

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 106

№ 7

MOSCOW
2021

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

A. L. Budantsev, 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),
D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
N. V. Bitjukova (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. 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),
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),
A. K. Sytin (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, 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

2021

СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 7, 2021

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Признаки покрытосеменных у домеловой пыльцы

Н. Е. Завьялова, М. В. Теклева

627

СООБЩЕНИЯ

Development of gametophytes of the introduced *Picea* species (Pinaceae) in the taiga zone (Karelia)

I. T. Kishchenko and V. V. Trenin

658

Находки растений-полемохоров в урочище “Зеленинский лес” (Брянская область)

Н. Н. Панасенко, Н. М. Решетникова

665

Фотосинтетический аппарат *Taraxacum arcticum* и *Taraxacum officinale* (Asteraceae) на Западном Шпицбергене

Н. Ю. Шмакова, Е. Ф. Марковская, О. В. Ермолаева, К. В. Морозова

676

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Tholurna dissimilis (Caliciaceae, Ascomycota) в России

Г. П. Урбанавичюс

683

First reliable record of *Diphasiastrum issleri* (Lycopodiaceae) in Siberia

Yu. A. Ivanenko

688

Дополнения к флоре Кемеровской области (2010–2020 гг.)

С. А. Шереметова, И. А. Хрусталева, А. Н. Куприянов, Т. О. Стрельникова, Г. И. Яковлева, Е. Б. Роткина

696

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Ревизия *Vaucheria* sect. *Tubuligerae* (Xanthophyceae) в России

В. С. Вишняков

703

Новый вид рода *Adenophora* (Campanulaceae) из Сибири

М. С. Князев

724

Указатель новых названий растений

728

Указатель обозначенных типов

728

Contents

Vol. 106, No. 7, 2021

Reviews

Angiosperm features in pre-Cretaceous pollen

N. E. Zavalova, M. V. Tekleva

627

Communications

Development of gametophytes of introduced *Picea* species (Pinaceae) in the taiga zone (Karelia)

I. T. Kishchenko, V. V. Trenin

658

Finds of polemochorous plants in the tract “Zeleninskiy Les” (Bryansk Region)

N. N. Panasenko, N. M. Reshetnikova

665

Photosynthetic apparatus of *Taraxacum arcticum* and *Taraxacum officinale* (Asteraceae) in West Svalbard

N. Yu. Shmakova, E. F. Markovskaya, O. V. Ermolaeva, K. V. Morozova

676

Floristic Records

Tholurna dissimilis (Caliciaceae, Ascomycota) in Russia

G. P. Urbanavichus

683

First reliable record of *Diphasiastrum issleri* (Lycopodiaceae) in Siberia

Yu. A. Ivanenko

688

Additions to the flora of Kemerovo Region (2010–2020)

*S. A. Sheremetova, I. A. Khrustaleva, A. N. Kupriyanov, T. O. Strelnikova,
G. I. Yakovleva, E. B. Rotkina*

696

Systematic Reviews and New Taxa

Revision of *Vaucheria* sect. *Tubuligerae* (Xanthophyceae) in Russia

V. S. Vishnyakov

703

A new species of the genus *Adenophora* (Campanulaceae) from Siberia

M. S. Knyazev

724

Index to new plant names

728

Index to designated types

728

ПРИЗНАКИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ У ДОМЕЛОВОЙ ПЫЛЬЦЫ

© 2021 г. Н. Е. Завьялова^{1,*}, М. В. Теклева^{1,**}

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117647, Россия

*e-mail: zavial@mail.ru

**e-mail: tekleva@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2021 г.

После доработки 01.04.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

Дисперсные пыльцевые зерна – наиболее вероятный источник информации о возможном скрытом периоде истории покрытосеменных, так как они многочисленны, разнообразны, переносились на значительные расстояния; кроме того, по палинологическим комплексам накоплен огромный массив данных. В обзоре рассмотрены находки пыльцы, проявляющей признаки покрытосеменных, из отложений, в которых достоверные макроостатки этой группы не найдены. Признаки общей морфологии, скульптуры, ультраструктуры, имеющиеся для некоторых палинотипов данные о связи с макроостатками позволяют вполне убедительно интерпретировать подавляющее большинство таких находок как пыльцу голосеменных. В домеловой палеонтологической летописи такие находки встречаются спорадически и не складываются в цепь находок, соответствующую реконструированной эволюционной последовательности, но выглядят единичными звеньями не из самого начала цепи, тогда как последовательное появление палинотипов покрытосеменных в меловых отложениях вполне согласуется с молекулярно-филогенетическими реконструкциями диверсификации этой группы. Наиболее интригующими оказываются находки домеловой сетчатой пыльцы, однако пермская сетчатая пыльца известна из микроспорангиев хвойных, а для одного из триасовых палинотипов показан характерный для голосеменных тип ультраструктуры эндэкзины.

Ключевые слова: дисперсные пыльцевые зерна, СМ, СЭМ, ТЭМ, ископаемые, покрытосеменные

DOI: 10.31857/S0006813621070115

Цель настоящего обзора – рассмотреть находки ископаемой пыльцы, проявляющей черты сходства с пыльцой покрытосеменных, из отложений, в которых макроостатки этой группы растений, принимаемые как несомненные всеми экспертами, не известны, и попытаться понять, каково значение таких находок и может ли их углубленное изучение приблизить нас к раскрытию дарвиновской “отвратительной тайны” покрытосеменных.

AVOMINABLE MYSTERY

Поскольку это крылатое выражение с момента его появления в 1879 году в письме Чарльза Дарвина Джозефу Хукеру употреблялось в литературе в очень разных контекстах, W. Friedman (2009) перечитал переписку тех лет Дарвина с несколькими коллегами о покрытосеменных и попытался разобраться, что именно казалось Дарвину настолько отвратительно загадочным. Оказалось, что это не идентификация ближайших родственников покрытосеменных, а их внезапное появле-

ние и высокая скорость диверсификации в середине мела, противоречившие представлениям Дарвина о постепенности эволюции. Для разрешения этого противоречия он высказал гипотезу о долгой неизвестной домеловой истории покрытосеменных на исчезнувшем острове или континенте Южного полушария. Хотя идея не удовлетворяла в полной мере и его самого, он неоднократно возвращался к ней в разные годы. Другое объяснение было высказано в переписке с Дарвином Гастроном де Сапорта, предположившим, что к резкому ускорению эволюционных процессов могло привести коэволюционное взаимодействие между цветковыми растениями и насекомыми-опылителями. При таком объяснении оказывался излишним продолжительный этап ранней эволюции покрытосеменных, не отраженный в ископаемой летописи из-за исчезнувшего ли материка или из-за произрастания первых покрытосеменных в неподходящих для фоссилизации горных условиях (вариант Джона Болла, цитируется по Friedman, 2009).

За полтора века палеоботаникой пройден большой путь и накоплен значительный фактический материал (Taylor et al., 2009), в том числе и по происхождению и ранней эволюции покрытосеменных (Красилов, 1989). Больше нет оснований думать, что где-то от нас скрытан неизученный материк. Открыта и задокументирована раннемеловая история покрытосеменных. В более древних отложениях открыты ранее неизвестные крупные группы высших растений. Появилась палеопалинология — наука об ископаемых пыльцевых зернах и спорах (Traverse, 2007). Тем не менее, несмотря на все приложенные усилия, остатки беспорных покрытосеменных в домеловых отложениях не найдены. Громкие юрские находки покрытосеменных оказывались меловыми после более тщательных датировок вмещающих отложений. Например, отложения, из которых был описан *Archaeofructus* Sun, Dilcher, Zheng et Zhou, трактовались как юрские (~145 млн лет назад, Sun et al., 1998), но в настоящее время их относят к раннему мелу — границе баррема и апта (~124.6 млн лет назад, Yang, Jiang, 2007). Или же первоначальная интерпретация находок в качестве покрытосеменных развенчивалась в процессе дополнительных исследований, как *Nanjinganthus* Fu et al. (Fu et al., 2018), переинтерпретированный в работах Coiro et al. (2019) и Sokoloff et al. (2019).

КОНФЛИКТ МЕЖДУ “МОЛЕКУЛЯРНЫМИ” И ИСКОПАЕМЫМИ ДАТИРОВКАМИ

Представление о том, что важные этапы возникновения и ранней эволюции покрытосеменных не отражены в известной ископаемой летописи, получает постоянное подкрепление в связи с резким несовпадением палеоботанических данных и датировок, реконструируемых для покрытосеменных методами молекулярной филогенетики. “Молекулярные часы” удревняют момент возникновения покрытосеменных до юры, триаса или даже перми (см. обзор Magallón et al., 2015). A. Kawahara et al. (2019) утверждают, что существует общий консенсус, что 300 млн лет назад (т.е. еще в карбоне) некоторые линии покрытосеменных уже существовали. H. Li et al. (2019) датируют возникновение покрытосеменных концом триаса (рэтом) и вводят понятие так называемого юрского покрытосеменного провала длительностью около 70 миллионов лет между их датировкой и первыми беспорными находками покрытосеменных в палеонтологической летописи. Этот феномен авторы объясняют все той же неполнотой палеонтологической летописи из-за редкой встречаемости ранних покрытосеменных в растительном покрове, их неподходящих для фоссилизации свойств, малых размеров цветков или комбинации этих факторов. Они все еще надеются, что палеоботаники найдут ископаемые

покрытосеменные в юрских или более древних отложениях. Острую дискуссионность вопроса подтверждает только что вышедшая статья, в которой домеловое появление покрытосеменных обосновывается с помощью Байесовского метода (Silvestro et al., 2021), и появившаяся вдогонку критика этих построений (Budd et al., 2021).

Нужно признать, что палеонтологическая летопись всегда будет неполна для растений в том смысле, что они практически никогда не фоссилизуются целиком. Палеоботаники имеют дело не с гербарным листом, на котором аккуратно прикреплены все части растения, и не с живым экземпляром из ботанического сада, а с разрозненными листьями, побегами, стволами, семенами, цветками, тычинками, плодами и другими остатками некогда живого растения. Из этих разрозненных частей мозаики нужно правильно собрать обратно единую картинку, причем некоторые детали отсутствуют, а все имеющиеся несут в большей или меньшей степени неполную информацию о материнском растении.

Однако, когда говорят о возможных пропущенных этапах эволюции растений, упреки к палеонтологической летописи в неполноте далеко не всегда заслуженны. Есть растительные остатки, которые встречаются исключительно часто, в самых разных отложениях, и которые гораздо более многочисленны и разнообразны, чем любые другие типы растительных фоссилий. Это палинологические остатки — дисперсные пыльцевые зерна и споры. N. Hughes сравнил имеющиеся данные по дисперсной пыльце и данные по макроостаткам растений с океаном, в котором встречаются редкие маленькие островки суши (Hughes, 1994). И потому, что такой тип растительных фоссилий очень многочисленный, и потому, что он оказался востребован в биостратиграфии, в частности в связи с поисками горючих ископаемых, объем накопленных палинологических данных исключительно велик (Traverse, 2007).

