРФ (Красная..., 2008): *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut. ex Rchb.) Soó, *Epipogium aphyllum* Sw., *Orchis militaris* L. При этом, согласно современным данным по распространению орхидных (Efimov, 2022), исчезновение *Calypso bulbosa* в Тосненском районе соответствует общей отрицательной динамике числа местонахождений этого вида по всему ареалу. *Orchis militaris* в ходе нашего исследования также не отмечался, хотя с 1980-х гг. установлен рост числа местонахождений данного вида почти по всему ареалу (Efimov, 2022).

Детальная информация о видах представлена в конспекте флоры (электронное приложение).

Флору района можно считать достаточно полно выявленной и репрезентативной, о чем свидетельствует ее сравнение по числу видов с флорой некоторых других близлежащих территорий (табл. 3). При этом можно отметить относительно низкий процент чужеродных видов во флоре Тосненского района — 15% от всех выявленных видов, а без учета известных только по гербарным сборам эфемерофитов еще ниже — 10%. Похожие значения характерны для флоры Холмского района Новгородской области (по неопубликованным данным В.В. Куропаткина), где доля чужеродных видов составляет 8.5%; тогда как во флоре Карельского перешейка доля неофитов заметно выше — 41.7% (Doronina, 2007). В целом на территории Северо-Запада европейской части России доля неофитов составляет 42.3% (Tzvelev, 2000). В случае с флорой Тосненского района выявленное соотношение может объясняться более низкой плотностью транспортных путей, отсутствием выхода к морю и компактным расположением большинства крупных населенных пунктов, включая г. Тосно, на

Таблица 3. Число видов сосудистых растений во флорах территорий, близких к Тосненскому району
Table 3. The number of vascular plant species in floras of territories located close to Tosnensky district

Локальная флора (Local flora), S (км ²)	Административное деление (Administrative division)	Число видов (Number of species)	Источники (Sources)
Флора Карельского перешейка (Flora of the Karelian Isthmus), 15000 км ²	Часть Санкт-Петербурга, Всеволожский, Выборгский, Приозерский районы (Part of St. Petersburg, Vsevolozhsky, Vyborgsky, Priozersky districts)	1409	Doronina, 2007
Флора центральной части Ижор- ской возвышенности (Flora of the central part of the Izhora Plateau), 7490 км ²	Волосовский, Гатчинский, Ломо- носовский районы (Volosovsky, Gatchinsky, Lomonosovsky districts)	895	Tzvelev, 2000
Флора бассейна рек Мги и Мойки (Flora of the Mga and Moyka river basins), 1034 км ²	Южная часть Кировского района (the southern part of Kirovsky dis- trict)	638	Kicheva, 2001
Флора центральной части Вепсов- ской возвышенности (Flora of the central part of the Vepsian Upland), 8965 км ²	Южная часть Подпорожского, северо-восточная часть Тихвин- ского районов (the southern part of Podporozhsky district, the northeast- ern part of Tikhvinsky district)	583	Borodina, 1975; Doronina, Noskova, 2007; Doronina, 2010
Флора Холмского района (Flora of Kholmisky district), 2186 км ²	Юг Новгородской области (south of Novgorod region)	726	По данным В.В. Куропаткина (based on data of Vladislav Kuropatkin)

северо-западе района, при этом значительная часть района практически не заселена, что снижает вероятность заноса и распространения неофитов.

Сравнение с перечисленными флорами в некоторой степени условно: возникает ряд трудностей при сопоставлении сравниваемых участков как по площади в целом, так и другим параметрам, в частности — по различиям рельефа. Однако, ввиду отсутствия порайонных флористических списков для Ленинградской области, представленное сравнение наиболее показательное.

Несмотря на наличие многочисленных исследований, посвященных флоре Ленинградской области и локальным флорам отдельных ее частей, проведенная работа является первой подобной оценкой флоры административного района; в дальнейшем изучение флоры с учетом административных границ может способствовать более качественному и удобному анализу флоры всей области.

Таким образом, на основе компиляции обширного массива исторических сведений, дополненных оригинальными данными, был составлен первый чек-лист сосудистых растений Тосненского района Ленинградской области и проведен анализ его состава и современной динамики. Полученные материалы могут быть использованы при переиздании флористических сводок по Ле-

нинградской области и региональной и федеральной Красных книг, а также при создании “Черной книги” региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность П.Г. Ефимову и А.А. Станиславскому за участие в полевых исследованиях, В.А. Бубыревой за помощь в работе с гербарной коллекцией кафедры ботаники СПбГУ и в поиске необходимой литературы, А.А. Егорову за предоставленные данные по флоре Лисинского лесхоза и В.В. Куропаткину за данные по флоре Холмского района. Авторы также признательны специалистам за консультации и помощь в определении видов отдельных таксономических групп: Г.Л. Гусаровой (*Euphrasia*), А.Н. Сенникову (*Hieracium*, *Pilosella*), Л.И. Крупкиной (*Nymphaea*), А.А. Коробкову (*Artemisia*), П.Г. Ефимову (*Taraxacum*), В.И. Дорофееву (*Brassicaceae*). Работа выполнена в рамках государственного задания БИН РАН (тема № AAAA-A19-119031290052-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of the flowering plants: APG IV. — Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20.
<https://doi.org/10.1111/boj.12385>

- [Beketov] Бекетов А.Н. 1870. Взгляд на состояние исследования Петербургской растительности. — Тр. СПбОЕ. 1: 187–207.
- [Borodina] Бородин А.Е. 1975. Материалы к флоре Вепсовской возвышенности (Ленинградская обл.). Дипломная работа ЛГУ. Л. 170 с.
- Brummitt R.K. 2001. World geographical scheme for recording plant distributions. Ed. 2. Pittsburgh. 153 p.
- [Bubyreva, Byalt] Бубырева В.А., Бялт В.В. 2015. Гербарий кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (ЛЕСВ): история и современность. — В сб.: Ботанические коллекции — национальное достояние России: материалы Всероссийской научной конференции. Пенза. С. 23–27.
- [Byalt et al.] Бялт В.В., Фирсов Г.А., Бялт А.В., Орлова Л.В. 2019а. Культурная флора г. Санкт-Петербурга (Россия) и ее анализ. — Вестн. ОГПУ. 2 (30): 11–103.
- [Byalt et al.] Бялт В.В., Орлова Л.В., Фирсов Г.А., Хмарик А.Г. 2019б. О динамике натурализации древесных растений на северо-востоке Карельского перешейка (Ленинградская область). — Бюл. ГБС. 1: 3–11.
- Christenhusz M.J.M., Reveal J.L., Farjon A., Gardiner M.F., Mill R.P., Chase M.W. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. — Phytotaxa. 19: 55–70.
- [Darinskii] Даринский А.В. 1975. Ленинградская область. Л. 384 с.
- [Dgebuadze et al.] Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (Топ-100). М. 688 с.
- [Doronina] Доронина А.Ю. 2007. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М. 574 с.
- [Doronina] Доронина А.Ю. 2010. Флора резервата “Карбоновые отторженцы” (Ленинградская область, природный парк “Вепсский лес”). — Тр. КарНЦ РАН. 1: 57–69.
- [Doronina] Доронина А.Ю. 2011. Флора заказника “Раконские озера” (Ленинградская область). — Тр. КарНЦ РАН. 2: 85–99.
- [Doronina, Noskova] Доронина А.Ю., Носкова М.Г. 2007. Новые местонахождения охраняемых видов сосудистых растений в резерватах природного парка “Вепсский лес” (Ленинградская область). — Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 1: 49–55.
- [Egorov] Егоров А.А. 1999. Флора Лисинского учебно-опытного лесхоза: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 153 с.
- [Egorov, Titov] Егоров А.А., Титов Ю.В. 1997. Флора Лисинского учебно-опытного лесхоза: учебное пособие. СПб. 97 с.
- [Efimov] Ефимов П.Г. 2022. Орхидные России: систематика, география, вопросы охраны: Дис. ... докт. биол. наук. СПб. 468 с.
- Euro+Med Plantbase. 2023. <https://euromed.org>
- [Firsov, Byalt] Фирсов Г.А., Бялт В.В. 2015. Обзор древесных экзотов, дающих самосев в Санкт-Петербурге (Россия). — Российский журнал биологических инвазий. 4: 129–152.
- [Gannibal, Korchagina] Ганнибал Б.К., Корчагина И.А. 2012. Гербарий факультета географии и геоэкологии СПбГУ (современное состояние и история). — Вестн. СПб. ун-та. Сер. 7. 3: 144–147.
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. 2023. <https://www.gbif.org>
- [Geltman] Гельтман Д.В. 2003. Понятие “инвазивный вид” и необходимость изучения этого явления. — В сб.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: материалы научной конференции. Тула. С. 35–36.
- [Glazkova et al.] Глазкова Е.А., Сорокина И.А., Сукристик В.А., Филиппова А.В. 2020. Новые местонахождения редких и охраняемых видов сосудистых растений в Ленинградской области и Санкт-Петербурге. — Бот. журн. 105 (7): 721–730.
- [Illyustirovannyu...] Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. 2006. М. 799 с.
- iNaturalist. 2023. <https://www.inaturalist.org>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023. <https://www.ipni.org>
- [Kicheva] Кичева И.В. 2001. Флора бассейна рек Мги и Мойки (Ленинградская область, Кировский и Тосненский районы): Магистерская дипломная работа СПбГУ. СПб. 148 с.
- [Konechnaya, Shipilina] Конечная Г.Ю., Шипилина Л.Ю. 2013. Редкие и охраняемые виды растений в Лужском районе Ленинградской области. — Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 1: 113–116.
- [Kozachkova] Козачкова П.Ю. 1995. Материалы к флоре памятника природы “Саблинные пещеры и водопад”: Курсовая работа СПбГУ. СПб. 111 с.
- [Krasnaya...] Красная книга природы Ленинградской области. 2000. СПб. Том 2. 672 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Leostrin et al.] Леострин А.В., Ефимова А.А., Конечная Г.Ю., Филиппов Д.А., Мельников Д.Г. 2018. Дополнения к флоре европейской части России. — Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеография. 8: 15–25.
- [Mayevskii] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 653 с.
- [Medvedeva, Sorokina] Медведева М.А., Сорокина И.А. 2005. Флора долины реки Сясь в пределах нижнего и среднего течения (Ленинградская обл., Волховский и Тихвинский р-ны). — Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 2: 71–85.
- Meinshausen K.F. 1878. Flora ingrca: oder, Aufzählung und Beschreibung der Blütenpflanzen und Gefasscryptogamen des Gouvernements St. Petersburg [Flora ingrca: or, enumeration and description of the flowering plants and vascular cryptogams of the St. Petersburg government]. St. Petersburg. 512 p.
- [Morozova] Морозова О.В. 2023. Археофиты во флоре Европейской России. — Российский журнал биологических инвазий. 1: 53–129.

- [Morozova, Sorokina] Морозова Е.Ю., Сорокина И.А. 2006. Флора Геологического памятника природы “Щелейки” и его окрестностей (Ленинградская область, Подпорожский район). — Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 2: 10–24.
- [Morozova et al.] Морозова О.В., Старолубцева Е.А., Царевская Н.Г. 2008. Адвентивная флора Европейской России: итоги инвентаризации. — Известия РАН. Сер. географическая. 5: 85–94.
- [Opredelitel’...] Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. 1981. — Л. 376 с.
- [Pochvy...] Почвы Ленинградской области. 1973. Л. 344 с.
- POWO: Plants of the World Online. 2023. <https://powo.science.kew.org>
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. — J. Syst. Evol. 54 (6): 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Pyšek P., Sádlo J., Mandák B., Jarosík V. 2003. Czech alien flora and the historical pattern of its formation: What came first to Central Europe? — Oecologia. 135: 122–130. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1170-7>
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. — Taxon. 53 (1): 131–143.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. — Divers. Distrib. 6: 93–107.
- [Rumiantseva, Ivanova] Румянцева Е.Е., Иванова Н.М. 1998. Новые и редкие растения флоры юго-востока Ленинградской области. — Бот. журн. 83 (12): 107–113.
- Ruprecht F. 1860. Flora Ingrica, sive, Historia plantarum Gubernii Petropolitani. 670 p.
- [Sorokina et al.] Сорокина И.А., Бубырева В.А., Чиркова (Виноградова) Г.А. 2010. Интересные ботанические находки во флоре бассейна среднего течения реки Свири (Ленинградская область, Подпорожский район). — Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. 3: 42–48.
- [Spasskaya, Orlova] Спасская Н.А., Орлова Л.В. 1993. Флора заказника “Линдуловская роща” и его ближайших окрестностей. — Бот. журн. 78 (7): 92–102.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 247 с.
- [Tsinzerling] Цинзерлинг Ю.Д. 1934. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР. Л. 378 с.
- [Tzevelv] Цвелёв Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 781 с.
- Vinogradova Y., Pergl J., Hejda M., Pyšek P., Essl F., Van Kleunen M., Stepanov N.V. 2018. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories. — Biol. Invasions. 20 (8): 1931–1943.
- Wasowicz P., Sennikov A.N., Westergaard K.B., Spellman K., Carlson M., Gillespie L.J., Saarela J.M., Seefeldt S.S., Bennett B., Bay C., Ickert-Bond S., Väre H. 2020. Non-native vascular flora of the Arctic: Taxonomic richness, distribution and pathways. — Ambio. 49: 693–703. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01296-6>

VASCULAR FLORA OF TOSNENSKY DISTRICT (LENINGRAD REGION, EUROPEAN RUSSIA): COMPOSITION, STRUCTURE AND DYNAMICS

N. T. Saidov^{a, #}, G. Yu. Konechnaya^{a, ##}, and A. V. Leostrin^{a, b, ###}

^aKomarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popov Str., 2B, St. Petersburg, 197022, Russia

^bSt. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

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

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

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

The article presents the first comprehensive assessment of the vascular flora of Tosnensky district (Leningrad region, Northwestern European Russia). In this study, we made the first checklist of vascular plants for this area based on our field observations in 2016–2022, the literature, online sources and herbarium collections. The flora of Tosnensky district consists of 874 species, of which 706 are native, 36 are archaeophytes, 131 are neophytes, and one species has an uncertain status. The list contains information on 43 species new to the district and on one species (*Euphrasia micrantha* Rehb) new to the flora of Leningrad region. Results show that by the number of native species, Asteraceae, Cyperaceae, Poaceae are leading families; Brassicaceae is the largest in terms of the number of alien species. The native flora is dominated by forest-inhabiting species (55.3% of all species); the largest number of alien species is found on roadsides (42.7%). Most of the native species have a Eurasian range (30.5%), and 20.8% of all alien plants originate from North America. Perennial herbs dominate among both native and alien species (72.9% and 54.2%, respectively). In alien flora of Tosnensky district, there are 59 casual and 55 naturalized non-invasive species, while 14 species have been assigned as invasive. In addition, we provide information on the habitats of 42 species protected in Leningrad region, including three species that are listed in the Red Book of the Russian Federation, namely *Isoetes echinospora*

Durieu, *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Nevski and *Lobelia dortmanna* L. The flora of Tosnensky district is well listed compared to floras of neighboring territories, however our findings indicate a relatively low proportion of neophytes (15% of all species). This feature can be explained by the low level of development of the transport network that reduces the likelihood of the introduction and spread of neophytes.