Пыльцевые зерна могут переноситься на значительные расстояния от мест произрастания материнских растений, присутствуя даже и в морских отложениях. Если места произрастания ранних покрытосеменных по любым причинам действительно были неблагоприятны для фоссилизации, или у самих растений из-за каких-либо их свойств потенциал фоссилизации был низким, то из всех типов ископаемых остатков, которые могли остаться от ранних цветковых растений, наибольший шанс дойти до исследователя имеют пыльцевые зерна. Таким образом, дисперсные пыльцевые зерна — наиболее вероятный источник информации о возможном скрытом периоде истории покрытосеменных; и дисперсные пыльцевые зерна углубленно изучали именно под этим углом зрения. Удачно, что их наружные оболочки

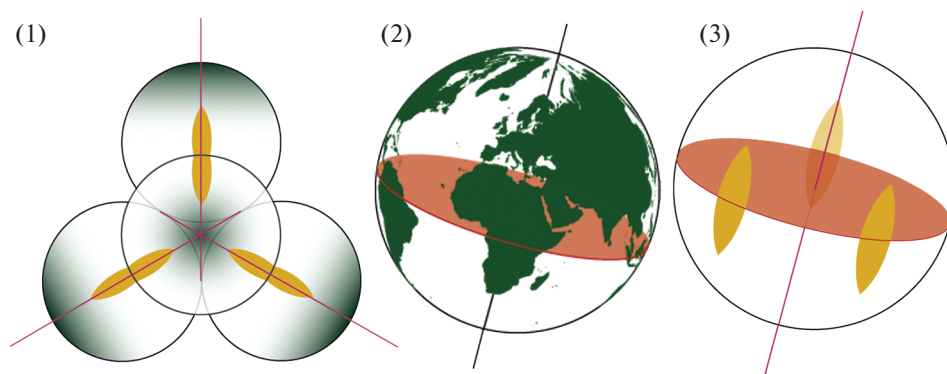


Рис. 1. Расположение пыльцевых зерен в тетраде и апертур на пыльцевом зерне. Воспроизведено из Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: figs. 1, 2A, 2B). 1 – тетрада пыльцевых зерен, дистальные полюса закрашены зеленым; 2 – полярная ось и экваториальное сечение; 3 – положение экваториальных борозд (colpi) на пыльцевом зерне.

Fig. 1. Orientation of pollen grains in the tetrad and position of apertures on the pollen grain. Reproduced from Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: figs. 1, 2A, 2B). 1 – tetrad of pollen grains, distal poles shaded green; 2 – polar axis and equatorial plane; 3 – position of colpi on the pollen grain.

образованы исключительно хорошо сохраняющимся веществом – спорополленином, и, хотя в ископаемом состоянии остаются только спорополлениновые оболочки, именно с ними связана основная часть таксономической информации, которую можно извлечь из морфологии пыльцевого зерна.

В ПОИСКАХ ПЫЛЬЦЫ ДОМЕЛОВЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ (ДАННЫЕ СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ)

До начала использования в палеопалинологии электронных микроскопов поиск ископаемой пыльцы покрытосеменных основывался на данных световой микроскопии – судили по сходству общей морфологии с пыльцой нынеживущих покрытосеменных.

Самые древние дисперсные пыльцевые зерна, которые обычно признаются пыльцой покрытосеменных, найдены в раннемеловых (валанжинготеривских) палинокомплексах (~140–130 млн лет назад; Güebeli et al., 1984; Trevisan, 1988; Hughes, McDougall, 1994). Палинологи неоднократно пытались найти пыльцу покрытосеменных и в домеловых отложениях.

У покрытосеменных очень распространена трехбороздная, а точнее трехкольчатая пыльца, то есть пыльца с тремя меридиональными бороздами (colpus – борозда, расположенная меридионально). У нынеживущих голосеменных такая пыльца не известна. Сложность в том, что положение борозды (в области меридиана или же на дистальном, удаленном от центра тетрады, или проксимальном, приближенном к центру тетрады, полюсе) можно определить, когда пыльцевые зерна еще соединены в тетрады (рис. 1: 1–3).

В дисперсном состоянии пыльцевые зерна, как правило, встречаются в монадах, по которым чаще нельзя понять, наблюдаем ли мы кольпус (меридиональную борозду) или сулькус (дистальную борозду).

При находках трехбороздной пыльцы в домеловых отложениях всегда рассматривался вопрос, не является ли она пыльцой покрытосеменных. Трехбороздная пыльца *Eucommiidites* Erdtman впервые была найдена в палинокомплексах нижней юры (~199–201 млн лет назад), в геттанге Швеции (Erdtman, 1948). Позднее выяснилось, что такая пыльца встречается в отложениях от верхнего триаса и до верхнего мела включительно (<https://paleobotany.ru/palynodata/species/81198>, рис. 2: 6). G. Erdtman она была интерпретирована как пыльца двудольных и названа в честь современной *Eucommia* Oliv., с пыльцой которой он сравнил изученную ископаемую пыльцу (рис. 2: 3–5). Хотя геттангские отложения Швеции к моменту этой публикации Erdtman уже были изучены с палеоботанической точки зрения, не было найдено никаких остатков, которые можно было интерпретировать как остатки покрытосеменных (например, Nathorst, 1878). С тех пор верхнетриасовые-среднеюрские флоры Швеции интенсивно изучались многими исследователями; в этих богатых флорах, представленных многочисленными экземплярами из десятков местонахождений, были выявлены водоросли, мхи, сфенофиллы, плауны, папоротники, семенные папоротники, саговники, беннеттитовые, гинкговые, хвойные, но покрытосеменные до настоящего времени все еще не найдены (например, Pott, McLoughlin, 2009).

Судя по работе J. Rowley et al. (1992), в которой цитируются представления Erdtman о морфоло-

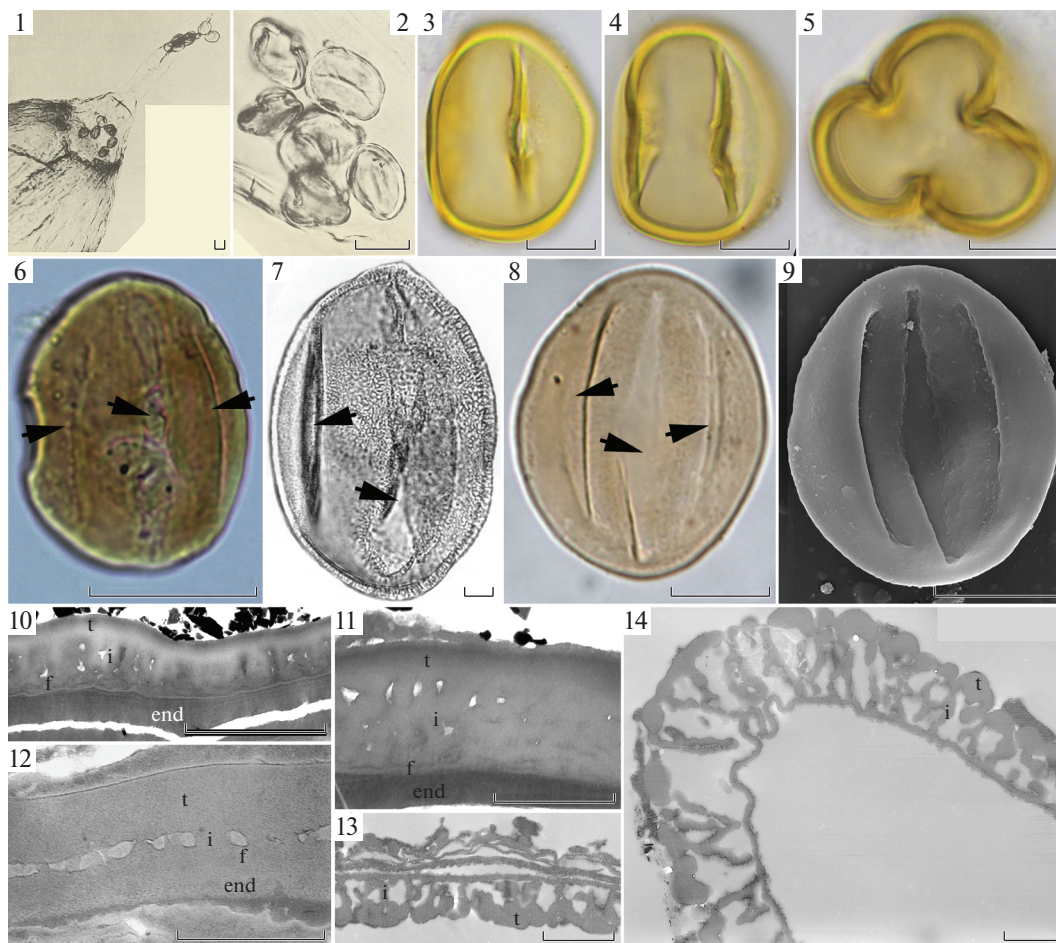


Рис. 2. Пыльцевые зерна типа *Eucommiidites* и современная пыльца *Eucommia*

1, 2 – *Eucommiidites delcourtii* Hughes, обнаруженные в микропиле *Spermatites pattensis* Hughes, мел, Англия, воспроизведено из Hughes (1961: pl. 38 (1, 7)); 3–5 – пыльцевые зерна современной *Eucommia ulmoides* Oliv., СМ; 3, 4 – вид с экватора; 5 – вид с полюса, воспроизведено из Информационной системы... (2021); 6, 10, 11 – *Hastystrobus muirii* van Konijnenburg-van Cittert, юра, Англия, СМ (6, воспроизведено из Zavialova et al. (2019: fig. 3A)) и ТЭМ (дистальный (10) и проксимальный (11) участок, воспроизведено из Tekleva, Krassilov (2009: pl. II (8, 14)); 7, 13, 14 – *Cryptosacciferites pabularis* Krassilov et Tekleva, мел, Россия, СМ (7) и ТЭМ (апертурный (13) и безапертурный (14) участок, воспроизведено из Krassilov et al. (2003: figs. 5, 10); 8, 9 – *Pretricolpollenites bharadwaj* Balme, пермь, Иордания; 8 – СМ; 9 – СЭМ; 12 – *Bayeritheca hughesii* Kvaček et Pacltová, мел, Чехия, ТЭМ. t – покров, i – подпокровный слой, f – подстилающий слой, end – эндэксина, стрелки указывают на борозды. Масштабные линейки: 1–6, 8, 9 – 10 мкм, 7 – 6 мкм, 10, 14 – 1 мкм, 11, 12 – 0.5 мкм, 13 – 1.8 мкм.

Fig. 2. Pollen of *Eucommiidites* type and pollen of recent *Eucommia*

1, 2 – *Eucommiidites delcourtii* Hughes from micropyle of *Spermatites pattensis* Hughes, Cretaceous, England, reproduced from Hughes (1961: pl. 38 (1, 7)); 3–5 – pollen of recent *Eucommia ulmoides* Oliv., LM; 3, 4 – equatorial view; 5 – polar view, reproduced from Information system... (2021); 6, 10, 11 – *Hastystrobus muirii* van Konijnenburg-van Cittert, Jurassic, England, LM (6, reproduced from Zavialova et al. (2019: fig. 3A)) and TEM (distal (10) and proximal (11) region, reproduced from Tekleva, Krassilov (2009: pl. II (8, 14)); 7, 13, 14 – *Cryptosacciferites pabularis* Krassilov et Tekleva, Cretaceous, Russia, LM (7) and TEM (aperture (13) and non-aperture (14) region), reproduced from Krassilov et al. (2003: figs. 5, 10); 8, 9 – *Pretricolpollenites bharadwaj* Balme, Permian, Jordan; 8 – LM; 9 – SEM; 12 – *Bayeritheca hughesii* Kvaček et Pacltová, Cretaceous, Czech Republic, TEM. t – tectum, i – infratectum, f – foot layer, end – endexine, arrows indicate furrows. Scale bars: 1–6, 8, 9 – 10 μ m, 7 – 6 μ m, 10, 14 – 1 μ m, 11, 12 – 0.5 μ m, 13 – 1.8 μ m.