Keywords: flora, inventory, Northwest European Russia, native plants, alien plants

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to Petr Efimov and Anton Stanislavsky for participation in field research, to Valentina Bubyreva for help in working with the herbarium collection of the Department of Botany of St. Petersburg University and in finding the necessary literature, to Alexander Egorov for providing data on the flora of the Lisinsky forestry and to Vladislav Kuropatkin for his data on the flora of Kholmsky district. The authors are also grateful to taxonomists for their help in identification of taxonomically complex groups, namely to Galina Gussarova (*Euphrasia*), Alexander Sennikov (*Hieracium*, *Pilosella*), Ludmila Krupkina (*Nymphaea*), Alexander Korobkov (*Artemisia*), Petr Efimov (*Taraxacum*), Vladimir Dorofeev (*Brassicaceae*). The work has conducted within the framework of the state assignment of the Komarov Botanical Institute (No. AAAA-A19-119031290052-1).

REFERENCES

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of the flowering plants: APG IV. — Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Beketov A.N. 1870. Vzgl'yad na sostoyaniye issledovaniya Peterburgskoy rastitel'nosti [Perspective on the state of the study of Petersburg vegetation]. — Trudy St. Petersburg. obshchestva estestvoispytateley. 1: 187–207 (In Russ.).
- Borodina A.E. 1975. Materialy k flore Vepsovskoy vozvysheynosti (Leningradskaya obl.) [Materials for the flora of Vepsovskaya upland (Leningrad region)]. Leningrad State University thesis. Leningrad. 170 p. (In Russ.).
- Brummitt R.K. 2001. World geographical scheme for recording plant distributions. Ed. 2. Pittsburgh. 153 p.
- Bubyreva V.A., Byalt V.V. 2015. Gerbariy kafedry botaniki Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta (LECB): istoriya i sovremennost' [Herbarium of the Botany Department of St. Petersburg University (LECB): history and modernity]. — In: Botanicheskie kollektsii — natsional'noe dostoyanie Rossii: materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii. Penza. P. 23–27 (In Russ.).
- Byalt V.V., Firsov G.A., Byalt A.V., Orlova L.V. 2019a. The cultural flora of St. Petersburg (Russia) and its analysis. — Vestnik OGPU. 2 (30): 11–103 (In Russ.).
- Byalt V.V., Orlova L.V., Firsov G.A., Khmarik A.G. 2019b. On the dynamics of running wild and naturalization of woody plants species at the North-East of Karelian Isthmus of Leningrad province (Russia). — Bul. GBS. 1: 3–11 (In Russ.).
- Christenhusz M.J.M., Reveal J.L., Farjon A., Gardiner M.F., Mill R.P., Chase M.W. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. — Phytotaxa. 19: 55–70.
- Darinskii A.V. 1975. Leningradskaya oblast' [Leningrad region]. Leningrad. 384 p. (In Russ.).
- Dgebuadze Yu.Yu., Petrosyan V.G., Khlyap L.A. 2018. The most dangerous invasive species of Russia (Top-100). Moscow. 688 p. (In Russ.).
- Doronina A.Yu. 2007. Vascular plants of the Karelian Isthmus (Leningrad region). Moscow. 574 p. (In Russ.).
- Doronina A.Yu. 2010. Flora of the “Carboniferous outliers” area (Leningrad region, “Vepsky les” nature park). — Trudy KarNTs RAN. 1: 57–69 (In Russ.).
- Doronina A.Yu. 2011. Flora of the Rakovye ozera nature reserve (Leningrad region). — Trudy KarNTs RAN. 2: 85–99 (In Russ.).
- Doronina A.Yu., Noskova M.G. 2007. New locations of the vascular plants protected species in the strictly protected zones of the Vepssky Forest nature park (Leningrad region). — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. 1: 49–55 (In Russ.).
- Egorov A.A. 1999. Flora Lisinskogo uchebno-opytного leskhozha [Flora of the Lisinsky educational and experimental forestry]: Diss. ... Kand. Sci. St. Petersburg. 153 p. (In Russ.).
- Egorov A.A., Titov Yu.V. 1997. Flora Lisinskogo uchebno-opytного leskhozha: uchebnoe posobie [Flora of the Lisinsky educational and experimental forestry: a study guide.]. St. Petersburg. 97 p. (In Russ.).
- Efimov P.G. 2022. Orhidnye Rossii: sistematika, geografiya, voprosy okhrany [Orchids of Russia: taxonomy, geography, protection issues]: Diss. ... Doct. Sci. St. Petersburg. 468 p. (In Russ.). Euro+Med Plantbase. 2023. <https://europlusmed.org>
- Firsov G.A., Byalt V.V. 2015. Review of woody exotic species producing a self-sowing in Saint Petersburg (Russia). — Russian Journal of Biological Invasions. 4: 95–104 (In Russ.).
- Gannibal B.K., Korchagina I.A. 2012. Gerbariy fakul'teta geografii i geoekologii SPbGU (sovremennoe sostoyaniye i istoriya) [Herbarium of the Department of Geo-graphy and Geoecology of St. Petersburg University (current state and history)]. — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 7. 3: 144–147 (In Russ.).
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. 2023. <https://www.gbif.org>
- Geltman D.V. 2003. Ponyatie “invazivnyy vid” i neobhodimost' izucheniya etogo yavleniya [The concept of “invasive species” and the need to study this phenomenon]. — In: Problemy izucheniya adventivnoi i sinantropnoi flory v regionakh SNG: materialy nauchnoi konferentsii. Tula. P. 35–36 (In Russ.).
- Glazkova E.A., Sorokina I.A., Sukristik V.A., Philippova A.V. 2020. New localities of rare and protected vascular plant species in the Leningrad region and Saint Petersburg. — Bot. Zhurn. 105 (7): 721–730 (In Russ.).

- Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Leningradskoy oblasti [Illustrated manual of plants of Leningrad region]. 2006. Moscow. 799 p. (In Russ.). iNaturalist. 2023. <https://www.inaturalist.org>
- IPNI: The International Plant Names Index. 2023. <https://www.ipni.org>
- Kicheva I.V. 2001. Flora basseyna rek Mgi i Moyki (Leningradskaya oblast', Kirovskiy i Tosnenskiy rayony) [Flora of the Mga and Moyka River basins (Leningrad region, Kirovsky and Tosnensky districts)]: St. Petersburg University Master's thesis. St. Petersburg. 148 p. (In Russ.).
- Konechnaya G.Yu., Shipilina L.Yu. 2013. Redkie i ohranyaemye vidy rasteniy v Luzhskom rayone Leningradskoy oblasti. [Rare and protected plant species in the Luzhsky district of the Leningrad region]. — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. 1: 113–116 (In Russ.).
- Kozachkova P.Yu. 1995. Materialy k flore pamyatnika prirody "Sablinskie peshchery i vodopad" [Materials for the flora of the natural monument "Sablinsky caves and waterfall"]: Saint-Petersburg University coursework. St. Petersburg. 111 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga prirody Leningradskoy oblasti (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Leningrad region. Plants and fungi]. 2000. St. Petersburg. Vol. 2. 672 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiiskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti: Obyekty rastitel'nogo mira [Red Data Book of the Leningrad Region: Objects of plant world]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Leostin A.V., Efimova A.A., Konechnaya G.Yu., Philipov D.A., Melnikov D.G. 2018. Addition to the flora of European Russia. — Trudy KarNTs RAN. Ser. Biogeografia. 8: 15–25.
- Mayevskii P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii. 11 izd. [Flora of the Central part of European Russia. 11 ed.]. Moscow. 653 p. (In Russ.).
- Medvedeva M.A., Sorokina I.A. 2005. Flora of the Syas' River within the down and middle stream (Leningrad region, Volkhovskiy and Tikhvinskiy districts). — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. 2: 71–85 (In Russ.).
- Meinshausen K.F. 1878. Flora ingrlica: oder, Aufzählung und Beschreibung der Blütenpflanzen und Gefäßcryptogamen des Gouvernements St. Petersburg [Flora ingrlica: or, enumeration and description of the flowering plants and vascular cryptogams of the St. Petersburg government]. St. Petersburg. 512 p.
- Morozova E.Yu., Sorokina I.A. 2006. Flora of the nature geological monument "Shcheleiki" and vicinities (Leningrad region, Podporozhsky district). — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. 2: 10–24 (In Russ.).
- Morozova O.V., Starodubtseva E.A., Tsarevskaya N.G. 2008. Advection flora of European Russia: Results of inventory making. — Izvestiya RAN. Ser. Geograficheskaya. 5: 85–94 (In Russ.).
- Morozova O.V. 2023. Archaeophytes in the flora of European Russia. — Russian Journal of Biological Invasions. 1: 53–129 (In Russ.).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Severo-Zapada Evropeyskoy chasti RSFSR [Manual of higher plants of the North-West of the European part of the RSFSR]. 1981. — Leningrad. 376 p. (In Russ.).
- Pochvy Leningradskoy oblasti [Soils of the Leningrad region]. 1973. Leningrad. 344 p. (In Russ.).
- POWO: Plants of the World Online. 2023. <https://powo.science.kew.org>
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. — J. Syst. Evol. 54 (6): 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Pyšek P., Sádlo J., Mandák B., Jarosík V. 2003. Czech alien flora and the historical pattern of its formation: What came first to Central Europe? — Oecologia. 135: 122–130. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1170-7>
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmanek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. — Taxon. 53 (1): 131–143.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. — Divers. Distrib. 6: 93–107.
- Rumiantseva E.E., Ivanova N.M. 1998. New and rare plants in the flora of the south-east of Leningrad region. — Bot. Zhurn. 83 (12): 107–113 (In Russ.).
- Ruprecht F. 1860. Flora Ingrlica, sive, Historia plantarum Gubernii Petropolitani. 670 p.
- Sorokina I.A., Bubyreva V.A., Chirkova (Vinogradova) G.A. 2010. Interesnye botanicheskie nakhodki vo flore basseyna srednego techeniya reki Sviri (Leningradskaya oblast', Podporozhskiy rayon) [Interesting finds in flora of the basin of the Svir' River middle course (Leningrad Region, Podporozhsky district)]. — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. 3: 42–48 (In Russ.).
- Spasskaya N.A., Orlova L.V. 1993. Flora of the reservation Lindulovskaya grove and its nearest environs. — Bot. Zhurn. 78 (7): 92–102 (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1978. The floristic regions of the world. Leningrad. 247 p. (In Russ.).
- Tsinzerling Yu.D. 1934. Geografiya rastitel'nogo pokrova severo-zapada Evropeyskoy chasti SSSR [Geography of the vegetation of the North-West European part of the USSR]. Leningrad. 378 p. (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2000. Opredelitel' sosudistyx rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti). [Manual of vascular plants of North-Western Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]. St. Petersburg. 781 p. (In Russ.).
- Vinogradova Y., Pergl J., Hejda M., Pyšek P., Essl F., Van Kleunen M., Stepanov N.V. 2018. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories. — Biol. Invasions. 20 (8): 1931–1943.
- Wasowicz P., Sennikov A.N., Westergaard K.B., Spellman K., Carlson M., Gillespie L.J., Saarela J.M., Seefeldt S.S., Bennett B., Bay C., Ickert-Bond S., Väre H. 2020. Non-native vascular flora of the Arctic: Taxonomic richness, distribution and pathways. — Ambio. 49: 693–703. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01296-6>

РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМАЦИЙ ЭКОТОНОВ “ВОДА–СУША” СОСТИНСКОГО ЛАНДШАФТНОГО РАЙОНА (КУМО-МАНЫЧСКАЯ ВПАДИНА, КАЛМЫКИЯ)

© 2023 г. И. А. Горяев^{1,*}, С. С. Уланова^{2,**}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

²БНУ РК Институт комплексных исследований аридных территорий

ул. Хомутникова, 111, Элиста, 358005, Россия

*e-mail: gorjaev.arslan@yandex.ru

**e-mail: svetaulanova@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

После доработки 13.09.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

Экотонная система “вода–суша” — это побережье водоема от уреза воды до водораздела со своим ландшафтом, свойствами грунтов, гидрологическим режимом суши, особенностью растительности и динамикой биокмплексов. В статье рассматривается разнообразие растительности по пяти основным блокам (амфибиальному, флуктационному, динамическому, дистантному, маргинальному) структурно-функциональной организации экотонной системы “вода–суша” в Состинском ландшафтном районе на северо-востоке Кумо-Манычской впадины. Наибольшим разнообразием формаций представлена растительность дистантного блока (незаливаемой территории, но испытывающей воздействие грунтовых вод, залегающих на глубине до 3–5 м). Здесь распространены сообщества шести галофитных полукустарничковых (*Halocnemata strobilaceae*, *Halimioneta verruciferae*, *Frankenieta hirsutae*) и однолетних (*Suaedeta acuminatae*, *Petrosimonia oppositifoliae*, *Petrosimonia brachiatae*) формаций. Каждый из остальных блоков характеризуется сообществами одной формации.