гии пыльцы *Eucommia* и приводятся его интерпретационные рисунки, Erdtman сравнивал пыльцу *Eucommiidites* с *Eucommia*, так как меридиональные борозды у последней тоже развиты неодинаково. Последующие исследователи (Kuyl et al., 1955; Couper, 1956; Hughes, 1961) интерпре-

тировали *Eucommiidites* как пыльцу с полярной (дистальной) и двумя латеральными бороздами, а не как пыльцу с тремя меридиональными бороздами, как ожидалось бы от пыльцы покрытосеменных. Позже пыльцу *Eucommiidites* стали находить в пыльцевых камерах и микропиле дисперс-

ных семян характерной для голосеменных морфологии (рис. 2: 1, 2; Hughes, 1961, 1994; Brenner, 1963, 1967; Reymanówna, 1968, Pedersen et al., 1989). Hughes нашел такие пыльцевые зерна в дисперсном состоянии, соединенными в тетраду, что подтвердило характерное для пыльцевых зерен голосеменных немеридиональное расположение борозд (Hughes, 1994). Появились находки в микроспорангиях голосеменных (Pedersen et al., 1989; Friis, Pedersen, 1996; Kvaček, Pacltová, 2001; рис. 2: 6). В настоящее время из вероятных покрытосеменных этот палинотип окончательно исключен.

Для растений с пыльцой *Eucommiidites* описано новое семейство Erdtmanithecaceae в составе нового порядка Erdtmanithecates (Friis, Pedersen, 1996), однако выявленное значительное разнообразие ультраструктуры экзины этих пыльцевых зерен из отложений разного возраста и географии заставляет предполагать, что их материнские растения, скорее всего, принадлежали нескольким неродственным группам голосеменных растений (рис. 2: 10–14; Tekleva et al., 2006). Кроме *Eucommiidites*, в мезозойских отложениях встречаются трехборздные пыльцевые зерна родов *Cryptosacciferites* Krassilov et Tekleva (рис. 2: 7) и *Zolerella* Scheuring, с перми по юру – *Pretricolpипollenites* Danze-Corsin (рис. 2: 8, 9; Tekleva et al., 2019). Неодинаковое развитие борозд позволяет предполагать, что и эта пыльца принадлежала голосеменным растениям и одна из борозд была дистальной; в ассоциации с макроостатками растений к настоящему моменту пыльцевые зерна этих трех родов не найдены (Tekleva et al., 2006).

К сожалению, не так часто встречаются пыльцевые зерна, так или иначе ассоциированные с другими типами остатков растений, например, найденные на поверхности листьев, частей цветков, семян, плодов, или обнаруженные *in situ*, то есть внутри генеративных остатков, например, в тычинках или в микропиле семян (рис. 2: 1). Именно такие находки особенно важны для обоснованных реконструкций растений прошлого. Если же брать не все макроостатки, ассоциированные с находками пыльцы, а только генеративные части, в которых найдена инситная пыльца, то диспропорция становится еще более резкой. Можно провести грубое сравнение. В последнем каталоге инситных пыльцевых зерен и спор насчитывается более 400 палинологических таксонов (Balme, 1995), тогда как в базе данных Palynodata, содержащей ссылки на подавляющее большинство палеопалинологических работ, вышедших с 1974 по 2006 год, – более 122 тысяч таксонов дисперсных пыльцевых зерен и спор (<https://paleobotany.ru/palynodata>). Хотя из этой пропорции мы не можем вычленить данные о пыльце покрытосеменных, понятно приблизительное соотношение, показывающее как меру

нашего незнания, так и важность данных по дисперсной пыльце.

Другой тип дисперсной пыльцы, который также первоначально был отнесен к покрытосеменным, это *Classopollis* Pflug (рис. 3: 1, 2). Впервые такая пыльца была обнаружена В.С. Малявкиной (1949). Ею было опубликовано лаконичное описание в тексте дихотомического ключа, сопровождавшееся схематическим изображением, но несколько требований кодекса ботанической номенклатуры не были выполнены. Независимо от Малявкиной тот же палинотип был описан Н. Pflug (1953). Номенклатурная коллизия между *Classopollis* и *Corollina* Malyavkina (а также *Circulina* Malyavkina) по-разному решалась в последующие десятилетия, когда о работе Малявкиной стало известно за пределами Советского Союза (например, Cornet, Traverse, 1975; Traverse et al., 1975; Van Erve, 1982). В настоящее время палинологи называют такую пыльцу *Classopollis* (Traverse, 2004). Это сфероидальная пыльца с небольшой псевдопорой (утонченный участок эктэксины округлых очертаний) на дистальном полюсе (рис. 3: 1, 12), кольцевым утончением (римулой – узким циркумпольярным каналом, немного смещенным к дистальной полусфере и отделяющим ее от остальной поверхности пыльцевого зерна, рис. 3: 1, 9) и пояском в области экватора (утолщением, которое обычно бывает с внутренними ребрами, но может быть и без них, рис. 3: 5, 12), и, иногда, с небольшой трехлучевой проксимальной щелью (рис. 3: 9, 11) и проксимальными выростами – филаментами (рис. 3: 7). Она встречается в мезозойских отложениях очень часто, от верхнего триаса до конца мела (~237–66 млн лет назад), и, возможно, даже преодолевает границу мела и палеогена и проходит в даний (Petrosyants, Bondarenko, 1983). Как пыльца покрытосеменных она трактовалась по признакам общей морфологии и первоначально была интерпретирована совершенно неправильно: Pflug смотрел на пыльцевое зерно, смятое в латеральном положении (рис. 3: 4, 5), и реконструировал у него наличие трех борозд. Однако *Classopollis* очень часто сохраняется и в тетрадах (рис. 3: 12), по которым легко можно понять, что псевдопора располагается на дистальном полюсе, а римула занимает субэкваториальное положение. Хотя от интерпретации Pflug быстро отказались, наличие нескольких разных апертур все же весьма необычно для пыльцы голосеменных, и предположение о покрытосеменной принадлежности *Classopollis* продержалось до появления инситных находок (Vagnard, 1968; Hlušík, Konzalova, 1976). Стало очевидно, что пыльца такого типа производилась хвойными семейства Cheirolepidiaceae (Alvin, 1982). *Classopollis* был одним из первых палинотипов, изученных с помощью ТЭМ (Pettitt, Chaloner, 1964). Интересно, что сходство с покрытосемен-

Рис. 3. Морфология и ультраструктура пыльцы *Classopollis*

1, 2 — *Classopollis martinottii* Reyre, мел Ливана; 1 — СЭМ, черные стрелки указывают на псевдопору, видимую как небольшое углубление в области дистального полюса, закругленной линией обозначен экваториальный пояс, его внутренние ребра скрыты сплошным покровом; 2 — СМ, на просвет видны ребра экваториального пояса и как утонченный (более светлый) участок экзины — дистальная псевдопора, воспроизведено из Zavialova et al. (2010b: pl. 37 (1, 2)); 3, 6, 8, 10, 13, 14 — морфологические преобразования подпокровного слоя у представителей группы Circumpolles. Ранние Circumpolles (3 — *Duplicisporites granulatus* (Leschik) Scheuring, Carnian, Italy) имели подпокровный слой с многочисленными беспорядочно расположенными гранулами. Начиная с рэта (поздний триас), появляется подпокровный слой из больших, преимущественно однорядных гранул (6 — *Classopollis torosus* (Reissinger) Couper, рэт Англии, и 8 — *Classopollis meyeriana* (Klaus) Venkatachala et Góczán, келловей? Казахстана). В юрское время он постепенно трансформируется в столбиковидный подпокровный слой (10 — *Classopollis torosus*, келловей Сибири, и 13 — *Classopollis martinottii*, альб-сеноман? Ливана). В позднем мелу из столбиковидного возникает подпокровный слой с ветвящимися столбиковидными элементами (14 — *Classoidites glandis* Van Ameron, турон Франции). Стрелками обозначены элементы подпокровного слоя. Воспроизведено из Zavialova (2015: fig. 4). 4, 5, 7 — *Classopollis torosus*, вид сбоку, триас Англии; 4 — СЭМ, закругленной линией обозначен экваториальный пояс, его внутренние ребра скрыты сплошным покровом, белая стрелка указывает на римулу; 5 — СМ, закругленными линиями обозначен ребристый экваториальный пояс, на проксимальном полюсе видны филаменты; 7 — СЭМ, отчетливо видны филаменты на проксимальном полюсе (стрелка указывает на один из них), неопубликованные материалы Завьяловой и Г. Роги; 9, 11 — *Classopollis meyeriana*, проксимальная сторона, триас Англии, видна рудиментарная проксимальная щель (стрелка), воспроизведено из Zavialova et al. (2010a: figs. 4e, 5e); 12 — *Classopollis martinottii*, тетрада, очевидно, что псевдопора расположена дистально (обозначена стрелками на одном из пыльцевых зерен), а римула — в области экватора, закругленными линиями обозначен ребристый экваториальный пояс, мел Ливана, воспроизведено из Zavialova et al. (2010b: fig. 6a). Масштабные линейки: 1, 4, 5, 9, 11, 12 — 10 мкм, 2 — 20 мкм, 3, 6, 8, 10, 13, 14 — 1 мкм, 7 — 3 мкм.

Fig. 3. Morphology and ultrastructure of *Classopollis*

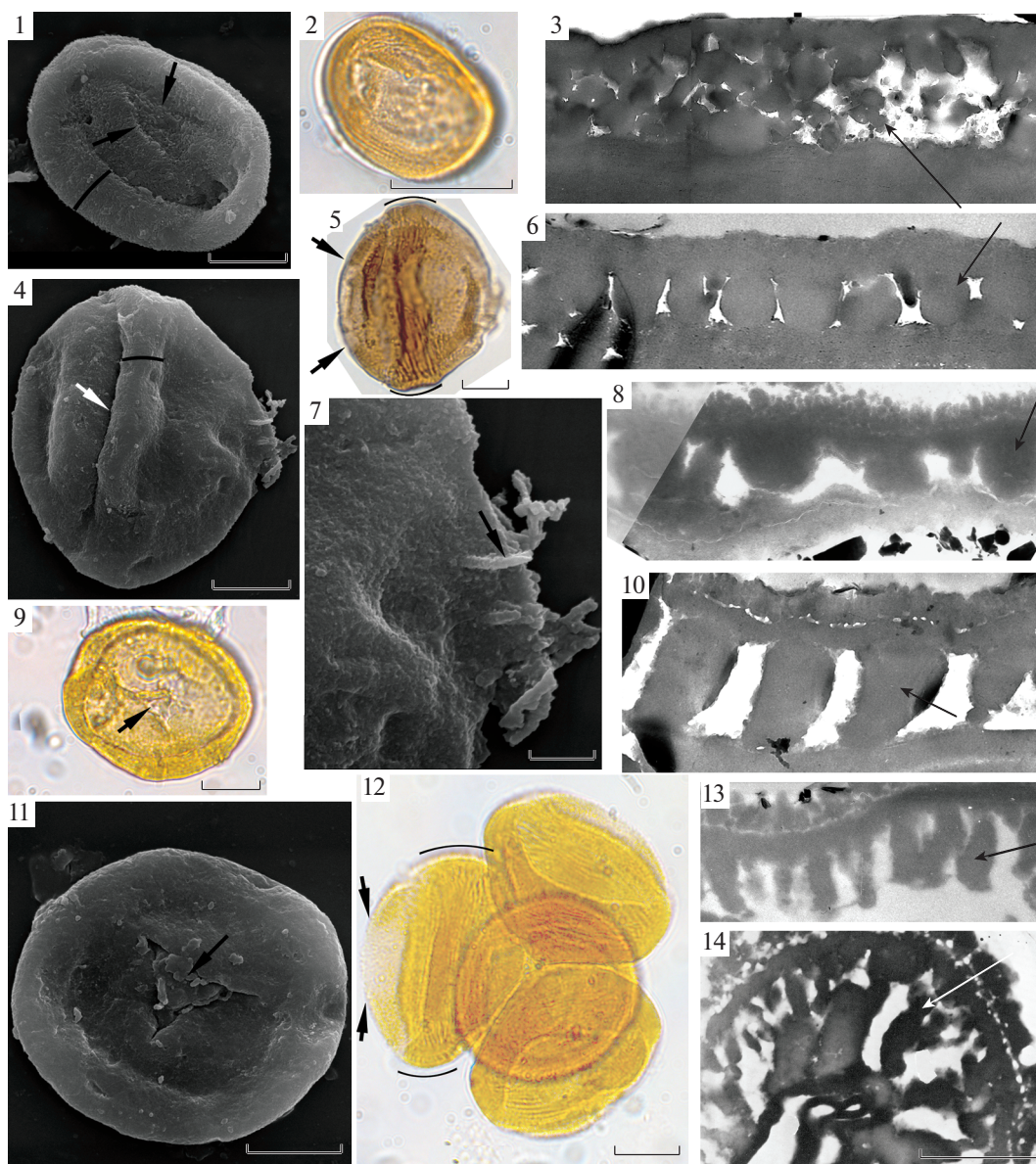
1, 2 — *Classopollis martinottii* Reyre, Cretaceous of Lebanon; 1 — SEM, black arrows point to the pseudopore visible as a depression in the area of the distal pole, curved line indicates the equatorial rim, its inner ribs are hidden under the solid tectum; 2 — LM, obliquely distal view, note ribs of the equatorial rim and the distal pseudopore visible as a thin (light) area of the exine, reproduced from Zavialova et al. (2010b: pl. 37 (1, 2)); 3, 6, 8, 10, 13, 14 — transformations of the infratectum in members of Circumpolles. Early members of Circumpolles (3 — *Duplicisporites granulatus* (Leschik) Scheuring, Carnian, Italy) had an infratectum of numerous small irregularly distributed granules. Since the Rhaetian an infratectum appeared that consists of large granules arranged predominantly in one row (6 — *Classopollis torosus* (Reissinger) Couper, Rhaetian, England, and 8 — *Classopollis meyeriana* (Klaus) Venkatachala et Góczán, Callovian?, Kazakhstan). This infratectum gradually transformed during the Jurassic into a columellate-like infratectum (10 — *Classopollis torosus*, Callovian, Siberia, and 13 — *Classopollis martinottii*, Albian–Cenomanian?, Lebanon). In the Late Cretaceous, the columellate-like infratectum gave rise to an infratectum with branching columellate-like elements (14 — *Classoidites glandis* Van Ameron, Turonian, France). Arrows point on elements of the infratectum. Reproduced from Zavialova (2015: fig. 4); 4, 5, 7 — *Classopollis torosus*, lateral view, Triassic of England; 4 — SEM, curved line indicates the equatorial rim, its inner ribs are hidden under the solid tectum, white arrow points to the rimula; 5 — LM, striated equatorial rim is marked by curved lines, note filaments on the proximal pole; 7 — SEM, filaments on the proximal pole are clearly visible (arrow points to one of them), unpublished materials by Zavialova and Roghi; 9, 11 — *Classopollis meyeriana*, proximal view, Triassic of England, note the rudimentary trilete scar (arrow), reproduced from Zavialova et al. (2010a: figs. 4e, 5e); 12 — *Classopollis martinottii*, a tetrad, distal position of the pseudopore (arrows, one of the pollen grains) and subequatorial position of the rimula are evident, striated equatorial rim is marked by curved lines, Cretaceous of Lebanon, reproduced from Zavialova et al. (2010b: fig. 6a). Scale bars: 1, 4, 5, 9, 11, 12—10 µm, 2—20 µm, 3, 6, 8, 10, 13, 14—1 µm, 7—3 µm.

ными было выявлено и на уровне ультраструктуры экзины, на чем мы еще остановимся ниже (Pock et al., 1990; Zavialova et al., 2010b).

В ПОИСКАХ ПЫЛЬЦЫ ДОМЕЛОВЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ (ДАННЫЕ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ)

Рассмотрим, какие признаки ультраструктуры экзины — сохраняющейся в ископаемом состоянии спорополениновой наружной оболочки пыльцевых зерен — могут иметь значение для выявления принадлежности пыльцевых зерен к покрытосеменным. Экзина подразделяется на эктэксину, в которой могут выделяться покров (= тектум), подпокровный слой (инфратектум) и подстилающий слой, и нижележащую эндэксину (рис. 4). Часто, на световом уровне, различают только сэксину (покров + инфратектум) и нэксину (подстилающий слой + эндэксина). Эктэксина может быть столбиковой, ячеистой, гранулярной

и гомогенной. В столбиковой эктэксине самый наружный слой, покров, лежит на цельных столбиках, которые упираются в подстилающий слой (рис. 4, рис. 5: 1, 3). Последний может отсутствовать, и тогда столбики соприкасаются с эндэксинной. Ячеистая эктэксина сформирована небольшими, ограниченными друг от друга подразделениями, — ячейками (рис. 5: 9, рис. 6, рис. 7: 1–6). Гранулярная эктэксина состоит из сферических элементов (рис. 3: 3, 6, рис. 5: 6, рис. 7: 7, 8). В гомогенной эктэксине структурных элементов выделить не удастся (рис. 5: 8). Все типы ультраструктуры эктэксины весьма разнообразны (например, Kirmann, Zavada, 1994, fig. 25–28 — ячеистая эктэксина; Doyle, 2009, pl. I — гранулярная эктэксина; Kvaček et al., 2016, fig. 8h–k, рис. 5: 1–9, рис. 7: 1–8), и их особенности часто позволяют высказывать убедительные предположения о ботанической принадлежности пыльцевых зерен.



Внутренний слой экзины, отличающийся от эктэксины по времени формирования и, часто, по электронной плотности, — эндэкзина — тоже может быть представлен несколькими вариантами ультраструктуры. Ламеллятная эндэкзина сформирована протяженными плоскими элементами — ламеллами (рис. 5: 7). Такая эндэкзина может состоять из многих (рис. 5: 7), нескольких (рис. 7: 7) или единственной ламеллы (рис. 5: 5). Эндэкзина также может быть гомогенной (рис. 5: 1, рис. 7: 8), мелкозернистой (Zavialova et al., 2001, pl. 2(4)), гранулярной (рис. 5: 2), губчатой. Она может быть равномерно развита по всему периметру пыльцевого зерна (рис. 8: 11), присутствовать только в некоторых областях или быть более

развитой в них (рис. 8: 5, 6), или полностью отсутствовать (рис. 5: 8). Особенности ультраструктуры эндэкзины могут иметь систематическое значение.

D. Doyle et al. (1975) рассмотрели имевшиеся к моменту написания их обзора данные по ультраструктуре экзины пыльцевых зерен современных и ископаемых семенных растений и предложили критерии разграничения между пыльцой голосеменных и примитивных покрытосеменных (рис. 9). Согласно этим авторам и у голосеменных, и у покрытосеменных покров может быть как четко отграничен от подпокрывного слоя, так и может постепенно в него переходить; а вот покров с большими перфорациями характерен

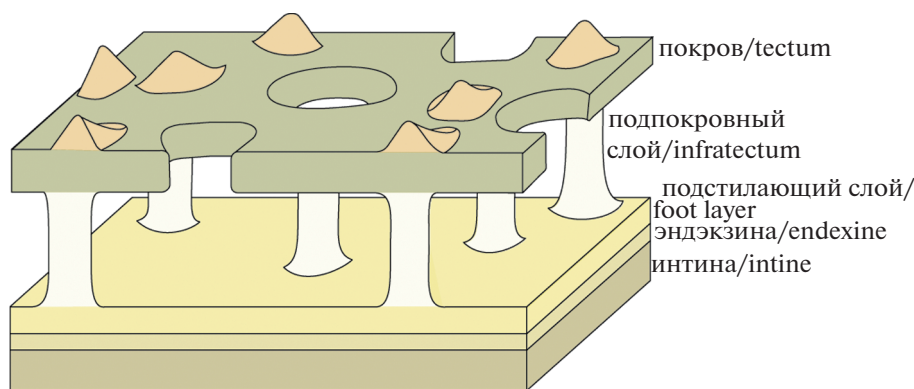


Рис. 4. Трехмерная модель столбиковой спородермы пыльцевого зерна покрытосеменного. Воспроизведено из Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: fig. 16A).

Fig. 4. 3D model of columellate sporoderm of angiosperm pollen. Reproduced from Halbritter et al. (2018, chapter Pollen Morphology and Ultrastructure: fig. 16A).

только для покрытосеменных. Пыльца с таким вариантом покрова называется полупокровной (семитектатной), а ее поверхность – сетчатой. У голосеменных встречается ячеистый и гранулярный варианты подпокровного слоя, у покрытосеменных – столбиковый и гранулярный; гранулярный подпокровный слой обнаружен и у предположительно примитивных, и у продвинутых членов обеих групп. По Doyle et al. (1975) голосеменные характеризуются ламеллярной эндэкзиной, развитой равномерно по всему периметру пыльцевого зерна, а покрытосеменные имеют неламеллярную эндэкзину, причем часто она присутствует только в апертурных областях или же отсутствует полностью. Авторы успешно применили сформулированные ими критерии для определения систематической принадлежности нескольких таксонов ископаемых дисперс-

ных пыльцевых зерен. Эта схема оказалась удачным рабочим инструментом, лучше которого до сих пор не предложено, но даже и сами авторы признавали ее условность.

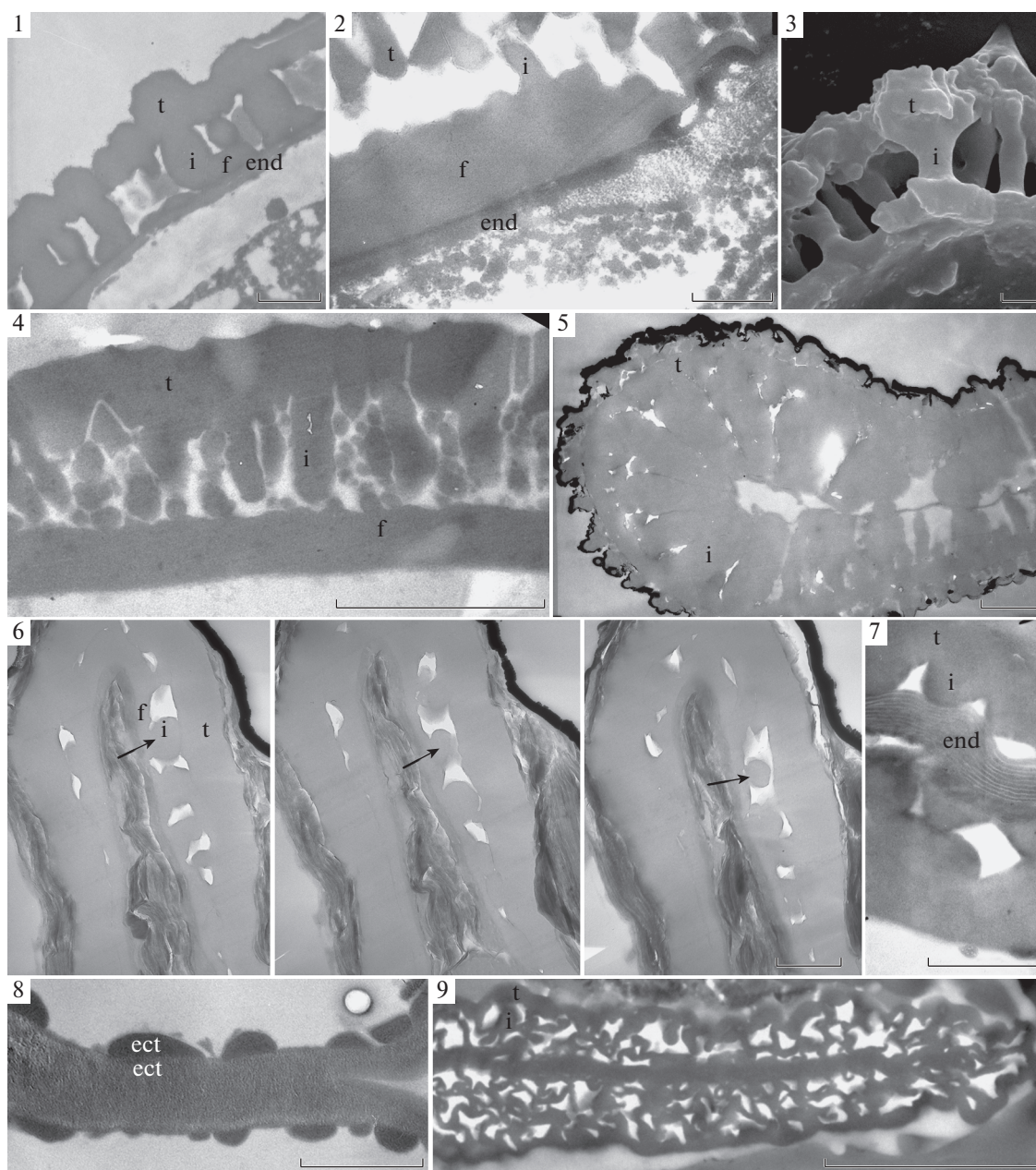
Итак, столбиковая эктэкзина считается отличительной особенностью покрытосеменных. Она значительно отличается от ячеистой эктэкзины и по процессу формирования, и по ультраструктуре у зрелого пыльцевого зерна. Тем не менее, выяснить, точно ли мы наблюдаем столбиковую эктэкзину, довольно часто бывает сложно. Различия между столбиковой и ячеистой эктэкзиной хорошо видны на трехмерных реконструкциях ультраструктуры (рис. 4, б). Однако ультрамикрографии срезов представляют собой двумерные изображения. Одиночные срезы некоторых вариантов ячеистой эктэкзины (например, с упорядоченны-