Ключевые слова: галофиты, солончаки, формационное разнообразие, Кумо-Манычская впадина

DOI: 10.31857/S0006813623090053, **EDN:** JTYDNQ

Экотонные экосистемы “вода–суша” — природные экосистемы, формирующиеся на границе взаимодействия двух сред: водной и наземной. Экотоны образуются вокруг любого водного объекта (озера, реки, водохранилища) в виде опоясывающих полос растительности. Они имеют специфическую структуру, режимы функционирования, механизмы устойчивости, реагируют на различные изменения, в том числе и на антропогенные. Именно поэтому важно детальное изучение этих природных экосистем, обеспечивающих в глобальном масштабе сохранение генофонда биоты (Zaletaev, 1997; Ulanova, 2010, 2014).

Территория Состинского района изобилует бессточными впадинами, занятыми периодически высыхающими озерами, солеными топями и голыми солончаками. Между озерами и солончаковыми впадинами расположены плоские супесчаные и легкосуглинистые равнинные участки, местами — перевеянные бугристо-грядовые пески. Грунтовые воды минерализованы (14–24 г/л)

и залегают в зависимости от рельефа на глубине от 1.5–2 м до 3–4 м (Vorlikov, 2001).

Для экотонов Состинских озер Келтрикан, Киркита, Хар-Эрге и Состинское обычны засоленные почвы полугидроморфного и гидроморфного ряда: от соровых солончаков, луговых хлоридно-сульфатных, сульфатно-хлоридных поверхностных и глубокопрофильных до луговых засоленных и влажно-луговых. Это отражается на растительном покрове, в котором преобладают галофитные сообщества, реагирующие как на засоление почв, так и на условия водообеспеченности (Atlas..., 1974; Vorlikov, 2001; Ulanova, 2010, 2014).

Водообеспечение озер Состинского района до 1970 года ограничивалась атмосферными осадками и весенним стоком реки Восточный Маныч. Растительность экотонов приобрела современный облик после сооружения Чограйского водохранилища, где вода стала поступать в водоемы, что привело к их дополнительному питанию, поднятию уровня, увеличению площади и опреснению (рис. 1). Сброс чограйской воды осуществ-

46°00' в.д.

46°20' с.ш.

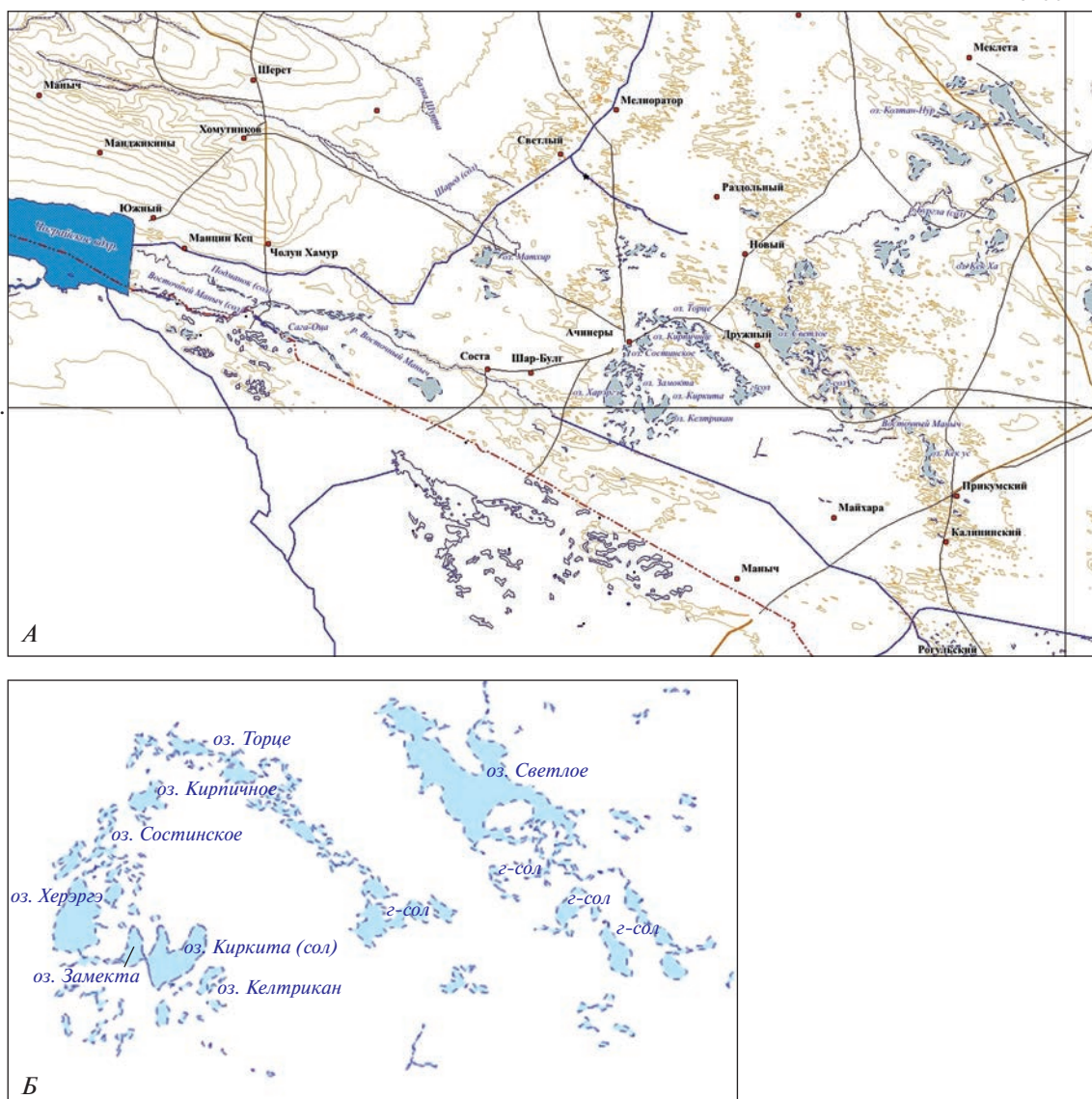


Рис. 1. Фрагмент векторной карты района Состинских озер. (А) Масштаб: в 1 см: 4 км. (Б) Масштаб: в 1 см: 1.5 км.

Fig. 1 (A, Б). A fragment of a vector map of the Sostinsky lakes region. (A) Scale: in 1 cm: 4 km. (Б) Scale: in 1 cm: 1.5 km.

ляется с ноября по март. Средняя глубина озер колеблется от 0.8 м до 1.5 м. Сбросные и дренажные воды, поступающие в озера, высокоминерализованные — 3.8 г/л весной и до 4.7 г/л осенью. В них минерализация увеличивается к осени, а также значительно (до 15 г/л) — по мере удаления от Чограйского водохранилища — основного источника водоснабжения (Ulanova, 2010).

Площадь большинства водоемов с 2009 года увеличилась в связи со спуском Чограйского водохранилища (табл. 1). Спуск водохранилища проводился в связи с ремонтом его плотины. В результате этого, увеличилось покрытие тростниковых и тама-

риковых сообществ. Только у озера Келтрикан площадь водной поверхности уменьшилась, что, скорее всего, обусловлено его удаленностью от источника водоподачи (рис. 1). Из-за увеличения засоления, по берегу озера распространены галофитные сарсазановые и обионовые ценозы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились в мае и сентябре 2022 г., и в мае 2023 г. Выделяются 6 основных блоков структурно-функциональной организации экотонной системы “вода–суша”

Таблица 1. Площадь водного зеркала района Состинских озер
Table 1. The area of the water surface of the Sostinsky lakes region

Озеро Lake	“Landsat-7”, ETM + (Ulanova, 2014)			“Landsat-8”, OLI/TIRS, 7.09.2021	“Landsat-8”, OLI/TIRS, 17.05.2023
	2009	2010	2011	2021	2023
Состинское Sostinsky	1.65	1.83	2.1	0.66	1.8
Хар-Эрге Khar-Erge	4.16	4.57	5.3	3.52	4.54
Киркита Kirkita	3.66	4.15	4.6	3.97	3.57
Келтрикан Keltrikan	0.51	0.73	1.4	0.65	0.18

(Zaletaev, 1997): **аквальный** — акватория, с глубинами более 1.5–2.5 м (лишенная макрофитов), **амфибальный** — литораль, с периодическим обсыханием вод водоемов, **флуктуационный** — ежегодно заливаемый участок побережья, **динамический** — заливаемый не ежегодно, а в годы максимального половодья, **дистантный** — незаливаемая территория, но испытывающая воздействие неглубоко (до 3–5 м) залегающих грунтовых вод, и **маргинальный** — воздействие водоема передается через микроклимат предыдущих блоков. Изучено формационное разнообразие растительности блоков. На побережьях озер закладывали топоэкологические профили перпендикулярно урезу воды, от побережья до водораздела пересекающие указанные блоки.

Выполнено 50 геоботанических описаний с использованием стандартной методики на площадках размером 10 × 10 м или в естественных границах сообществ (Polevaya..., 1972; Neshataev, 1987). Описание включает: характеристику местообитания, общее проективное покрытие в сообществе в процентах, проективное покрытие в процентах и обилие по Друде для каждого вида, фенофазу и высоту растений. Описания проводились в каждом блоке.

При анализе геоботанических описаний разработана эколого-фитоценотическая доминантно-детерминантная классификационная схема растительности (Aleksandrova, 1969; Вуков, 1965).

Названия видов растений даны по сводке С.К. Черепанова (Czerepanov, 1995), Флоре европейской части СССР (Flora..., 1979) и Флоре Нижнего Поволжья (Flora..., 2018). Жизненные формы растений выделены по И.Г. Серебрякову (Serebryakov, 1962). Латинские названия формаций, классов ассоциаций и ассоциаций приведены по Всероссийскому кодексу фитоценотической номенклатуры (Neshataev, 2001).

В каждом блоке экотона отбирались грунтово-водные воды на минерализацию, с учетом их глубины залегания, почвенные пробы, выполнялся отбор растительных укосов с площадки размером 1 × 1 м на биологическую продуктивность, фотофиксацией и определением их геопозиции с помощью GPS. В камеральных условиях растения в укосах высушивались до абсолютно-сухого веса. Анализ химизма и минерализации поверхностных и грунтовых вод был выполнен в лаборатории ФГБНУ ВНИИОЗ в соответствии со всеми ГОСТами и стандартами: катионно-анионный состав — титриметрическим методом, определение сухого остатка — гравиметрическим, определение pH — потенциометрическим. Водная вытяжка почвенных проб была проанализирована в ВНИИОЗ лаборатории в соответствии с ГОСТами: 26425-85; 26424-85; 26426-85; 26427-85; 26428-85; 26483-85. Площади водной поверхности определялись по материалам космической информации с ИСЗ “Landsat-8”, камера OLI/TIRS в программах ГИС MapInfoPro 2019.

ФОРМАЦИОННЫЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭКОТОНОВ “ВОДА–СУША” СОСТИНСКОГО РАЙОНА

О флоре и растительности Состинского района известно из ряда работ (Bananova, Gorbachev, 1977; Grintal, Zhurkina, 1986; Lazareva, 2003; Bak-tasheva, 2012; Stepanova, 2012; Ulanova, 2010, 2014; Zenkina, Sagalaev, 2012, 2013; Zenkina, 2015; Goryaev, Safronova, 2022; и др.). Впервые для региона нами проведены работы, посвященные растительности экотонных систем водоемов Келтрикан, Киркита, Хар-Эрге, Состинское. Она представлена комплексами галофитных сообществ 10 формаций: полукустарничковых (Halocnemeta strobilacei, Halimioneta verruciferae Caroxyleta den-

Таблица 2. Формационное разнообразие сообществ экотонів Состинского района
Table 2. Formation diversity of communities of ecotones of Sostinsky region

№	Формация Formation	Оз. Келтрикан Keltrikan	Оз. Киркита Kirkita	Оз. Хар-Эрге Khar-Erge	Состинское оз. Sostinsky
1	<i>Halocnemeta strobilacei</i>	+	—	—	—
2	<i>Frankenieta hirsutae</i>	+	—	—	—
3	<i>Halimioneta verruciferae</i>	+	—	—	—
4	<i>Suaedeta acuminatae</i>	+	+	—	—
5	<i>Petrosimonieta oppositifoliae</i>	+	+	—	—
6	<i>Petrosimonieta brachiatae</i>	+	+	—	+
7	<i>Tamariceta laxae</i>	+	+	+	+
8	<i>Climacoptereta crassae</i>	+	+	—	—
9	<i>Phragmiceta australis</i>	+	+	+	+
10	<i>Caroxyleta dendroidis</i>	+	—	—	—

droidis, *Frankenieta hirsutae*), однолетниковых (*Suaeda acuminatae*, *Petrosimonieta oppositifoliae*, *Petrosimonieta brachiatae*, *Climacoptereta crassae*) и кустарниковых (*Tamariceta laxae*). По берегам озер характерны тростниковые (*Phragmiceta australis*) заросли (табл. 2).

На основе геоботанических описаний создана эколого-фитоценотическая классификация.