Рис. 5. Типы экт- и эндэкзины, ТЭМ (1, 2, 4–9) и СЭМ (3)

Столбиковая (1–3), столбиково-гранулярная (4), гранулярная (5–6), однородная (8) и ячеистая (9) эктэкзина. Гомогенная (1), гранулярная (2) и ламеллярная (7) эндэкзина. 1 – *Quercus john-tuckeri* Nixon et C.H. Mull., современный; 2 – *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, мел, Россия; 3 – *Achillea millefolium* L., современный, предоставлено С.В. Полевой; 4 – *Pseudoasterophyllites cretaceus* Feistm. ex Velen. (*Tucanopollis* тип), мел, Чехия; 5 – *Classopollis* sp., мел, Ливан, воспроизведено из Zavialova et al. (2010b: pl. 36 (5)); 6 – *Ginkgocycadophytus* sp., мел, Россия, воспроизведено из Zavialova et al. (2011: fig. 7H–J); 7 – *Antevsia zeileri* (Nathorst) Harris, триас, Германия, воспроизведено из Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert (2011: pl. III(2)); 8 – *Williamsoniella coronata* Thomas, юра, Англия, неопубликованные материалы Завьяловой к статье Zavialova et al. (2009); 9 – пыльца лигиноптерисового, пермь, Иордания, воспроизведено из Zavialova et al. (2020: fig. 5B). t – покров, i – подпокровный слой, f – подстиляющий слой, end – эндэкзина, стрелки указывают на гранулы подпокровного слоя. Масштабные линейки: 1, 5 – 0.7 мкм, 2, 7 – 0.5 мкм, 3, 4, 6 – 1 мкм, 8 – 1.3 мкм, 9 – 2.5 мкм.

Fig. 5. Types of ect- and endexine. TEM (1, 2, 4–9) and SEM (3)

Columellate (1–3), columellate-granular (4), granular (5–6), homogeneous (8), and alveolate (9) ectexine. Homogeneous (1), granular (2), and lamellate (7) endexine. 1 – *Quercus john-tuckeri* Nixon et C.H. Mull., recent; 2 – *Archaranthus krassilovii* N. Maslova et Kodrul, Cretaceous, Russia; 3 – *Achillea millefolium* L., recent, courtesy of Svetlana Polevova; 4 – *Pseudoasterophyllites cretaceus* Feistm. ex Velen. (*Tucanopollis* type), Cretaceous, Czech Republic; 5 – *Classopollis* sp., Cretaceous, Lebanon, reproduced from Zavialova et al. (2010b: pl. 36(5)); 6 – *Ginkgocycadophytus* sp., Cretaceous, Russia, reproduced from Zavialova et al. (2011: fig. 7H–J); 7 – *Antevsia zeileri* (Nathorst) Harris, Triassic, Germany, reproduced from Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert (2011: pl. III(2)); 8 – *Williamsoniella coronata* Thomas, Jurassic, England, unpublished material to Zavialova et al. (2009); 9 – lyginopterid pollen, Permian, Jordan, reproduced from Zavialova et al. (2020: fig. 5B). t – tectum, i – infratectum, f – foot layer, end – endexine, arrows indicate infratectal granules. Scale bars: 1, 5 – 0.7 μm , 2, 7 – 0.5 μm , 3, 4, 6 – 1 μm , 8 – 1.3 μm , 9 – 2.5 μm .



ми ячейки, расположенными перпендикулярно поверхности экзины) могут быть весьма сходны со срезами столбиковой эктэксины. В эпоху световой микроскопии наличие столбиковой эктэксины выявляли на оптических срезах; так все еще делают, если по тем или иным причинам не использованы электронно-микроскопические методы. На оптических срезах правильная ячейчатая эктэксина тоже весьма напоминает столбиковую. Гранулярная эктэксина, сформированная многочисленными мелкими беспорядочно ориентированными гранулами, совсем не похожа на столбиковую эктэксину (рис. 3: 3). Вариант гранулярной

эктэксины, при котором крупные гранулы расположены в один ряд и зажаты между покровом и подстилающим слоем (или эндэксиной), весьма напоминает столбиковую эктэксину и на одиночных ультратонких срезах, и на оптических срезах. Например, экзина пыльцевых зерен *Classopollis* из отложений верхнего триаса—нижней юры на оптических срезах похожа на столбиковую, но данные ТЭМ показывают, что подпокрывной слой сформирован однорядными крупными гранулами (рис. 3: 6; Pettitt, Chaloner, 1964; Zavialova et al., 2010a). Для более обоснованной интерпретации ультраструктуры и выбора в сомнительных случа-

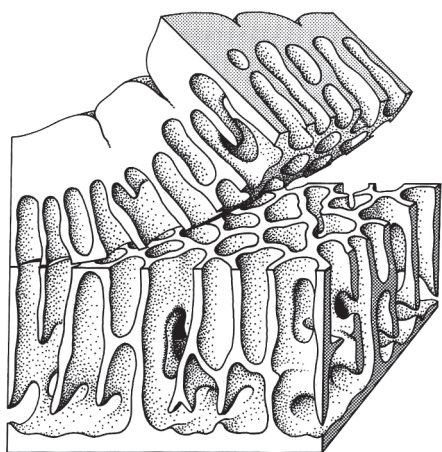


Рис. 6. Трехмерная реконструкция экзины современной *Zamia floridana* A. DC., показывающая удлиненно-ячеистую ультраструктуру. Экзина может выглядеть по-разному в зависимости от направления среза. Воспроизведено из Taylor, Zavada (1986).

Fig. 6. Three-dimensional representation of the exine of recent *Zamia floridana* A. DC., showing the elongated-alveolate ultrastructure. The exine appears on sections very different, dependent on the direction of the section. Reproduced from Taylor, Zavada (1986).

ях между гранулами, столбиками, ячейками нужно рассматривать не одиночные ультратонкие срезы, а их последовательную серию (например, Zavialova et al., 2011). Так, сферический элемент, “от начала до конца” пройденный серией срезов, на всех ультрамикротомографиях будет давать более или менее округлые изображения разного диаметра (рис. 5: 6), тогда как столбик может убедительно показаться округлым на одной из ультрамикротомографий серии, но будет иметь другие очертания на остальных. Для выявления типа структурного элемента могут быть полезны трехмерные модели ультраструктуры, получаемые с помощью ТЭМ-томографии (Zavialova et al., 2019).

По *Classopollis* имеются обширные данные ТЭМ. Оказалось, что пыльцевые зерна этого рода из отложений разного возраста несколько различаются по ультраструктуре. Однорядные гранулы формируют подпокровный слой у более древних представителей (рис. 3: 6, 8). У юрских и меловых *Classopollis* элементы подпокровного слоя вытягиваются и превращаются в столбиковидные структуры (рис. 3: 10, 13), а у наиболее позднего из изученных *Classopollis*, из отложений позднего мела, столбиковидные элементы подпокровного слоя ветвятся (рис. 3: 14; Zavialova, 2015). Здесь столбиковидная экзина является не подтверждением принадлежности к покрытосеменным, а ярким примером ангиоспермизации – появления у представителей самых разных групп голосеменных черт, характерных для покрытосеменных (Krassilov, 1989), причем параллелизмы с пыль-

цей покрытосеменных прослеживаются в ряду морфологических трансформаций от более ранних к более поздним *Classopollis* (рис. 3: 3, 6, 8, 10, 13, 14). Смешанная столбиково-гранулярная экзина наблюдалась у пыльцы позднемелового покрытосеменного *Pseudoasterophyllites cretaceous* Feistm. ex Velen. (Kvaček et al., 2016; рис. 5: 4). Возникновение столбиков из гранул ранее уже было предложено для некоторых покрытосеменных (Annonaceae), как и преобразование простых столбиков в ветвистые (Asteraceae). Например, A. Le Thomas, B. Lugardon (1976) наблюдали разнообразные переходы между гранулярной и столбиковой ультраструктурой эктэксина Annonaceae; у одних таксонов эктэксина выглядела полностью гранулярной, у других – полностью столбиковой, но наблюдались и переходные варианты, с присутствием и гранул, и столбиков или со столбиками, очертания которых позволяли предполагать, что они сформировались из гранул. Столбики формировались как путем слияния многочисленных мелких гранул, так и путем изменения очертаний крупных одиночных гранул. На последний вариант как раз и похоже то преобразование, которое, по нашему мнению, происходило у *Classopollis*. У дисперсных пыльцевых зерен морфологической группы Circumpolles, которая предположительно принадлежала самым ранним хейролепидиевым или их предкам, *Classopollis* – самый известный представитель этой группы, подпокровный слой состоит из многочисленных беспорядочно расположенных гранул (Zavialova, Roghi, 2005). Если предположение о ботанической принадлежности ранних представителей Circumpolles верно (инситные данные пока что отсутствуют), то крупные однорядные гранулы хейролепидиевых должны были возникать из многочисленных мелких гранул (рис. 3: 3, 6; Zavialova, 2015), как это имеет место у некоторых Annonaceae (Le Thomas, Lugardon, 1976).