Классификационная схема растительности экотонів Состинского района

Classification scheme of vegetation of ecotones of Sostinsky region

Полукустарничковые (suffrutescent) формации

Формация *Halocnemeta strobilacei* (Сарсазановая)

Класс ассоциаций *Halocnemeta strobilacei pura* (Сарсазановый)

Асс. *Halocnematum strobilacei*

Класс ассоциаций *Halocnemeta strobilacei suffrutescentosa* (Полукустарничково-сарсазановый)

Асс. *Halocnematum strobilacei halimiosum verruciferae*

Формация *Halimioneta verruciferae* (Обионовая)

Класс ассоциаций *Halimioneta verruciferae pura* (Обионовый)

Асс. *Halimionetum verruciferae*

Класс ассоциаций *Halimioneta verruciferae annulosa* (Однолетниково-обионовая)

Асс. *Halimionetum verruciferae petrosimoniosum oppositifoliae*

Формация *Caroxyleta dendroidis* (Древовидносолянковая)

Класс ассоциаций *Caroxyleta dendroidis annulosa* (Однолетниково-древовидносолянковый)

Асс. *Caroxyletum dendroidis petrosimoniosum oppositifoliae-brachiatae*

Асс. *Caroxyletum dendroidis poosum bulbosae*

Формация *Frankenieta hirsutae* (Франкениевая)

Класс ассоциаций *Frankenieta hirsutae pura* (Франкениевая)

Асс. *Frankenietum hirsutae*

Однолетнесолянковые (annuae salsolosa) формации

Формация *Petrosimonieta* (Петросимониевая)

Класс ассоциаций *Petrosimonieta pura* (Петросимониевый)

Асс. *Petrosimonieta oppositifoliae-brachiatae*

Класс ассоциаций *Petrosimonietum suffrutescentosa* (Петросимониевый)

Асс. *Petrosimonieta oppositifoliae-brachiatae halimiosum verruciferae*

Класс ассоциаций *Petrosimonietum annulosa* (Однолетниково-петросимониевый)

Асс. *Petrosimonieta oppositifoliae-brachiatae suaedosum acuminatae*

Формация *Suaedeta acuminatae* (Сведовая)

Класс ассоциаций Suaedeta acuminatae pura (Сведовый)

Акк. Suaedetum acuminatae

Формация Climacoptereta crassae (Климакоптеревая)

Класс ассоциаций Climacoptereta crassae pura (Климакоптеровый)

Акк. Climacopteretum crassae

Кустарниковые (fruticulosa) формации

Формация Tamariceta laxae (Тамариковая)

Класс ассоциаций Tamariceta laxae annulosa (Однолетниково-тамариковый)

Акк. Tamaricetum laxae suaedosum salsae

Акк. Tamaricetum laxae suaedosum acuminatae

Акк. Tamaricetum laxae petrosimoniosum brachiatae

Класс ассоциаций Tamariceta laxae suffruticulosa (Полукустарничково-тамариковый)

Акк. Tamaricetum laxae halimiosum verruciferae

Класс ассоциаций Tamariceta laxae graminosa (Злаково-тамариковый)

Акк. Tamaricetum laxae phragmiosum australis

Злаковые (graminosa) формации

Формация Phragmiceta australis (Тростниковая)

Класс ассоциаций Phragmiceta australis pura (Тростниковый)

Акк. Phragmicetum australis

Класс ассоциаций Phragmiceta australis annulosa (Однолетниково-тростниковый)

Акк. Phragmicetum australis salicorniosum perennans

ХАРАКТЕРИСТИКА ФОРМАЦИЙ

Амфибиальный и флуктационный блок

Сообщества тростниковой (**Phragmiceta australis**) формации встречаются по берегам всех озер экотонной системы “вода—суша” Состинского района. Сообщества произрастают в условиях избыточного увлажнения: при длительном заливе поверхностными водами и близком залегании грунтовых вод. Уровень грунтовых вод под тростниковыми (*Phragmites australis*) сообществами у водоема Келтрикан 1.9 м, у водоема Киркита 1.65 м. Ценозы *Phragmites australis* преимущественно монодоминантные с общим проективным покрытием от 10 до 50%. Проективное покрытие *Phragmites australis* от 10 до 30%. В сообществах редко и в небольшом обилии встречаются

кустарники (*Tamarix* sp.) и однолетники (*Salicornia perennans*, *Suaeda acuminata*, *Petrosimonia* sp., *Senecio vernalis*).

Динамический блок

Сообщества тамариковой (**Tamariceta laxae**) формации образуют местами сплошной, а местами прерывистый пояс вдоль береговой линии водоемов Келтрикана, Киркиты и Хар-Эрге. Ценозы произрастают на солончаковых и солончаковых почвах. Грунтовые воды под сообществами залегают на глубине от 1.8 до 2.5 м у озера Киркита, 2.4–3.3 м у озера Келтрикан. В сообществах участвует до 30 видов высших сосудистых растений. Отмечены тростниково-тамариковые (*Tamarix laxa-Phragmites australis*), сведово-тамариковые (*Tamarix laxa-Suaeda acuminata*), петросимониево-тамариковые (*Tamarix laxa-Petrosimonia brachiata*) и обионово-тамариковые (*Tamarix laxa-Halimione verrucifera*) сообщества. Общее проективное покрытие колеблется от 25 до 35%. В осенний период при обилии однолетних солянок достигает 85%. Проективное покрытие *Tamarix laxa* может изменяться от 20 до 60%.

Тамариковые сообщества состоят из двух ярусов. Первый ярус кустарниковый — *Tamarix laxa*. Его высота 2 м. Изредка в ценозах принимают участие такие кустарники, как *Tamarix octandra*, *Tamarix ramosissima* и *Elaeagnus angustifolia*. Второй ярус полукустарничково-травяной. Высота яруса до 30 см. В его составе участвуют однолетники (*Suaeda acuminata*, *Salicornia perennans*, *Petrosimonia brachiata*, *Eremopyrum triticeum*, *Eremopyrum orientale*, *Erophila verna*, *Lepidium ruderae*, *Senecio vernalis*, *Polygonum novoascanicum*, *Descurainia sophia*, *Atriplex tatarica*), многолетнее разнотравье (*Tripleurospermum perforatum*, *Bolboschoenus maritimus* и *Zygophyllum fabago*), рыхлодерновинные злаки (*Aeluropus litoralis*, *Puccinellia distans*, *Phragmites australis*). Из полукустарничков встречаются *Halimione verrucifera*, *Franke-*

Дистантный блок

Сообщества сарсазановой (**Halocnemeta stronilacei**) формации отмечены только по берегу водоема Келтрикан. Они приурочены к гидроформным солончакам с хлоридно-сульфатным поверхностным засолением. Ценозы маловидовые, преимущественно монодоминантные. Изредка бидоминантные. Формацию образуют сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum*) и обионово-сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum-Halimione verrucifera*) ценозы. В сообществах формации принимает участие 12 видов высших сосудистых растений. Общее проективное покрытие в ценозах 15–50%. Проективное покрытие *Halocnemum strobilaceum* до 40%. Содоминирует полукустарничек *Halimi-*

one verrucifera. С небольшим обилием встречаются однолетники *Suaeda acuminata*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Petrosimonia brachiata*, *Eremopyrum triticeum*, *E. orientale* и *Tetradiclis tenella*. Из злаков присутствует рыхлодерновинный *Puccinellia dolicholepis*. При сильном антропогенном нарушении (скотоводческие стоянки) увеличивается обилие однолетников, таких как *Eremopyrum triticeum*, *E. orientale* и *Lepidium ruderae*, и общее проективное покрытие, в таких случаях, может достигать 50%.

Ценозы обионовой (***Halimioneta verruciferae***) формации, так же как и сарсазановой (***Halocnemeta strobilacei***), встречаются по берегу водоема Келтрикан. Грунтовые воды располагаются на глубине более 3.5 м. Сообщества произрастают на гидроморфных солончаках (1.45%) с хлоридно-сульфатным поверхностным засолением. В них участвует 10 видов высших сосудистых растений. Формация состоит из монодоминантной обионовой (*Halimione verrucifera*), сарсазаново-обионовой (*Halimione verrucifera-Halocnemum strobilaceum*) и петросимониево-обионовой (*Halimione verrucifera-Petrosimonia oppositifolia*) сообществ. Общее проективное покрытие в обионниках 40–60%. Проективное покрытие *Halimione verrucifera* 25–45%. В сообществах обильны полукустарничек *Halocnemum strobilaceum* и однолетник *Petrosimonia oppositifolia*, а также присутствуют полукустарничек *Frankenia hirsuta*, рыхлодерновинный злак *Puccinellia dolicholepis* и корневищный *Phragmites australis*. Из однолетников отмечены еще *Erophila verna*, *Eremopyrum triticeum*, *Holosteum umbellatum*. Многолетнее разнотравье представлено *Limonium caspium*.

Франкениевые (***Frankenieta hirsutae***) ценозы встречаются крайне редко. Мы встретили монодоминантное сообщество (N45.49675 E46.5971) по берегу водоема Келтрикан всего один раз. Грунтовые воды залегают на глубине более 4 м. Почвы — солончаковатые. Общее проективное покрытие 60%. Проективное покрытие *Frankenia hirsuta* 50%. В сообществе принимают участие однолетники *Suaeda acuminata*, *Petrosimonia brachiata*, *Eremopyrum orientale*, *Holosteum umbellatum*, *Lepidium ruderae* и рыхлодерновинный злак *Puccinellia dolicholepis*.

Сообщества петросимониевых (***Petrosimonieta oppositifoliae-brachiatae***) формаций образуют широкие полосы вокруг озер, чередуясь друг с другом. Грунтовые воды залегают на глубине более 3 м. Почвы — солончаковатые и солончаковые. Ценозы монодоминантные с высоким общим проективным покрытием 60–80%. Проективное покрытие петросимоний 55–70%. В сообществах участвуют кустарники *Tamarix* spp, *Nitraria schoberi* и полукустарнички *Frankenia hirsuta*, *Halimione verrucifera*. Однолетники представлены

Suaeda acuminata, *Petrosimonia traindra*, *Eremopyrum triticeum*, *Eremopyrum orientale*, *Senecio vernalis* и *Arabidopsis toxophylla*. Из многолетнего разнотравья участвует один вид *Limonium gmelinii*, из злаков *Poa bulbosa*.

Ценозы сведовой (***Suaedeta acuminatae***) формации часто образуют комплексы с сообществами *Petrosimonia* spp. Грунтовые воды под сообществами залегают на глубине более 3 м. Почвы — солончаковатые, солончаковые. Сведовые (*Suaeda acuminata*) ценозы монодоминантные или мало-видовые. Общее проективное покрытие 60%. Проективное покрытие *Suaeda acuminata* 50–55%. В ценозах участвуют однолетники, виды из рода *Petrosimonia*, *Climacoptera crassa*, *Eremopyrum triticeum* и другие. Среди полукустарничков отмечены *Kalidium foliatum* и *Suaeda physophora*.

Сообщества климакоптеровой (***Climacoptereta crassae***) формации приурочены к солончаковым почвам с супесчаным гранулометрическим составом. Они встречаются изредка преимущественно по нарушениям и сусликовинам. Общее проективное покрытие 30%. Проективное покрытие *Climacoptera crassa* — 25%. В ценозах принимают участие такие однолетники как *Alyssum desertorum*, *Eremopyrum orientale*, *Lepidium perfoliatum*, *Lepidium ruderae*, *Petrosimonia brachiata*.

Маргинальный блок

Caroxylon dendroides в Северо-Западном Прикаспии находится на западной границе ареала (Musaev, 1965). Формация ***Caroxyleta dendroidis*** является редкой для Калмыкии. В Состинском районе древовидносолянковые (*Caroxylon dendroides*) сообщества встречаются вблизи водоема Келтрикан. Грунтовые воды под ценозами залегают на глубине более 3.5–5 м. Они произрастают на солонцеватых почвах в комплексе с солонцами солончаковатыми. Тип засоления почв сульфатно-хлоридный. Отмечены мятликово-древовидносолянковые (*Caroxylon dendroides-Poa bulbosa*) сообщества (пастбищный вариант). В сообществах участвуют более 15 видов высших сосудистых растений. Общее проективное покрытие в древовидносолянковых ценозах до 55%. Проективное покрытие *Caroxylon dendroides* — 35%. В ценозах принимают участие *Petrosimonia oppositifolia*, *Eremopyrum triticeum*, *Holosteum umbellatum*, *Sedobassia sedoides* и *Lepidium perfoliatum*. При чрезмерной пастбищной нагрузке увеличивается обилие сорных однолетников *Ceratocarpus arenarius*, *Trigonella orthoceras*, *Erophila verna*, *Tripleurospermum perforatum*, *Climacoptera crassa* и другие.

Таблица 3. Воздушно-сухая биомасса (г/м²) растительных сообществ экотонів Состинского района
Table 3. Air-dry biomass (g/m²) of plant communities of ecotones of Sostinsky region

№	Название сообщества Community name	Воздушно-сухая биомасса (г/м ²) Air-dry biomass (g/m ²)	
		Весна (май) Spring (may)	Осень (сентябрь–октябрь) Autumn (september–october)
1	<i>Tamarix laxa</i> - <i>Phragmites australis</i>	57	68
2	<i>Tamarix laxa</i> - <i>Suaeda acuminata</i>	135	152
3	<i>Tamarix laxa</i> - <i>Halimione verrucifera</i>	42	86
4	<i>Halocnemum strobilaceum</i>	140	235
5	<i>Halimione verrucifera</i>	105	232
6	<i>Caroxylon dendroides</i>	99	92
7	<i>Phragmites australis</i>	32	154
8	<i>Petrosimonia oppositifolia</i> - <i>brachiata</i>	92	252
9	<i>Suaeda acuminata</i>	67	397
10	<i>Climacoptera crassa</i>	51	352

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СОСТИНСКОГО РАЙОНА

Состинский ландшафтный район использует-ся в качестве водоемов и скотоводческих стоянок, лежищ для крупного и мелкого рогатого скота. В ранневесенний и осенний периоды при начале вегетации некоторые однолетники (*Eremopyrum triticeum*, *Eremopyrum orientale*, *Lepidium perfoliatum*, *Bromus squarrosus*, *Alyssum desertorum*) являются временной кормовой базой. В позднесенний период поедаются некоторые галофиты, такие как *Halocnemum strobilaceum*, *Caroxylon dendroides*, *Petrosimonia oppositifolia*, *P. brachiata*, *Suaeda acuminata*, *Climacoptera crassa*.