Рассмотрим теперь дисперсную пыльцу *Clavatipollenites* Couper, характерную для отложений середины мела (баррема-альба, ~129.4–100.5 млн лет назад) всего мира (Tarasevich, Zhilin, 1999), а в некоторых регионах появляющуюся несколько раньше, например в валанжине–раннем готериве Марокко (Güebel et al., 1984), готериве Израиля (Brenner, 1996). Эти мелкие, широко эллиптические до округлых однобороздные сетчатые пыльцевые зерна, будучи встреченными в меловых палинологических комплексах, уверенно рассматриваются как пыльца покрытосеменных (рис. 8: 3). Такая интерпретация подтверждается и электронно-микроскопическими исследованиями (рис. 8: 1, 2, 5; например, Doyle et al., 1975; Walker, Walker, 1984; Zavada, 2004). Например, пыльцевые зерна *C. hughesii* Couper из баррема-апта США покровно-перфорированные до полупокровных, с хорошо развитыми столбиками под-

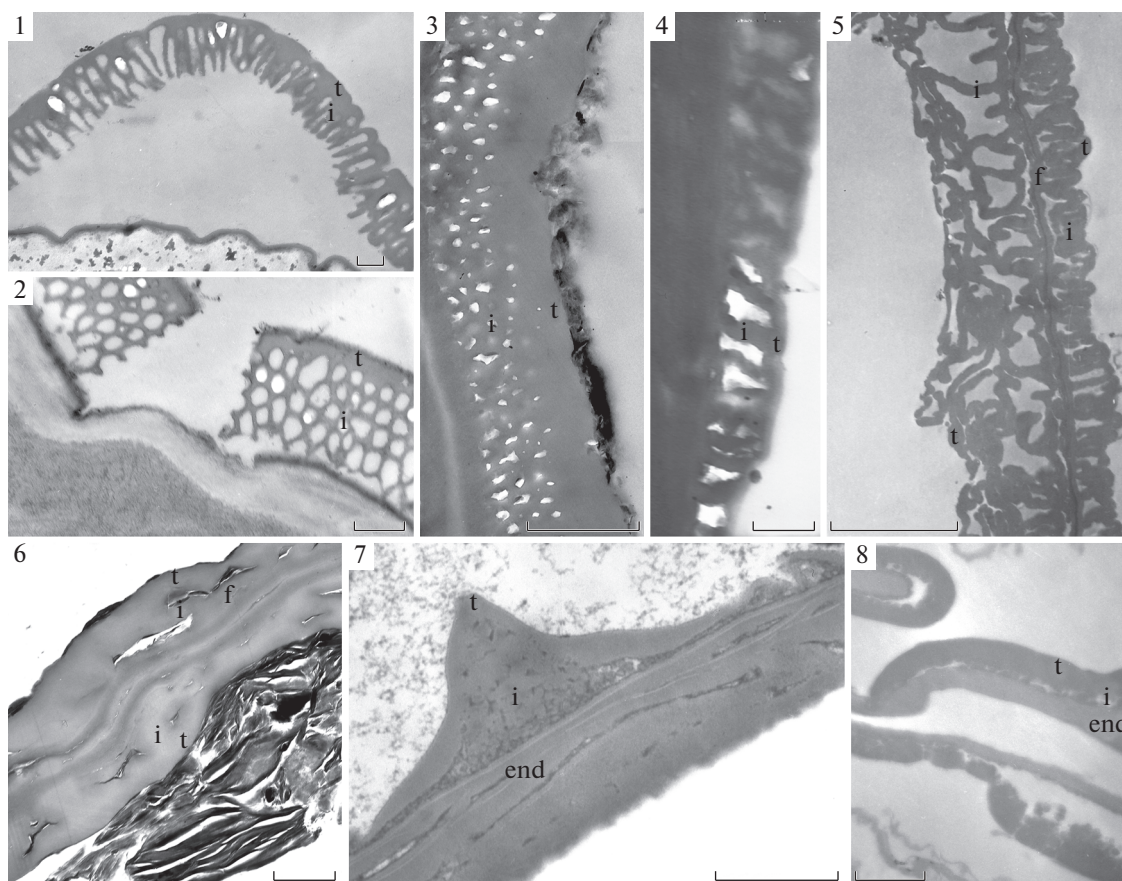


Рис. 7. Типы экт- и эндэксина, ТЭМ.

Ячеистая (1–6) и гранулярная (7, 8) эктэксина, ламеллярная (7) и гомогенная (8) эндэксина. 1, 2 – *Ceratozamia mexicana* Brongniart, современный, воспроизведено из Tekleva et al. (2007: pl. 20 (5, 6)); 3, 4 – *Androstrobus manis* Harris, юра, Англия, воспроизведено из Zavalova, van Konijnenburg-van Cittert (2016: pl. IV(2), VI(5)); 5 – *Preflosella nathania* Krassilov, мел, Россия; 6 – *Dinophyton spinosum* Ash, триас, США; 7 – *Gnetum leptostachyum* Blume, современный; 8 – *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, мел, Россия. t – покров, i – подпокровный слой, f – подстилающий слой, end – эндэксина. Масштабные линейки: 1, 4 – 0.3 мкм, 2 – 0.2 мкм, 3, 8 – 1 мкм, 5 – 3.7 мкм, 6 – 2.6 мкм, 7 – 0.5 мкм.

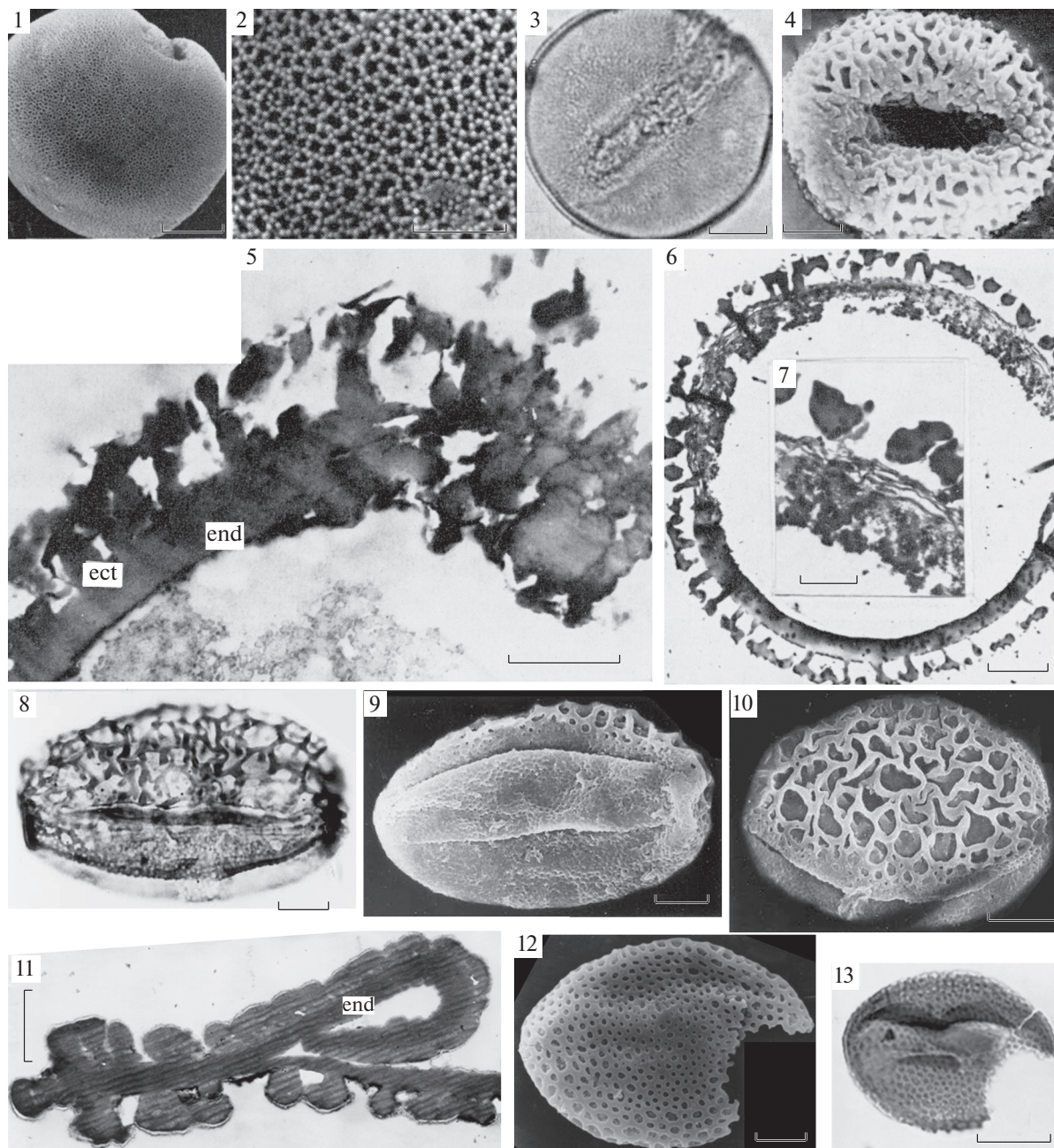
Fig. 7. Types of ect- and endexine. TEM.

Alveolate (1–6) and granular (7, 8) ectexine, lamellate (7) and homogeneous (8) endexine. 1, 2 – *Ceratozamia mexicana* Brongniart, recent, reproduced from Tekleva et al. (2007: pl. 20(5, 6)); 3, 4 – *Androstrobus manis* Harris, Jurassic, England, reproduced from Zavalova, van Konijnenburg-van Cittert (2016: pl. IV(2), VI(5)); 5 – *Preflosella nathania* Krassilov, Cretaceous, Russia; 6 – *Dinophyton spinosum* Ash, Triassic, USA; 7 – *Gnetum leptostachyum* Blume, recent; 8 – *Baisianthus ramosus* Krassilov et Bugdaeva, Cretaceous, Russia. t – tectum, i – infratectum, f – foot layer, end – endexine. Scale bars: 1, 4 – 0.3 μm, 2 – 0.2 μm, 3, 8 – 1 μm, 5 – 3.7 μm, 6 – 2.6 μm, 7 – 0.5 μm.

покровного слоя; толстая гомогенная эндэксина развита в районе апертур и отсутствует во вне-апертурных областях (Walker, Walker, 1984). Эта пыльца очень сходна с пыльцевыми зёрнами некоторых современных *Chloranthaceae*, например *Ascarina* J.R. Forst. et G. Forst (рис. 8: 4, 6, 7; Walker, Walker, 1984; Chlonova, Surova, 1988). Изучены также *Clavatipollenites* spp. 1, 2 (Walker, Walker, 1984): эктэксина столбиковая, а вот эндэксина отсутствует по всему периметру пыльцевого зёрна.

Кроме середины мела, *Clavatipollenites* спорадически встречается и в более древних отложениях, от самого позднего триаса – рэта – до начала

поздней юры – оксфорда (~208.5–163.5 млн лет назад, Batten, Koppelhus, 1996). В промежутке между оксфордом и валанжином – ранним готеривом, т.е. в течение около двадцати четырех миллионов лет, эта пыльца не обнаружена. Исследование раннеюрских (из геттанга – синемюра Дании) *Clavatipollenites*, выполненное с применением световой микроскопии и ТЭМ, выявило ультраструктуру эксина голосеменного типа (Batten, Dutta, 1997), резко отличающуюся от ультраструктуры меловых пыльцевых зёрн этого же морфотипа (Doyle et al., 1975; Walker, Walker, 1984). Изучив пять пыльцевых зёрн, авторы выделили целых три ультраструктурных типа; но мы



полагаем, что наблюдавшиеся различия объясняются разными направлениями срезов и (для третьего типа) худшей сохранностью. Эндэксина тонкая, равномерной толщины по всему периметру пыльцевого зерна, ламеллярная или гомогенная, у третьего типа отсутствует. Эктэксина ячеистая: на одних срезах или участках срезов ячеи однорядные, правильные, перпендикулярные поверхности экзины (Batten, Dutta, 1997, pl. V, fig. 8), а на других – выглядят двух-трехрядными, с округло-многоугольными очертаниями (Batten, Dutta, 1997, pl. V, fig. 7, 9). Разница объяс-

няется тем, что в первом случае ячеи перерезаны перпендикулярно поверхности оболочки пыльцевого зерна, а во втором случае – косо. Такое чередование можно наблюдать даже и на одном и том же срезе (например, Batten, Dutta, 1997, pl. V, fig. 7). Эктэксина такой ультраструктуры неизвестна у покрытосеменных, но зато характерна для пыльцевых зерен ископаемых и современных цикадовых (рис. 6, рис. 7: 1–4; Tekleva et al., 2007; Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2016). Кроме того, хотя D. Batten и R. Dutta (1997) не использовали в своем исследовании

Рис. 8. Сетчатые пыльцевые зерна.

1–3, 5 – *Clavatipollenites incisus* Chlonova, мел Сибири, общий вид в СЭМ (1), деталь поверхности в СЭМ (2), общий вид в СМ (3), срез в апертурной области, видно утолщение и расщепление эндэкины (end), ТЭМ (5); 4, 6, 7 – *Ascarina rubricaulis* Solms, современный, общий вид в СЭМ (4), срез ацетоллизированного пыльцевого зерна, в области апертурности видна ламеллярная эндэкина с многочисленными спорополлениновыми гранулами во внутренней части, ТЭМ (6), участок среза в ТЭМ (7); 8–10 – *Tricrinopollis olsenii* Cornet, триас США, общий вид, СМ (8), СЭМ (9, 10); 11–13 – *Monocrinopollis microreticulatus* Cornet, триас США, срез экзины, эндэкина более электронно-плотная, равномерно толстая, эктэкина утончается по направлению к апертуре, ТЭМ (11), общий вид в СЭМ (12) и в СМ (13). Масштабные линейки: 1, 3, 8, 9, 13 – 10 мкм, 2, 6 – 2.5 мкм, 4, 12 – 5 мкм, 5, 7, 11 – 1 мкм. Воспроизведено из (1–7) Chlonova, Surova (1988: pl. I–III); (8–10) Cornet (1989: pl. 2(19–21)); (11–13) Doyle, Hutton (1991: fig. 9.8(c, d, f)).

Fig. 8. Reticulate pollen grains.

1–3, 5 – *Clavatipollenites incisus* Chlonova, Cretaceous of Siberia, general view in SEM (1), detail of the surface in SEM (2), general view in LM (3), section of the apertural region of the pollen wall showing progressive thickening and splitting of endexine (end) and large sporopollenin granules near the margin of the aperture, TEM (5); 4, 6, 7 – *Ascarina rubricaulis* Solms, recent, general view in SEM (4), section of acetolyzed pollen grain showing distal apertural region of pollen wall, partly separated lamellate endexine with numerous sporopollenin granules in its inner part, TEM (6), enlargement of the section, TEM (7); 8–10 – *Tricrinopollis olsenii* Cornet, Triassic of USA, general view, LM (8), SEM (9, 10); 11–13 – *Monocrinopollis microreticulatus* Cornet, Triassic of USA, ultrathin section of the exine, note more electron dense endexine of constant thickness and ectexine that becomes thinner towards the aperture, TEM (11), general view in SEM (12) and in LM (13). Scale bars: 1, 3, 8, 9, 13 – 10 μm, 2, 6 – 2.5 μm, 4, 12 – 5 μm, 5, 7, 11 – 1 μm. Reproduced from (1–7) Chlonova, Surova (1988: pl. I–III); (8–10) Cornet (1989: pl. 2(19–21)); (11–13) Doyle, Hutton (1991: fig. 9.8(c, d, f)).

СЭМ, но и по срезам видно, что покров изученной ими юрской пыльцы *Clavatipollenites* сплошной, тогда как меловая пыльца *Clavatipollenites* – покровно-перфорированная до полупокровной. Сомнения в принадлежности юрских *Clavatipollenites* покрытосеменным высказывались и на основании данных световой микроскопии:

внимательное рассмотрение оптических срезов свидетельствовало скорее в пользу ячеистой, а не столбиковой экзины (например, Doyle et al., 1975; Batten, Dutta, 1997). Таким образом, имеющиеся находки домеловой пыльцы *Clavatipollenites* в качестве свидетельств появления покрытосеменных использовать нельзя.

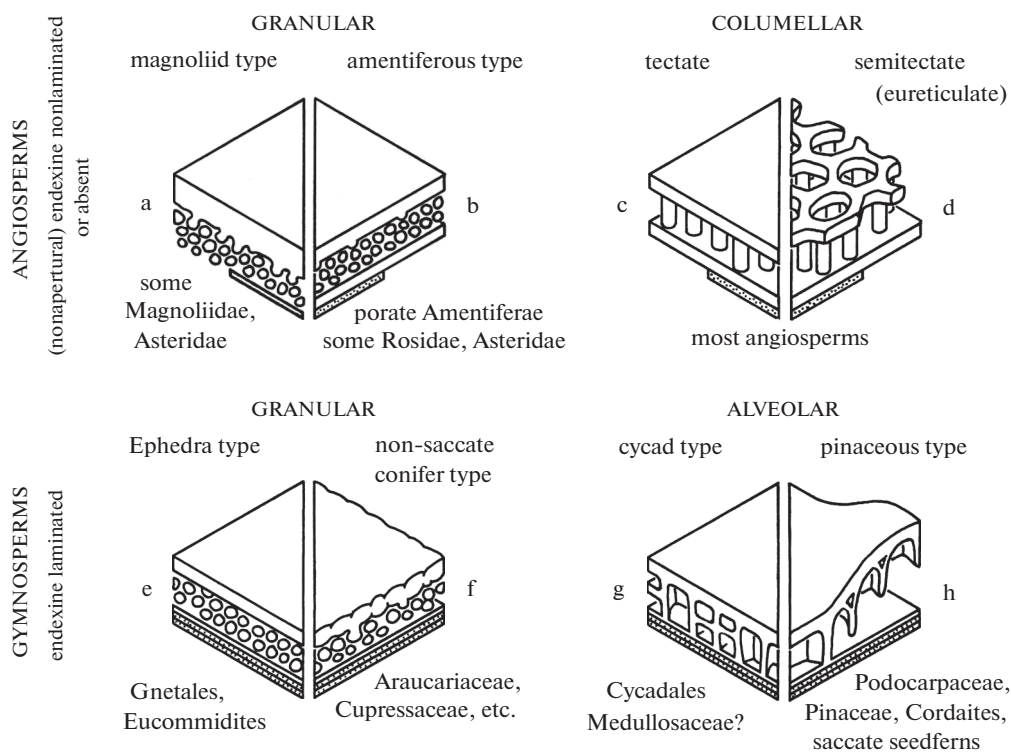


Рис. 9. Основные типы экзины пыльцы голосеменных и покрытосеменных (показаны внеапертурные области) и группы, для которых они наиболее типичны, воспроизведено из Doyle et al. (1975: fig. 1).

Fig. 9. Principal exine types in gymnosperm and angiosperm pollen (non-apertural regions) and groups in which they are most typically developed, reproduced from Doyle et al. (1975: fig. 1).

Рис. 10. Сетчатая пыльца, Normapolles и ребристая пыльца

1, 5, 8 – сетчатое пыльцевое зерно из триаса Швейцарии, СМ (1), КЛСМ (5, 8), воспроизведено из Hochuli, Feist-Burkhardt (2013: pl. I (1, 2, 5)); 2–4, 6, 7 – *Reticulatina microreticulata* (Efremova) Koloda, пермь Русской платформы, СМ (2), ТЭМ (3, 4), СЭМ (6, 7), воспроизведено из Zavialova, Gomankov (2009: pl. I (1, 2, 4–6)); 9 – *Oculipollis* sp., мел, Швеция, СМ, фото France Polette; 10, 16 – *Welwitschia mirabilis* Hook. f., современный, СМ (10), предоставлено Е.Э. Северовой и ТЭМ (16); 11, 13, 17 – *Ephedra multipartita* Chlonova, мел, Китай, СМ (11), СЭМ (13) и ТЭМ (17); 12, 15, 18 – *Lagenella martini* (Leschik) Klaus, триас, Австрия, СМ (12), СЭМ (15) и ТЭМ (18), воспроизведено из Tekleva, Roghi (2018: fig. 3, pl. I(7), II(5)); 14 – *Equisetosporites* sp., триас, Австрия, СЭМ. t – покров, i – подпокровный слой, end – эндэксина, стрелки указывают на апертур, звездочки – на ламеллы эндэксины. Масштабные линейки: 1, 5, 8 – 15–10 мкм, 2, 6 – 20 мкм, 3, 16 – 1 мкм, 4 – 2 мкм, 7 – 4 мкм, 17 – 0.5 мкм, 18 – 0.2 мкм.

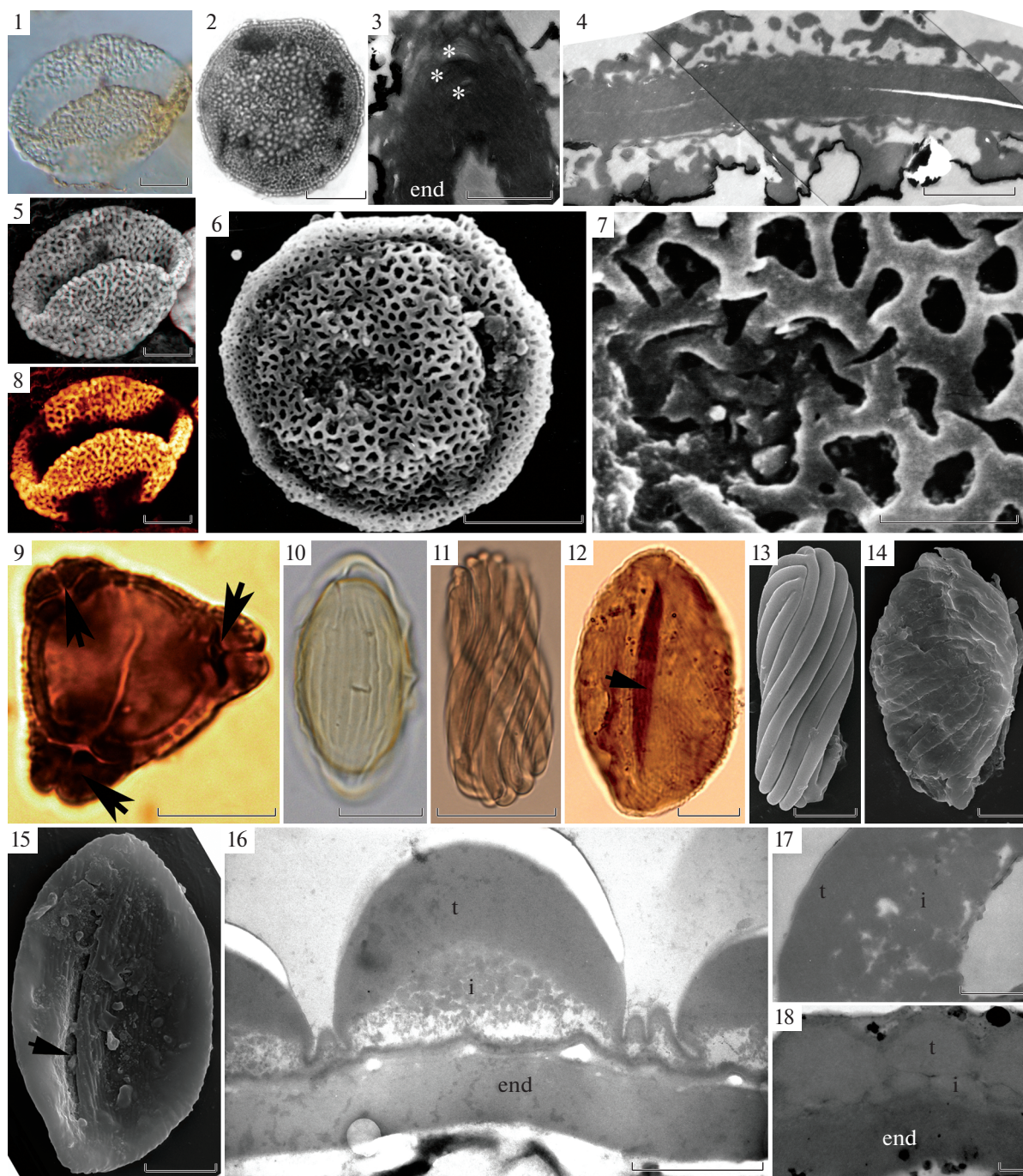
Fig. 10. Reticulate pollen, Normapolles and plicate pollen