Для определения биологической продуктивности общего веса воздушно-сухой биомассы отбирались укосы в весенний (май) и осенний (сентябрь–октябрь) периоды (табл. 3).

В осенний период воздушно-сухая биомасса в сообществах варьирует в пределах от 68 до 397 г/м². В весенний период она значительно меньше (32–140 г/м²).

Однолетниковые сообщества отличаются высокими показателями биомассы. В сведовых (*Suaeda acuminata*) ценозах осенью 400 г/м², что в 4,5 раза выше чем весной – 67. Немного меньше в климакоптеровых (*Climacoptera crassa*) сообществах – 352 г/м² – и петросимониевых (*Petrosimonia oppositifolia*–*brachiata*) ценозах – 252 г/м². В полукустарничковых сарсазанниках (*Halocnemum strobilaceum*) и обиионниках (*Halimione verrucifera*)

данные биомассы меньше чем в однолетних сообществах (табл. 3).

Все вышеперечисленные эдификаторы сообществ относятся к суккулентным накапливающим гипергалофитам (Akzhigitova, 1981). Они накапливают ионы хлора, сульфата, натрия, магния, карбоната и др. именно к осени и соответственно их биомасса в разы выше, чем весной.

Выделяются группа сообществ солевывделяющих и нейтральных к ионам солей галофитов (Akzhigitova, 1981). Их биомасса меньше, чем в группе суккулентных накапливающих галофитов. В тамариксовых (*Tamarix laxa*) и древовидносолянковых (*Caroxylon dendroides*) сообществах весной и осенью показатели практически одинаковые. Только в обиионово-тамариксовых (*Tamarix laxa*–*Halimione verrucifera*) сообществах осенние показатели в 2 раза выше из-за *Halimione verrucifera* (табл. 3). Биомасса тростниковых (*Phragmites australis*) сообществ осенью по сравнению с весной выше в 5 раз.

Несмотря на высокие (32–397) показатели воздушно-сухой биомассы рассмотренных сообществ, они не являются пригодными в качестве круглогодичной кормовой базы. Лишь в короткие промежутки времени (начало мая и поздний октябрь) сообщества могут служить как пастбища.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительность экотонных систем “вода–суша” Состинского ландшафтного района представлена 10 формациями, 16 классами ассоциаций и 19 ассо-

циациями. Видовой состав формаций насчитывает 66 видов высших сосудистых растений. Из них 40 одно-двулетников, 8 полукустарничков, 8 многолетнего разнотравья, 6 злаков и 4 кустарника. Наибольшее видовое разнообразие в сообществах *Tamarix laxa* – 30 видов. В ценозах других формаций участвуют до 10–15 видов. Преобладают виды из семейства Chenopodiaceae.

Тамариковые (*Tamarix laxa*) и тростниковые (*Phragmites australis*) сообщества встречаются в амфибильном, флуктуационном и реже в динамическом блоках в экотонных системах всех изученных водоемов с грунтовыми водами в районе 2 м. Галофитные сообщества распространены в дистантном блоке экотона озера Келтрикан. Здесь встречаются сообщества полукустарничков (*Halocnemum strobilaceum*, *Halimione verrucifera*, *Frankenia hirsuta*) и однолетников (*Petrosimonia oppositifolia*, *P. brachiata*, *Suaeda acuminata*, *Climacoptera crassa*), которые образуют комплексный покров. Грунтовые воды под ценозами залегают на глубине около 3 м. Древовидносолянковые (*Caroxylon dendroides*) ценозы встречаются в маргинальном блоке экотона Келтрикана. Грунтовые воды находятся на глубине 3.5–5 м.

В экотонных системах Состинского района отмечены виды, которые находятся на северо-западной границе своих ареалов: полукустарнички *Kalidium foliatum*, *Suaeda microphylla* (Сухоруков А.П., 1998 г.; MW Степанова Н.Ю., 2012 г., МНА), кустарник *Nitraria schoberi*, однолетник *Tetradiclis tenella* (только по берегу водоема Келтрикан).

Растительность экотонов района не имеет кормовую ценность. Лишь ранней весной и осенью в период рассоления почв некоторые виды могут быть поедаемыми.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по гранту Российского научного фонда № 23-27-10017, <https://rscf.ru/project/23-27-10017/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Aleksandrova] Александрова В.Д. 1969. Классификация растительности. Л. 275 с.
- [Atlas...] Атлас Калмыцкой АССР. 1974. М. 32 с.
- [Akzhigitova] Акжигитова Н.И. 1981. Экологическая классификация галофитов. — Бот. журн. АН УзССР. 10: 58–60.
- [Baktasheva] Бакташева Н.М. 2012. Конспект флоры Калмыкии. Элиста. 112 с.
- [Bananova, Gorbachev] Бананова В.А., Горбачев Б.Н. 1977. Растительный мир Калмыкии. Элиста. 141 с.
- [Borlikov] Борликов Г.М. 2001. Природное районирование Российского Прикаспия и перспективы его освоения. — Эколого-географический вестник юга России. 3–4: 33–41.
- [Bykov] Быков Б.А. 1965. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 3. Алма-Ата. 448 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 495 с.
- [Flora...] Флора европейской части СССР. Tamaracaceae. Frankeniaceae. Т. 4. 1979. Л. С. 150–154.
- [Flora...] Флора европейской части СССР. Chenopodiaceae. Т. 9. 1979. Л. С. 19–97.
- [Flora...] Флора Нижнего Поволжья. Т. 2. 2018. М. 1083 с.
- [Goryaev, Safronova] Горяев И.А., Сафронова И.Н. 2022. Эколого-фитоценотическая классификация *Halocnemum strobilaceum* на Прикаспийской низменности. — Аридные экосистемы. 4 (93): 83–90.
- [Grintal', Zhurkina] Гринталь А.Р., Журкина Л.А. 1986. Водная и прибрежно-водная растительность Сарпинских и Состинских озер Калмыкии. — Бот. журн. 71 (3): 364–371.
- [Lazareva] Лазарева В.Г. 2003. Ботаническое разнообразие экосистем Северо-Западного Прикаспия в условиях колебания уровня Каспийского моря. Элиста. 206 с.
- [Musaev] Мусаев И.Ф. 1969. Карты ареалов эдификаторных растений Турана. — В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Вып. 2. Л. С. 120–167.
- [Neshataev] Нешатаев Ю.Н. 1987. Методы анализа геоботанических материалов. Л. 192 с.
- [Neshataev] Нешатаев В.Ю. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценотической номенклатуры. — Растительность России. 1: 62–70.
- [Polevaya...] Полевая геоботаника. Т. 4. 1972. М., Л. 336 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Stepanova] Степанова Н.Ю. 2012. Флора Кумо-Манычской впадины: Дис. ... канд. биол. наук. М. 308 с.
- [Ulanova] Уланова С.С. 2010. Эколого-географическая оценка искусственных водоемов Калмыкии и экотонных систем “вода–суша” на их побережьях. М. 263 с.
- [Ulanova] Уланова С.С. 2014. Экологическая паспортизация искусственных водоемов Кумо-Манычской впадины в пределах Республики Калмыкия. Элиста. 180 с.
- [Zaletaev] Залетаев В.С. 1997. Мировая сеть водно-наземных экотонов, ее функции в биосфере и роль в глобальных изменениях. — В кн.: Экотон в биосфере. М. С. 77–90.
- [Zenkina] Зенкина Т.Е. 2015. Некоторые особенности пространственной структуры ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb. на нарушенных территориях Черноземельского района Рес-

- публики Калмыкия. — Научный альманах. 12 (14): 417–421.
- [Zenkina, Sagalaev] Зенкина Т.Е., Сагалаев В.А. 2012. Пространственная и демографическая структура ценопопуляций сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., Chenopodiaceae) в Республике Калмыкия. — Вестник ВолГУ. 11 (1): 10–17.
- [Zenkina, Sagalaev] Зенкина Т.Е., Сагалаев В.А. 2013. Закономерности онтоморфогенеза полыни сantonийской (*Artemisia santonica* L.). — Естественные науки. Биологические исследования. 3 (44): 9–15.

DIVERSITY OF PLANT FORMATIONS OF THE “WATER—LAND” ECOTONES OF THE SOSTINSKY LANDSCAPE AREA (KUMO-MANYCH DEPRESSION, KALMYKIA)

I. A. Goryaev^{a, #} and S. S. Ulanova^{b, ##}

^a*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia*

^b*The Institute of Complex Research of Arid Areas
Khomutnikova str., 111, Elista, 358005, Russia*

[#]*e-mail: goriaev.arslan@yandex.ru*

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

The “water—land” ecotone system is the coast of a reservoir from the water’s edge to the watershed. It is characterized by its landscape, soil properties, the hydrological regime of the land, the peculiarity of vegetation and the dynamics of biocomplexes. In the Sostinsky landscape area, located in the north-east of the Kumo-Manych depression, there is a large number of saline lakes drying up in the summer (Keltrikan, Kirkita, Khar—Erge, Sostinsky) and depressions. The vegetation of ecotones near these lakes is represented by halophytic dwarfsemishrubs (*Halocnemeta strobilacei*, *Halimioneta verruciferae*, *Caroxyleta dendroidis*, *Franke-nieta hirsutae*), annuals (*Suaedeta acuminatae*, *Petrosimonieta oppositifoliae*, *Petrosimonieta brachiatae*) and shrubs (*Tamariceta laxae*) communities.

Keywords: halophytes, formation diversity, solonchaks, Kumo-Manych depression

REFERENCES

- Aleksandrova V.D. 1969. Classification of vegetation. Leningrad. 275 p. (In Russ.).
- Atlas Kalmytskoy ASSR [Atlas of the Kalmyk ASSR]. 1974. Moscow. 32 p.
- Akzhigitova N.I. 1981. Ecologicheskaya klassifikatsiya galophitov [Ecological classification of halophytes]. — Botanicheskiy Zhurnal Akad. Nauk UzSSSR. 10: 58–60 (In Russ.).
- Baktasheva N.M. 2012. Konspekt flory Kalmykii [Summary of the flora of Kalmykia]. Elista. 112 p. (In Russ.).
- Bananova V.A., Gorbachev V.A. 1977. Rastitel'nyy mir Kalmykii [The plant world of Kalmykia]. Elista. 141 p. (In Russ.).
- Borlikov G.M. 2001. Prirodnoe raionirovanie Rossiiskogo Prikaspiya i perspektivy ego osvoeniya. — Ekologo-geographicheskii vestnik yuga Rossii. 3–4: 33–41 (In Russ.).
- Bykov B.A. 1965. Dominanty rastitel'nogo pokrova Sovetskogo Soyuz [Dominants of the vegetation cover of the Soviet Union]. Vol. 3. Alma-Ata. 448 p. (In Russ.).
- Cherepanov S.K. 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i soprodelnykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)]. Saint Petersburg. 495 p. (In Russ.).
- Flora partis Europaeae URSS. Tamaracaceae. Frankeniaceae. Vol. 4. 1979. Leningrad. P. 150–154 (In Russ.).
- Flora partis Europaeae URSS. Chenopodiaceae. Vol. 9. 1979. Leningrad. P. 19–97 (In Russ.).
- Flora Nizhnego Povolzh'ya [Flora of the Lower Volga region]. Vol. 2. 2018. Moscow. 1083 p. (In Russ.).
- Goryaev I.A., Safronova I.N. 2022. Ecological-phytocenotic classification and characteristics of the *Halocnemeta strobilacei* formation on the Caspian lowland. — Arid ecosystem. 4 (93): 83–90.
- Grintal' A.R., Zhurkina L.A. 1986. Aquatic and littoral-aquatic vegetation from Sarpinsky and Sostinsky lakes of Kalmykia. — Bot. Zhurn. 71 (3): 364–371 (In Russ.).
- Lazareva V.G. 2003. Botanical diversity in the ecosystems of the North-Western Caspian region under fluctuation of the sea level. Elista. 206 p. (In Russ.).
- Musaev I.F. 1969. Karty arealov edificatornykh rasteniy Turana [Maps of the areas of edificatory plants of Turan]. — In: Arealnyy rasteniy flory SSSR. Vol. 2. Leningrad. P. 120–167 (In Russ.).
- Neshataev Yu.N. 1987. Metody analiza geobotanicheskikh materiyalov [Methods of analysis of geobotanical materials]. Leningrad. 192 p. (In Russ.).

- Neshataev V.Yu. 2001. The project of the All-Russian code of phytosociological nomenclature. — Vegetation of Russia. 1: 62–70 (In Russ.).
- Polevaya geobotanika [Field geobotany]. Vol. 4. 1972. Moscow, Leningrad. 336 p.
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Stepanova N.Yu. 2012. Flora Kumo-Manychskoi vpadiny [Flora of the Kumo-Manych depression]: Abstr. Diss. ... Kand. Sci.]. Moscow. 308 p. (In Russ.).
- Ulanova S.S. 2010. Ekologo-geographicheskaya otsenka iskusstvennykh vodoyomov Kalmykii i ekotonnykh sistem “voda-susha” na ikh poberezh'yakh [Ecological and geographical assessment of artificial reservoirs of Kalmykia and ecotone systems “water-land” on their coasts]. Moscow. 263 p. (In Russ.).
- Ulanova S.S. 2014. Ekologicheskaya pasportizatsiya iskusstvennykh vodoyomov Kumo-Manychskoi vpadiny v prepelakh Respubliki Kalmykiya [Ecological certification of artificial lakes of the Kumo-Manych depression within the Republic of Kalmykia]. Elista. 180 p. (In Russ.).
- Zaletaev V.S. 1997. Mirovaya set' vodno-nazemnykh ecotonov, eyo funktsii v biosphere i rol' v global'nykh izmeneniyakh [The global network of water-terrestrial ecotones, its functions in the biosphere and its role in global changes]. — In: Ecotony v biosphere. Moscow. P. 77–90 (In Russ.).
- Zenkina T.E. 2015. Some features of the spatial structure of the cenopopulations of *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb in disturbed areas of Chernozemelsky district Republic of Kalmykia. — Nauchnyy almanakh. 12 (14): 417–421 (In Russ.).
- Zenkina T.E., Sagalaev V.A. 2012. Regional and demographical structure of cenopopulations of *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. (Chenopodiaceae) in the Republic of Kalmykia. — Vestnik VolGU. 11 (1): 10–17 (In Russ.).
- Zenkina T.E., Sagalaev V.A. 2013. Ontomorphogenesis features of *Artemisia santonica* L. — Estestvennye nauki. Biologicheskie issledovaniya. 3 (44): 9–15 (In Russ.).

NYMPHOIDES PELTATA (MENYANTHACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. В. А. Бубырева^{1,*}, В. М. Храбрый^{2,**}

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

²Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия

*e-mail: bubyreva@mail.ru

**e-mail: lanius1@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.08.2023 г.

После доработки 02.09.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

В статье приведены сведения о местонахождении нимфейника щитковидного (*Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze)¹ – нового вида для флоры Ленинградской области. Редкий чужеродный вид образует обширные заросли на Нахимовском озере (Выборгский р-н).

Ключевые слова: флора, Ленинградская область, Menyanthaceae, *Nymphoides peltata*, биологические инвазии, чужеродный вид

DOI: 10.31857/S000681362309003X, **EDN:** QVRGXJ

Двадцатый век и начало XXI века принесли множество изменений в биоразнообразие растительного и животного мира отдельных регионов: касается ли это общего потепления климата или хозяйственной деятельности человека (интенсивного транспортного сообщения или намеренного культивирования видов). Все это отразилось в увеличении численности чужеродных видов, в том числе и инвазионных, случайно или преднамеренно занесенных человеком. Как справедливо отмечают Ю.К. Виноградова и А.Г. Кукулина (Vinogradova, Kuklina, 2012, с. 5): “За последние 200 лет региональная флора во многих странах претерпела весьма существенные изменения: едва ли не треть ее составляют чужеродные (заносные, неаборигенные) виды, многие из которых натурализовались на новой родине и внедрились в состав естественных фитоценозов”.

В 2010 г. была издана “Черная книга флоры Средней России” (Vinogradova et al., 2010), где сделан обзор ключевых проблем фитоинвазий и обобщены данные по биологическим особенностям наиболее агрессивных и широко распространенных инвазионных видов флоры Средней России. В последующие годы в России и Белорус-

сии появился целый ряд других “Черных книг” – “Черная книга флоры Тверской области” (Vinogradova et al., 2011), “Черная книга флоры Удмуртской Республики” (Baranova et al., 2016), “Черная книга флоры Сибири” (Chernaya kniga flory Sibiri, 2016), “Черная книга Калужской области” (Reshetnikova et al., 2019), “Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения” (Chernaya kniga flory Belarusi, 2020), “Черная книга флоры Кабардино-Балкарской республики” (Shkhagapsoev et al., 2021) и другие. Как подчеркнуто в работе О.Г. Барановой с соавторами (Baranova et al., 2016, с. 3): “Работы по инвентаризации инвазионных растений получили развитие в России лишь в начале XXI века, и уже сегодня составлен предварительный список инвазионных растений России, насчитывающий 730 видов (Black-list..., 2015). Только в европейской части их 102 вида”.

Летом 2023 г. в Выборгском районе был обнаружен новый чужеродный вид для флоры Ленинградской области *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze [*Limnathetum nymphoides* Link, *L. peltatum* S.G. Gmelin] – нимфейник щитковидный, болотоцветник щитковидный, относящийся к сем. Вахтовые (Menyanthaceae Dumort.). На северной оконечности Нахимовского озера в устье ручья Вьюн, недалеко от пос. Ганино. Здесь растение произрастает на двух участках приблизительно

¹ Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов приведены в соответствии с IPNI (The International Plant Name Index, URL://www.ipni.org/).

10 на 10 метров. Еще одно такое же по размерам пятно зарослей нимфейника щитковидного обнаружено у побережья поселка Овсяное. Растения произрастают на глубине от 1 до 1.5 м. Во время наблюдения растения массово цвели продолжительное время. Ранее для Карельского перешейка вид не отмечался (Dorogina, 2007). На территории Санкт-Петербурга вид отмечен в четырех местах (по данным сайта iNaturalist), в том числе в коллекции “Японский сад” Ботанического сада Петра Великого БИН РАН. Наблюдения проводились в 2010–2023 гг.

Nymphoides peltata – плюризональный макротермный евразийский вид, в лесной полосе Восточной Европы являющийся чужеродным растением. Известен в таком качестве на Дальнем Востоке, в Северной Америке и Новой Зеландии. Всего в роде насчитывается около 50 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях обоих полушарий, в умеренной зоне – 1 вид.

В южной и юго-западной России вид считается аборигенным (Schmalhausen, 1886), в средней и северной Европейской России нимфейник щитковидный – типичный колонофит, ксенофит, который может десятилетиями удерживаться в местах заноса. В последнее время из-за потепления климата и смещения времен года к их окончанию этот вид стал вести себя более агрессивно. В Подмосковье около 10 лет назад было обнаружено, что вид стал образовывать семена (до этого он размножался здесь исключительно вегетативно) (по личному сообщению, А.В. Щербакова (МГУ)).

Для европейской части России и прилегающих стран вид указан для следующих районов: Двино-Печорский: юг; Латвия; Верхне-Днепровский; Верхне-Волжский; Волжско-Камский; Карпаты; Днепр.; Молдавия; низовья рек Днестра и Прута; Причерноморье; Нижне-Донской; реки Урал, Б. Узень, Волга у Астрахани и Черного Яра, возвышенность Ергени. Общее распространение: умеренная зона Европы до Средиземноморья; Малая и Средняя Азия, Иран, Западная и Восточная (частично) Сибирь, Дальний Восток, Монголия, горы Центральной Азии, Северная Америка (интродукция) (Ikonnikov, 1978).

Для Севера и Северо-Запада России вид редок. В Карелии и Вологодской области не отмечен (Kravchenko, 2007; Orlova, 1993). В Архангельской области впервые найден Н.И. Кузнецовым в 1886 г. Отправленный по поручению Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей для изучения Холмогорского и Шенкурского уездов Архангельской губернии, он внес значительные дополнения во флору (Beketov, 1884). В Гербарии Петербургского университета (LECB) хранится

образец с надписью: “Архангельская флора. Шенкурский уезд. Собрал Н.И. Кузнецов. 18.07.1886 г. Растение это водится в юго-западных губерниях, в Литве, Польше, в Курской губ., Земле Донских казаков, в Астраханской и Оренбургской губерниях, в старицах и заходах больших рек. В бассейн Двины попало, вероятно, из бассейна Волги через Екатерининский канал. Идет на север до 63.5° с.ш.”. И в своей статье он приводит сходный текст: “Еще интереснее нахождение в пределах Архангельской губернии *Limnathemum nymphoides* Link. По И.Ф. Шмальгаузену область распространения его в России ограничивается юго-западными губерниями, Литвою, Польшей, Курской губ., Землей Донских Казаков, Астраханской и Оренбургской губ. Как известно, он водится в старицах и заходах больших рек и, как всякое водное растение, может широко распространяться. В Архангельской губернии я нашел его в северной части Шенкурского у., в старом русле Сев. Двины, севернее 63°. Он, вероятно, попал сюда через Северо-Екатерининский канал, который соединяет бассейны Волги и Северной Двины. Аналогичный пример представляет собой распространение аналогичной рыбы – стерляди, которая по представлению Шренка, Аубеля, Гофмана, переселилась с юга в бассейн Северной Двины через тот же Екатерининский канал” (Kuznetsov, 1888, с. 92–93). Упомянутый Н.И. Кузнецовым Северный Екатерининский канал, ранее судоходный, ныне заброшенный в Республике Коми и Пермском крае, соединяет реки Джурич (приток Южной Кельтмы, бассейн Камы) и Северную Кельтму (приток Вычегды, бассейн Северной Двины). Он являлся неотъемлемой частью Северо-Екатерининского водного пути (назван в честь Екатерины II). Водный путь задумывался как эффективный способ доставки сибирских товаров в Архангельский порт, вместо давно существующего волока на пути из Астрахани в Архангельск (до постройки канала была также возможность прохода грузовых судов через болотистую низину в период весеннего половодья). В месте максимального сближения верхних течений Северной Кельтмы и Джурича был прорыт канал длиной 17.6 км. Он строился 36 лет с перерывами (1785–1822 гг.). Судоходство по каналу было возможно только при высоких весенних водах. Заброшен в 1850-х гг., но использовался для небольших судов, в настоящее время используется для прохода моторных лодок. Вот благодаря этому каналу, по мнению Н.И. Кузнецова, вид *Nymphoides peltata* и попал из бассейна Волги в бассейн Северной Двины. Позднейшие исследования этой

территории подтверждали наличие здесь вида (Perfil'yev, 1936; Martynenko, 1977; Schmidt, 2005), лишь иногда конкретизируя некоторые местонахождения.

В Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (ЛЕ) хранятся немногочисленные сборы Н.И. Кузнецова, А.П. Шенникова, Г.А. Мельвиль и других исследователей, собранные вдоль русла Северной Двины. Кроме того, есть гербарный образец нимфейника 1952 г. (переопрделен в 2005 г. Г.Ю. Конечной), собранный в Новой Деревне (современная территория СПб), в канаве. Отсутствие на гербарном листе корневища не позволяет судить: произрастало ли растение там или было выброшено из аквариума.

В Конспекте Псковской области вид не указан (Efimov, Konechnaya, 2018), но на сайте iNaturalist есть наблюдение вида в г. Пустошке (наблюдение 2016 г.). В Московском регионе (Mayorov et al., 2020) вид отмечен в реках и заводах, а также в декоративных прудах. Впервые вид был найден в 1905 г. В настоящее время здесь имеется несколько популяций, некоторые со значительным колебанием численности.

Ближайшие местонахождения за пределами Ленинградской области — Финляндия и Швеция. В Швеции отмечался довольно давно (Hultén, 1950). В Финляндии довольно долго не указывался (Hultén, Fries, 1986). В настоящее время согласно данным сайта iNaturalist отмечается для юго-запада, р-н г. Турку. Первое наблюдение датируется 2012 г.

Пока трудно прогнозировать степень натурализации нового чужеродного вида на территории Петербурга и Ленинградской области, будут ли созревать его семена, как это происходит в Московском регионе, или нет, все это требует дополнительных наблюдений. В настоящее время два гербарных образца хранятся в Гербарии СПбГУ (LECB) и два переданы в Гербарий БИН РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Baranova et al.] Баранова О.Г., Бралгина Е.Н., Колдмова Е.А., Маркова Е.М., Пузырев А.Н. 2016. Черная книга флоры Удмуртской Республики. М., Ижевск. 68 с.
- [Beketov] Бекетов А.Н. 1884. Об Архангельской флоре. — Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. Т. 15. С. 523–616.
- [Chernaya kniga flory Belarusi] Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. 2020. Минск. 407 с.
- [Chernaya kniga flory Sibiri] Черная книга флоры Сибири. 2016. Новосибирск. 440 с.
- [Doronina] Доронина А.Ю. 2007. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М. 574 с.
- [Efimov, Konechnaya] Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. 2018. Конспект флоры Псковской области. М. 472 с.
- Hultén Eric, Fries Magnus. 1986. Atlas of North European vascular plants: north of the Tropic of Cancer. Vol. 1–3. Königstein, Koeltz.
- Hultén Eric. 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden: fanerogamer och ormbunksväxter [Atlas of the distribution of vascular plants in northwestern Europe]. Stockholm, Generalstabens Litografiska Anstalt. 512 p.
- [Ikonnikov] Иконников С.С. 1978. Род *Nymphoides* Séguier. — Флора европейской части СССР. Т. 3. С. 88.
- IPNI (The International Plant Name Index). URL://www.ipni.org/
- [Kravchenko] Кравченко А.В. 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с.
- [Kuznetsov] Кузнецов Н.И. 1888. Исследование флоры Шенкурского и Холмогорского уездов Архангельской губернии. — Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. Т. 19. С. 67–160.
- [Martynenko] Мартыненко В.А. 1977. Род *Nymphoides* Hill. — Флора Северо-Востока европейской части СССР. Т. 4. С. 64.
- [Mayorov et al.] Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2020. Чужеродная флора Московского региона. М. 576 с.
- [Orlova] Орлова Н.И. 1993. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения. — Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. Т. 77. 261 с.
- [Perfil'yev] Перфильев И.А. 1936. Флора Северного края. Архангельск. Ч. 2–3. 397 с.
- [Reshetnikova et al.] Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Крылов А.В. 2019. Черная книга Калужской области. Сосудистые растения. Калуга. 342 с.
- [Schmalhausen] Шмальгаузен И.Ф. 1886. Флора Юго-Западной России, то есть губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей. Киев. 783 с.
- [Schmidt] Шмидт В.М. 2005. Флора Архангельской области. СПб. 346 с.
- [Shkhagapsoev et al.] Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Шхагапсоева К.А. 2021. Черная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик. 200 с.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Нотов А.А. 2011. Черная книга флоры Тверской области. Чужеродные виды в экосистемах Тверского региона. М. 279 с.
- [Vinogradova, Kuklina] Виноградова Ю.К., Кукулина А.Г. 2012. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М. 186 с.

NYMPOIDES PELTATA (MENYANTHACEAE) – A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF LENINGRAD REGION

V. A. Bubyreva^{a, #} and V. M. Khrabryi^{b, ##}

^aSt. Petersburg State University Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bZoological Institute of the Russian Academy of Sciences Universitetskaya Emb., 1, St. Petersburg, 199034, Russia

[#]e-mail: bubyreva@mail.ru

^{##}e-mail: lanius1@yandex.ru

The article presents data on the locality of *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) Kuntze, a new species for the flora of the Leningrad Region. A rare alien species forms extensive thickets on Lake Nakhimovskoye (Vyborgsky District).

Keywords: flora, Leningrad region, Menyanthaceae, *Nymphoides peltata*, biological invasions, alien species

REFERENCES

- Baranova O.G., Bralgina Ye.N., Koldomova Ye.A., Markova Ye.M., Puzyrev A.N. 2016. Chernaya kniga flory Udmurtskoy Respubliki [Black book of flora of the Udmurt Republic]. Moscow, Izhevsk. 68 p. (In Russ.).
- Beketov A.N. 1884. Ob Arkhangel'skoy flore [About the Arkhangel'sk flora]. — Tr. SPb. ob-va yestestvoispyt. Vol. 15. P. 523–616 (In Russ.).
- Chernaya kniga flory Belarusi: chuzherodnyye vredonosnyye rasteniya [Black book of flora of Belarus: alien harmful plants]. 2020. Minsk. 407 p. (In Russ.).
- Chernaya kniga flory Sibiri [The Black Book of Siberian Flora]. 2016. Novosibirsk. 440 p. (In Russ.).
- Doronina A.Yu. 2007. Sosudistyye rasteniya Karel'skogo peresheyka (Leningradskaya oblast') [Vascular plants of the Karelian Isthmus (Leningrad region)]. Moscow. 574 p. (In Russ.).
- Efimov P.G., Konechnaya G.Yu. 2018. Konspekt flory Pskovskoy oblasti [Synopsis of the flora of the Pskov region]. Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Hultén Eric, Fries Magnus. 1986. Atlas of North European vascular plants: north of the Tropic of Cancer. Vol. 1–3. Königstein, Koeltz.
- Hultén Eric. 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden: fanerogamer och ormbunksväxter [Atlas of the distribution of vascular plants in northwestern Europe]. Stockholm, Generalstabens Litografiska Anstalt. 512 p.
- Ikonnikov S.S. 1978. Rod *Nymphoides* Séguier [Genus *Nymphoides* Seguer]. — Flora Yevropeyskoy chasti SSSR. Vol. 3. P. 88 (In Russ.).
- IPNI (The International Plant Name Index). URL://www.ipni.org/
- Kravchenko A.V. 2007. Konspekt flory Karelii [Synopsis of the flora of Karelia]. Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).
- Kuznetsov N.I. 1888. Issledovaniye flory Shenkurskogo i Kholmogorskogo uyezdov Arkhangel'skoy gubernii [Study of the flora of the Shenkur and Kholmogory districts of the Arkhangel'sk province] — Tr. SPb. ob-va yestestvoispyt. Vol. 19. P. 67–160 (In Russ.).
- Martynenko V.A. 1977. Rod *Nymphoides* Hill. [Genus *Nymphoides* Hill.]. — Flora Severo-Vostoka yevropeyskoy chasti SSSR. Vol. 4. P. 64 (In Russ.).
- Mayorov S.R., Alekseyev Yu.Ye., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. 2020. Chuzherodnaya flora Moskovskogo regiona [Black book of the Moscow region]. Moscow. 576 p. (In Russ.).
- Orlova N.I. 1993. Konspekt flory Vologodskoy oblasti. Vysshiye rasteniya [Synopsis of the flora of the Vologda region. Higher plants]. — Tr. SPb. ob-va yestestvoispyt. Vol. 77. 261 p. (In Russ.).
- Perfil'yev I.A. 1936. Flora Severnogo kraya. Arkhangel'sk [Flora of the Northern Territory]. Part 2–3. 397 p. (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Mayorov S.R., Krylov A.V. 2019. Chernaya kniga Kaluzhskoy oblasti. Sosudistyye rasteniya [Black book of the Kaluga region. Vascular plants]. Kaluga. 342 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoyev S.Kh., Chadayeva V.A., Shkhagapsoyeva K.A. 2021. Chernaya kniga flory Kabardino-Balkarskoy Respubliki [Black book of flora of the Kabardino-Balkarian Republic]. Nal'chik. 200 p. (In Russ.).
- Shmal'gauzen I.F. 1886. Flora Yugo-Zapadnoy Rossii, to yest' guberniy: Kiyevskoy, Volynskoy, Podol'skoy, Poltavskoy, Chernigovskoy i smezhnykh mestnostey [Flora of South-Western Russia, that is, provinces: Kyiv, Volyn, Podolsk, Poltava, Chernigov and adjacent areas]. Kiyev. 783 p. (In Russ.).
- Shmidt V.M. 2005. Flora Arkhangel'skoy oblasti [Flora of the Arkhangel'sk region]. St. Petersburg. 346 p. (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Kuklina A.G. 2012. Resursnyy potentsial invazionnykh vidov rasteniy. Vozmozhnosti ispol'zovaniy chuzherodnykh vidov [Resource potential of invasive plant species. Opportunities for the use of alien species]. Moscow. 186 p. (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Notov A.A. 2011. Chernaya kniga flory Tverskoy oblasti. Chuzherodnyye vidy v ekosistemakh Tverskogo regiona [Black book of flora of the Tver region. Alien species in the ecosystems of the Tver region]. Moscow. 279 p. (In Russ.).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

**К 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
ГЕОРГИЯ ИВАНОВИЧА РОДИОНЕНКО**

© 2023 г. Н. Б. Алексеева^{1,*}, В. И. Дорофеев^{1,**}

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

*e-mail: a_nina@bk.ru;

**e-mail: vdorofeyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.06.2023 г.

После доработки 18.09.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

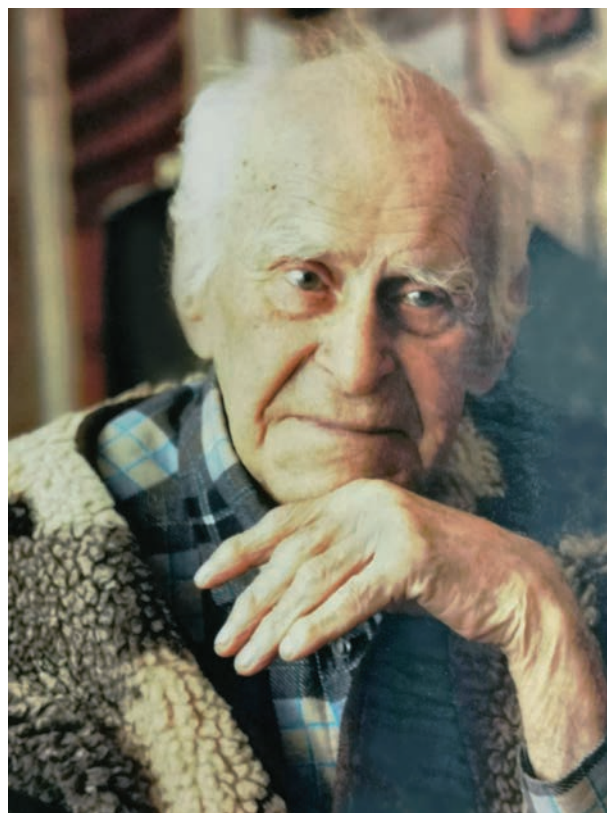
DOI: 10.31857/S0006813623090028, EDN: JUNQME

Георгий Иванович Родионенко родился 28 марта 1913 г. в Абхазии, в Сухуми (ныне г. Сухум). В январе 1937 г. он окончил Всесоюзный институт субтропических культур. С 1936 по 1939 г. работал заведующим научно-исследовательским сектором в совхозе Ильич (село Гульрипш, Сухумского р-на), где освоил агротехнику субтропических культур закрытого и открытого грунта. В феврале 1939 г. Георгий Иванович приехал в г. Ленинград по приглашению профессора Сергея Владимировича Порецкого и начал работать в Ботаническом институте помощником садовода. В мае 1939 г. был прикреплен к Балхашской экспедиции БИНа научным сотрудником, где занимался отбором посевного и посадочного материала травянистых декоративных растений, пригодных для озеленения территории медеплавильного комбината, ныне ПО “Балхашцветмет”.

В сентябре 1939 г. Родионенко поступил в аспирантуру по специальности “Зеленое строительство и цветоводство” с темой исследования “Опыт интродукции декоративных травянистых растений в Северном Прибалхашье”. Его научным руководителем был профессор Борис Алексеевич Федченко. До мая 1942 г. Георгий Иванович продолжал выезжать с группой институтских коллег на длительные сроки в город Балхаш. Следует отметить, что некоторое время он проживал в г. Бийске у жены.

19 мая 1942 г. Родионенко был призван Балхашским районным военным комиссариатом в армию и до 1-го апреля 1944 года проходил обучение в различных военных училищах, эвакуированных в Казахстан и Среднюю Азию. Сначала он был определен командиром отделения 39-го запасного стрелкового полка (г. Акмолинск, Среднеазиатский военный округ). С марта 1943 г. назначен командиром отделения 13-го запасного

артиллерийского полка 3-й запасной артиллерийской бригады того же округа, а с 23 мая 1943 г. Георгий Иванович зачислен курсантом Харьковского артиллерийского училища, которое с 1942 г. было дислоцировано в г. Фергане. Офицерское звание — “младший лейтенант” — ему присвоено 1 апреля 1944 г.



Георгий Иванович Родионенко, 2008 год.
Georgy Ivanovich Rodionenko, 2008.

После успешного прохождения обучения Георгия Ивановича направили в распоряжение Командующего Ленинградским фронтом генерала армии Л.А. Говорова, и с 29 мая назначили командиром взвода 228 отдельного истребительного дивизиона 196 стрелковой дивизии Ленинградского фронта. 21 августа 1944 г. был переведен в 863 стрелковый полк 196 стрелковой дивизии. При награждении Г.И. Родионенко орденом Красной Звезды в наградном листе от 24 августа 1944 г., записано: “Работая командиром взвода, он в борьбе с немецкими захватчиками проявил себя бесстрашным воином, хорошо организовал огонь своего взвода, при поддержке наступающей пехоты уничтожил огневые точки противника, тем самым обеспечил успешное продвижение нашей пехоты. В последних боях взвод товарища Родионенко уничтожил до 8 станковых пулеметов, до 6 ручных пулеметов и до 30 гитлеровцев” (Central archive of the RF..., 2020).

Георгий Иванович участвовал в боевых действиях недолго, всего несколько недель, так как вследствие тяжелого ранения у него была ампутирована правая голень. 9 февраля 1945 г. он был признан негодным к военной службе и снят с воинского учета (Central archive branch..., 2020). После нескольких месяцев прохождения реабилитации в различных медицинских учреждениях, Родионенко вернулся в БИН в 1946 г., где продолжил обучение в аспирантуре для завершения диссертационной работы. Одновременно он принял участие в работе по восстановлению коллекционных фондов. Вместе с сотрудниками Ботанического сада Андреем Алексеевичем Князевым и Владимиром Прокопьевичем Каверзневым Георгий Иванович был командирован на Кавказ, чтобы подготовить и доставить в Ленинград крупную партию субтропических растений, полученную в дар от Сухумского ботанического сада (ныне Ботанический сад Академии наук Абхазии). В 1946 г. в Ленинград прибыли 1736 экземпляров крупномерных растений в восьми железнодорожных вагонах. Это стало началом возрождения разнообразия коллекции субтропических растений нашего сада, утраченного в период блокады.

В 1946 г. Георгий Иванович защитил кандидатскую диссертацию. В июне 1948 г. он был назначен руководителем экспедиции, предпринятой по инициативе профессора Сергея Яковлевича Соколова, заведующего Ботаническим садом. Целью экспедиции, направленной в высокогорную часть Адлерского района Краснодарского края, был сбор живых растений, для восстановления коллекционного фонда открытого грунта БИН. В составе отряда были сотрудники сада Борис Николаевич Замятнин, Зинаида Михайловна Силина и Ольга Максимилиановна Полетико. В итоге работы была собрана коллекция живых растений, насчитывающая 272 отдельных образца: из них

167 травянистых многолетников, остальные — деревья и кустарники. Всего собрано около 12 тыс. экземпляров живых растений и около 225 образцов семян различных видов.

С 1 апреля 1954 г. Георгий Иванович был принят в докторантуру БИН по специальности “Аклиматизация и интродукция растений”. Научными консультантами были член-корреспондент АН СССР Борис Константинович Шишкин и доктор биологических наук, профессор С.Я. Соколов. 14 мая 1958 г. Георгий Иванович успешно защитил диссертацию по теме: “Род Ирис — *Iris* L. (вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики)”.

Научные интересы Георгия Ивановича Родионенко обрели направление на монографическое изучение рода *Iris*, а позже на изучение других представителей сем. Iridaceae.

Еще с 1947 г. он проводил многолетние испытания многих видов рода *Iris*, представленных во флоре бывшего СССР, а в 1963 г., по рекомендации Александра Григорьевича Головача (ArkhiV BIN RAN, 1959), сформировал первый в нашей стране Иридарий. Для изучения природной изменчивости растений в Иридарии были высажены дикорастущие растения, а для демонстрации результатов селекции — многочисленные культурные формы.

В уникальной по богатству экспозиции Иридария, созданного Георгием Ивановичем, впервые демонстрировались более 100 дикорастущих видов, а также разнообразие форм более 500 сортов ирисов, объединенных в 17 групп, связанных общностью генетического происхождения. Здесь проводились испытания для введения в культуру представителей около 40 других родов семейства, составляющих важнейший фонд для дальнейшей селекционной работы: *Acidanthera*, *Crocus*, *Gladolus*, *Fresia*, *Tigridia* и др.

Ирисологов всего мира особенно интересовала природоохранная деятельность Георгия Ивановича, направленная на сохранение видового разнообразия ирисов в природных популяциях. При этом особое внимание Родионенко уделял крайне редким и эндемичным видам. Так, благодаря деятельности Георгия Ивановича, растения узкоэндемичного *Iridodictyum winogradowii* (Fomin) Rodion., известного лишь на горе Ломтис Мта (Месхетский хребет, Малый Кавказ), были размножены на экспериментальных участках Ботанического сада БИН РАН, а затем возвращены в естественные условия обитания в 1989 г.

Многие годы Георгий Иванович проводил масштабную селекционную работу. Он отобрал свыше 850 образцов ириса с новыми окрасками цветков и получил зимостойкие формы для интродукции в условия северо-запада Советского Союза (Baranova, Smirnov, 2013). Особое внима-

ние он уделял группе бородатых ирисов. Совершаясь полученные гибриды, Георгий Иванович отбирал в основном полиплоиды. Этим методом в 1961 году он получил сорта, названные: 'Абхазия', 'Андрей Князев', 'Галина Уланова', в 1964 г. — 'Аркадий Райкин', 'Золото Канады', 'Золотое Руно', затем появились сорта 'Карабах', 'Людмила Пахомова', 'Тимури', 'Хеллен Цеппелин' и, намного позже, 'Анна Ахматова', 'Анна Зексель', 'Анна Снегина' и 'Онега'.

В 70-е годы институт получил возможность ежегодно приобретать сортовой материал ирисов у ведущих зарубежных фирм и селекционных центров. Этот сортовой материал Георгий Иванович использовал для гибридизации ирисов и отбора наиболее перспективных форм для акклиматизации. Одновременно с закупками на адрес ботанического сада поступают в дар растения от зарубежных селекционеров из Англии, Германии, Канады, Литвы, США, Японии, а также из Главного ботанического сада АН СССР (г. Москва).

На базе полученного материала Родионенко начал работу по подбору исходного ассортимента садовых ирисов, способных расширить период их цветения. На Иридарии в экспозиции бородатых ирисов появляются культивары отечественной селекции. Всего из садовой группы бородатых ирисов на Иридарии прошли испытание 100 из них, в т. ч. 17 были созданы Георгием Ивановичем. В настоящее время в экспозиции сохраняются 8 сортов его селекции.

Впервые, благодаря Георгию Ивановичу Родионенко, в коллекции сада появились сорта ирисов, созданные на основе селекции растений, относящихся к видам секции *Spuria* (подрод *Xyridion* рода *Iris* L.). В садоводческой литературе они получили имя "Спуриа ирисы" (*Spuria Irises*) по названию родоначальника многочисленных сортов этой группы — Касатик спуриа, или ирис ложный (*I. spuria* L.).

Среди сеянцев *I. spuria*, полученных от свободного опыления, Георгий Иванович создал сорт со светло-золотисто-желтой окраской цветков, получивший впоследствии название 'Молдова', позже появились еще два сорта: 'Фригия' — ирис чисто белый и 'Ленкорань' — густо фиолетово-синий с желтым глазком на наружных листочках околоцветника (Rodionenko, 2002).

Во многом благодаря Георгию Ивановичу становится очень популярной садовая группа сибирских ирисов, с которой он начал работать в 1954 г. Виды этой группы относятся к подроду *Limniris*. В цветоводческой литературе их называют "Сибирские ирисы" по названию самого распространенного *I. sibirica* L.

Среди растений *Iris sanguinea* Donn, полученных из Таганрога, он отбирает форму с ярко-фиолетовыми цветками и называет ее 'Фиалкой', а в

1980 г. из сборов 1967 г., сделанных на сухом берегу оз. Ханка в окрестностях пос. Турьего Рога, он отбирает еще одну необычную форму *I. sanguinea*, назвав ее по месту сбора — 'Ханка'. Следующим сортом стал 'Эдуард Регель', в 1996 году так названный в честь директора (1875—1892 гг.) Императорского ботанического сада. Он был выведен с использованием семенного материала, присланного McEwen из США.

Уникальных успехов добился Георгий Иванович в создании новых форм и сортов из садовой группы Японские ирисы, родоначальником которых явился ирис мечевидный (*I. ensata* Thunb.). В 1951 г. садовод В. Алферов прислал 20 сортов этих ирисов в подарок ботаническому саду от совхоза "Южные культуры" (город Адлер), которые, к сожалению, погибли в зиму 1953—1954 гг. Но перед этим, Георгий Иванович успел выполнить серию скрещиваний с ирисом, полученным из Горноалтайской опытной станции (ныне — ФГУП "Горно-Алтайское") от И.В. Верещагиной. В 1956 г. был получен первый зимостойкий сорт: 'Василий Алферов'. Позже появились зимостойкие сорта 'Алтай' и 'Дерсу Узала', 'Шамаханская Царица', 'Шестиглазка' и др.

Из садовой группы водолюбивых ирисов *I. pseudacorus* L. на Иридарии Георгий Иванович выделил крупноцветковую форму, зарегистрированную как сорт: 'Курлен', который, возможно, является естественным гибридом между курской и ленинградской популяциями *I. pseudacorus*.

По результатам многолетних исследований касатиков в 1961 году Г.И. Родионенко была опубликована монография "Род Ирис" (Rodionenko, 1961), английская версия которой издана в Лондоне.

Материалы книги Георгия Ивановича вызвали большой интерес у специалистов всего мира. В 1968 г. ему была присуждена награда Британского общества ирисоводов (British Iris Society) — Медаль памяти Майкла Фостера (Michael Foster Plaque), знаменитого английского ученого (Professor Sir Michael Foster (1836—1907)). В 1999 г. Г.И. Родионенко стал первым ботаником в мире, кому была вручена медаль Беатрис Варбуртон (The Bee Warburton Medal), учрежденная Американским обществом ирисоводов (The American Iris Society).

С 1970 по 1981 г. Георгий Иванович был заведующим Ботаническим садом БИН РАН, затем — ведущим научным сотрудником, а с 1998 г. — научным консультантом. Во время заведывания садом ему удалось добиться выделения площади под карантинный питомник на территории сада, закупки и установки голландской оранжереи с автономным обогревом и пополнения штата для обслуживания этого объекта. Со времени начала функционирования оранжереи живой ботаниче-

ский материал, поступающий из зарубежных стран, стал проходить карантин на территории института.

Одновременно с научно-исследовательской работой Георгий Иванович вел огромную научно-организационную деятельность. В 60-е годы он являлся представителем Ленинградского областного и Ленинградского городского отделений Всероссийского общества содействия охране природы и озеленению населенных пунктов. В течение 2-х лет (1971–1972 гг.) он возглавлял кафедру озеленения населенных мест и садово-паркового хозяйства в Лесотехнической академии им. С.М. Кирова (ныне – Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова). Оказывал научно-методическую помощь и давал консультации по ботаническим и агробиологическим вопросам в области интродукции и акклиматизации растений, декоративного садоводства и зеленого строительства, неоднократно выступал с лекциями и докладами в Доме Природы и в Обществе “Знание”.

На дачном участке своей последней помощницы Ирины Макаровой под Старым Петергофом Георгий Иванович продолжал заниматься селекцией ирисов (Rodionenko, 2002, 2013). Для Иридария с этого участка в 2012 году БИН РАН приобрел 20 сортов ирисов. Среди них 6 сортов были выведены Георгием Ивановичем и Ириной Макаровой: *I. setosa* ‘Лабрадор’, *I. sibirica* ‘БИМ’, *I. sibirica* ‘Императрица’, *I. sibirica* ‘Крошечка-Хаврошечка’, *I. sibirica* ‘Лиса Алиса’ и *I. sibirica* ‘Рио-Рита’.

В 2013 г. Г.И. Родионенко отпраздновал свой столетний юбилей в Актовом зале БИН РАН. Зал не мог вместить всех ботаников-коллег и многочисленных друзей юбиляра из различных уголков нашей страны. Поздравить Георгия Ивановича приезжал мэр Санкт-Петербурга Г.С. Полтавченко, который, узнав, что у юбиляра готова рукопись книги – “Постигая тайны природы (Судьба моя – ирисы)”, оказал финансовую поддержку для ее издания.

6 апреля 2014 года сердце Георгия Ивановича остановилось. Яркая жизнь Г.И. Родионенко оборвалась на 102 году жизни.

За годы творческой деятельности Георгий Иванович участвовал в 17 научных экспедиционных поездках, он побывал во многих уголках нашей страны и за рубежом, в том числе в труднодоступных районах Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока.

На Иридарии Ботанического сада Петра Великого прошли испытание 36 культиваров селекции Г.И. Родионенко из 5 групп садовой классификации: Бородатые – 15, Японские – 7, Сибирские – 9, Спурия – 3, Водолюбивые – 2. Сейчас в экспозиции Иридария представлены 29 сортов.

Георгий Иванович является автором более 120 научных работ, в том числе 7 монографий. Список его основных публикаций приводится в юбилейной статье, посвященной 100-летию со дня рождения (Baranova, Smirnov, 2013). Георгий Иванович руководил 7 диссертантами – соискателями ученой степени кандидата биологических наук. Это А.А. Лепехина (Махачкала), Г.Т. Шевченко (Ставрополь), Л.Н. Миронова (Владивосток), Э.А. Бурова (Минск), А.Ф. Скрипченко (Ашхабад), Г.А. Фирсов (Ленинград), Т.И. Бенидзе (Сухуми). У него было много друзей, рядом с ним всегда находились ученики, любители ирисов и профессионалы ирисологи, с которыми он щедро делился своим богатым опытом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Тамаре Ивановне Симоненко, до 2020 года заведующей архивом БИН РАН, за помощь в работе с архивом и полковнику Смекалову Андрею Владимировичу за помощь в поиске документов и получение архивных справок из Центрального архива Министерства обороны и Министерства обороны РФ Центрального архива филиала (военно-медицинских документов, г. Санкт-Петербург).

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме “Коллекции живых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)”, рег. номер № 122011900031-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alexeeva] Алексеева Н.Б. 2009. Иридарий Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. СПб. 144 с.
- [Archive Komarov Botanical Institute RAS] Архив БИН РАН. Личное дело № 372 Родионенко Георгий Иванович. Начато 20.02.1939 г.
- [Archive Komarov Botanical Institute RAS] Архив БИН РАН. Фонд 273, оп. 19, № 175. Головач А.Г. 1959. Годовой отчет за 1958 год.
- [Baranova, Smirnov] Баранова М.В., Смирнов Ю.С. 2013. Георгий Иванович Родионенко: К 100-летию со дня рождения. – Бот. журн. 98 (8): 1063–1070.
- [Central archive of the RF...] Центральный архив Министерства обороны РФ. 2020. Архивная справка № 1/23084 от 03.12.2020.
- [Central archive branch...] Центральный архив Филиал (военно-медицинских документов, г. Санкт-Петербург). 2020. Архивная справка 6/0/4-1074 от 02.12.2020.
- [Rodionenko] Родионенко Г.И. 1961. Род Ирис. М.; Л. 215 с.
- Rodionenko G.I. 1987. The genus *Iris*. The British Iris Society, London, UK. 222p.
- [Rodionenko] Родионенко Г.И. 2002. Ирисы. СПб. 189 с.
- [Rodionenko] Родионенко Г.И. 2013. Постигая тайны природы (Судьба моя – ирисы). СПб. 260 с.

GEORGY IVANOVICH RODIONENKO (ON THE 110th ANNIVERSARY OF THE BIRTH)

N. B. Alexeeva^{a,#} and V. I. Dorofeyev^{a,##}

^a*Komarov Botanical Institute of RAS*

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]*e-mail: a_nina@bk.ru*

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

The memoirs of colleagues and excerpts from archival documents related to the life of Georgy Ivanovich Rodionenko served as material for this generalization. The name of Georgy Ivanovich is widely known among botanists of our country and all over the world. Georgy Ivanovich, first of all, is known to everyone as the creator of the Iridarium of the Botanical Institute. V.L. Komarov (RAS). For 35 years he was the scientific curator of the Iridaceae collection of the Botanical Garden of the BIN RAS. Thanks to his efforts, the BIN RAS Iris collection has become world famous.

Keywords: Iridarium, irises, pages of the biography, G.I. Rodionenko, World War II

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Tamara Ivanovna Simonenko, Head of the Archives of the BIN RAS, for her help in working with the archive, and to Colonel Andrey Vladimirovich Smekalov for help in searching for documents and obtaining archival certificates from the Central Archive of the Ministry of Defense and the Ministry of Defense of the Russian Federation of the Central Archive of the Branch (military medical documents, Saint Petersburg).

REFERENCES

- Alexeeva N.B. 2009. Iridariy Botanicheskogo sada Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova. [The Iridarium in the Botanical garden Komarov Botanical Institute]. St. Peterburg. 144 p. (In Russ.)
- Arkhiv BIN RAN. Lichnoe delo N372 Rodionenko Georgy Ivanovich. Nachato 20.02.1939 g. Arkhive Komarov Botanical Institute RAS. [Personal file number 372 Rodionenko Georgy Ivanovich. Started on 20.02.1939] (In Russ.).
- Arkhiv BIN RAN. Arkhive Komarov Botanical Institute RAS. [Fund 273, inventory 19, № 175. Golovach A.G. 1959. Annual Report for 1958] (In Russ.).
- Baranova M.V., Smirnov Yu.S. 2013. Georgi Ivanovich Rodionenko: on his centenary celebration. — Bot. Zhurn. 98 (8): 1063–1070 (In Russ.).
- Central archive of the RF Ministry of Defense. Archival referens N 1/23084 dated 03.12.2020. (Central Archive of the Ministry of Defense of the Russian Federation. Archive transcript № 1/23084 from 03.12.2020) (In Russ.).
- Central Archive Branch (military medical documents, St. Petersburg). Archival reference 6/0/4-1074 dated 02.12.2020. (Central Archive Branch (military medical documents, St. Petersburg). Archive transcript 6/0/4-1074 from 02.12.2020). (In Russ.).
- Rodionenko G.I. 1961. Genus Irises. Moscow, Leningrad. 215 p. (In Russ.).
- Rodionenko G.I. 1987. The genus *Iris*. The British Iris Society, London, UK. 222 p.
- Rodionenko G.I. 2002. Irises. St. Peterburg. 189 p. (In Russ.).
- Rodionenko G.I. 2013. Comprehending the secrets of nature (My destiny is irises). St. Petersburg. 260 p. (In Russ.).