1, 5, 8 – reticulate pollen grain from the Triassic of Switzerland, LM (1), CLSM (5, 8), reproduced from Hochuli, Feist-Burkhardt (2013: pl. I (1, 2, 5)); 2–4, 6, 7 – *Reticulatina microreticulata* (Efremova) Koloda, Permian of the Russian Platform, LM (2), TEM (3, 4), SEM (6, 7), reproduced from Zavialova, Gomankov (2009: pl. I (1, 2, 4–6)); 9 – *Oculipollis* sp., Cretaceous, Sweden, LM, courtesy of France Polette; 10, 16 – *Welwitschia mirabilis* Hook. f., recent, LM (10, courtesy of Elena Severova) and TEM (16); 11, 13, 17 – *Ephedra multipartita* Chlonova, Cretaceous, China, LM (11), SEM (13) and TEM (17); 12, 15, 18 – *Lagenella martini* (Leschik) Klaus, Triassic, Austria, LM (12), SEM (15) and TEM (18), reproduced from Tekleva, Roghi (2018: fig. 3, pl. I (7), II (5)); 14 – *Equisetosporites* sp., Triassic, Austria, SEM. t – tectum, i – infractum, end – endexine, asterisks indicate lamellae of the endexine, arrows indicate apertures. Scale bars: 1, 5, 8–15–10 μm , 2, 6 – 20 μm , 3, 16 – 1 μm , 4 – 2 μm , 7 – 4 μm , 17 – 0.5 μm , 18 – 0.2 μm .

Кроме *Clavatipollenites*, из меловых палинокомплексов описаны и другие таксоны сетчатой пыльцы. Для мела такая пыльца – общепризнанный маркер присутствия покрытосеменных, но она, хотя и очень редко и всегда в очень небольших количествах, встречается и в более древних комплексах. В верхней юре (оксфорде, ~164–157 млн лет назад) Франции В. Cornet, D. Nabib (1992) обнаружили несколько комков пыльцы покрытосеменного облика и отнесли ее к новому виду рода *Stellatopollis* Doyle. Это крупная сетчатая овальная однобороздная пыльца с очень характерной кротоноидной (состоящей из кругов из пяти-шести приподнятых треугольных элементов) скульптурой оказалась настолько похожа на пыльцу современной *Lilium* L., что авторам пришлось дополнительно оговаривать невозможность засорения образца современной пыльцой. Тем не менее, после прочтения статьи возникает желание увидеть препараты и сравнить цвет оболочек этой пыльцы и остальных членов палинокомплекса: палиноморфы, претерпевшие общую геологическую историю, имеют сходные по цвету оболочки, тогда как оболочки заносных современных пыльцевых зерен будут гораздо светлее оболочек ископаемых палиноморф. С результатами этой работы связаны некоторые странности: часть изготовленных монопрепаратов не пережили десятилетнего хранения, несколько пыльцевых зерен сильно увеличились и стали более прозрачными. Авторы объясняют это чрезмерным окислением при проводке, однако другие члены комплекса сохранились неповрежденными. Авторы предполагают, что повышенная чувствительность такой пыльцы к окислению может быть одним из объяснений редкости находок пыльцы покрытосеменного типа в юрских отложениях. Проще это можно объяснить все-таки засорени-

ем современной пыльцой. Мы согласны с Норманом Хьюзом, настаивающем, что, прежде чем учитывать эту находку в филогенетических построениях, необходимо отмацерировать новую порцию геологической породы с этого же уровня и переизучить палинокомплекс, тем более что во всем остальном разрезе никаких пыльцевых зерен покрытосеменного облика не обнаружено (Hughes, 1994; Hughes, McDougall, 1994).

Наиболее интригующая домеловая сетчатая пыльца принадлежит группе *Strinopolles* (рис. 8: 8–13), обнаруженной в отложениях позднего триаса (карния ~237–227 млн лет назад) США (Cornet, 1989). В палинокомплексах она встречается всегда в очень небольшом количестве (не более 2%). Пыльцевые зерна довольно крупные, с сетчато-столбчатой экзиной, диморфной скульптурой (с ячейками разного размера в разных областях поверхности), имеют не менее двух борозд (рис. 8: 9), расположенных дистально или меридионально. Название группы – по свидетельству автора (Cornet, 1989) похожие на лилии – дано из-за сходства с пыльцой однодольных. Пять родов *Pentecrinopollis* Cornet, *Tricrinopollis* Cornet, *Mono-crinopollis* Cornet, *Dicrinopollis* Cornet и *Zonacrinopollis* Cornet описаны на очень небольших количествах экземпляров (последний, например, по двум пыльцевым зернам). Cornet (1989) приписывает им необычные и весьма разнообразные варианты апертур, которые, к сожалению, в основном плохо различимы на приведенных фотографиях. Однако характерная поверхность с более крупной и более мелкой сетчатой скульптурой, очень напоминающая таковую у пыльцы представителей однодольных, видна прекрасно (рис. 8: 8–10). Приведенные ультратонкие срезы сделаны под слишком маленьким увеличением, выглядят нерезкими, – по ним невозможно проверить, дей-



ствительно ли эндэксина гомогенная, действительно ли она утолщается в области апертур, как описывает автор (Cornet, 1989). В более позднем переизучении этого материала представительные данные по ультраструктуре экзины также не были получены (Vasanthy et al., 2004). Для обоснованной интерпретации *Crinopollis* все еще требуется новое исследование представителей этой группы, но очень похоже, что все-таки в действительности

эндэксина *Crinopollis* голосеменного облика — хорошо развитая, равномерной толщины. Например, D. Doyle, C. Hotton (1991), изучив правда не *Monocrinopollis doylei* Cornet (Cornet, 1989; Vasanthy et al., 2004), а *M. microreticulatus* Cornet (рис. 8: 12, 13), описали гомогенную эндэксину равномерной толщины, подтвердив описание вполне убедительными изображениями среза (рис. 8: 11).

Есть находки сетчатой пыльцы и из триаса Европы: из анизия-ладина Норвегии (~247.2–237 млн лет назад, Hochuli, Feist-Burkhardt, 2004) и ладина Швейцарии (Hochuli, Feist-Burkhardt, 2013). Подобно пыльце *Scinopolles* и в отличие от пыльцы раннемеловых покрытосеменных, эти пыльцевые зерна довольно крупные. В отличие от *Scinopolles* с их диморфной скульптурой, ячеи сетки этих пыльцевых зерен сходны по размеру; апертюра описывается как единственная борозда (рис. 10: 1, 5, 8). В комплексе они попадают исключительно редко, составляя лишь доли процента. В более раннем исследовании авторы прямо трактуют изученную пыльцу как пыльцу покрытосеменных, в более позднем их выводы звучат осторожнее (Hochuli, Feist-Burkhardt, 2004, 2013). На основании данных СМ (рис. 10: 1) и КЛСМ (рис. 10: 5, 8) они полагают, что нэксина тонкая или отсутствует; электронные микроскопы в этих исследованиях не использовались. Разрешающая способность примененных микроскопов недостаточна для того, чтобы с полным основанием судить о толщине отдельных слоев спородермы. Кроме того, для применения критериев Doyle с соавторами (Doyle et al., 1975) требуется знать, что представляет собой наблюдаемая нэксина: подстилающий слой и эндэксину или же какой-то один из этих слоев, и какова их ультраструктура. Без использования ТЭМ на эти вопросы не ответить.

Рассмотренные выше домеловые находки дисперсной сетчатой пыльцы объединяет несколько общих свойств: пыльцевые зерна обнаружены в очень небольших количествах, они присутствовали в каком-то определенном слое и не были найдены выше и ниже по разрезу. Морфологически пыльцевые зерна не выглядят примитивными — они напоминают пыльцу однодольных покрытосеменных.

Пыльца с отчетливым сетчатым орнаментом, округлых очертаний отмечалась и из пермских отложений. Очевидно один и тот же палинотип (рис. 10: 2) разными авторами описывался из кунгурских и роудских (~293.5–268.8 млн лет назад) отложений Предуралья как *Cordaitina (?) microreticulatina* Efremova (Efremova, 1967) и *Reticulatina* Koloda (Koloda, 1996) и канадской Арктики как *Cladaitina kolodae* Utting (Utting, 1994). Н. Завьялова и А. Гоманьков (Zavialova, Gomankov, 2009) изучили такую пыльцу из кунгура Предуралья: сетчатая поверхность отчетливо видна под СЭМ (рис. 10: 6, 7); на срезах наблюдаются перфорированный покров, ячеистый подпокровный слой с короткими перегородками, тонкий подстилающий слой, довольно мощная эндэксина равномерной толщины (рис. 10: 4), кое-где в ней различима ламеллярность (рис. 10: 3). Несмотря на то, что поверхность пыльцевых зерен очень напоминает таковую пыльцы покрытосеменных, ультра-

структура эндэксины проявляет признаки голосеменных.

Эту пыльцу, в отличие от остальных домеловых находок сетчатой пыльцы, находили и в инситном состоянии, в пыльцевых органах ангарских вольциевых *Kungurodendron sharovii* Meyen (Meyen, 1997). С.В. Мейен упоминает неопубликованные результаты В. Lugardon, изучившего ультраструктуру пыльцы из этих пыльцевых органов и описавшего столбиковидные элементы эктэксины, сопровождавшиеся остатками ячеистой структуры. Ультраструктура пыльцы *Kungurodendron* Meyen также была изучена Н.Р. Мейер-Меликян с соавторами (1998). Трактовка общей морфологии этого палинотипа в разных работах варьирует от одномешковой до безмешковой, а ультраструктуры эктэксин — от ячеистой до столбиковой. Эти разночтения не противоречат друг другу, а скорее отражают промежуточный характер палинотипа: если и признается наличие мешка, то очень узкого, а если пыльца описана как безмешковая, то отмечена неодинаковая толщина довольно воздушной эксины; если эктэксина описана как ячеистая, то отмечено, что ячеи сходных очертаний и расположены перпендикулярно поверхности оболочки, если же подчеркивается сходство структурных элементов со столбиками, то отмечается, что они все-таки нередко ветвятся. Так или иначе, морфологически этот палинотип, несмотря на сетчатую поверхность, получается промежуточным между мешковой и безмешковой пыльцой голосеменного типа. Важно то, что по ботанической принадлежности пыльцевых органов он оказывается несомненным хвойным (Meyen, 1997). В каждой публикации, в которой обсуждается домеловая пыльца покрытосеменного облика, звучит сожаление об отсутствии инситных находок. Но, по крайней мере, одна такая находка есть, и она указывает на хвойные.

Таким образом, сетчатая пыльца в домеловых отложениях встречается спорадически. Для того чтобы эти находки можно было использовать в качестве доказательства раннего возникновения покрытосеменных, нужны не единичные находки, а цепь находок, которая бы складывалась в эволюционную последовательность, соответствующую молекулярно-филогенетическим и/или палеоботаническим построениям. Все эти гипотезы рисуют последовательную эволюцию и диверсификацию группы. Домеловые палинологические свидетельства выглядят единичными звеньями не из самого начала цепи. Пермская находка вообще принадлежит хвойным, позднерурская — сомнительна и требует переизучения, а между триасовыми и меловыми находками — огромный временной промежуток без находок, причем триасовые выглядят более продвинутыми, чем первые меловые.

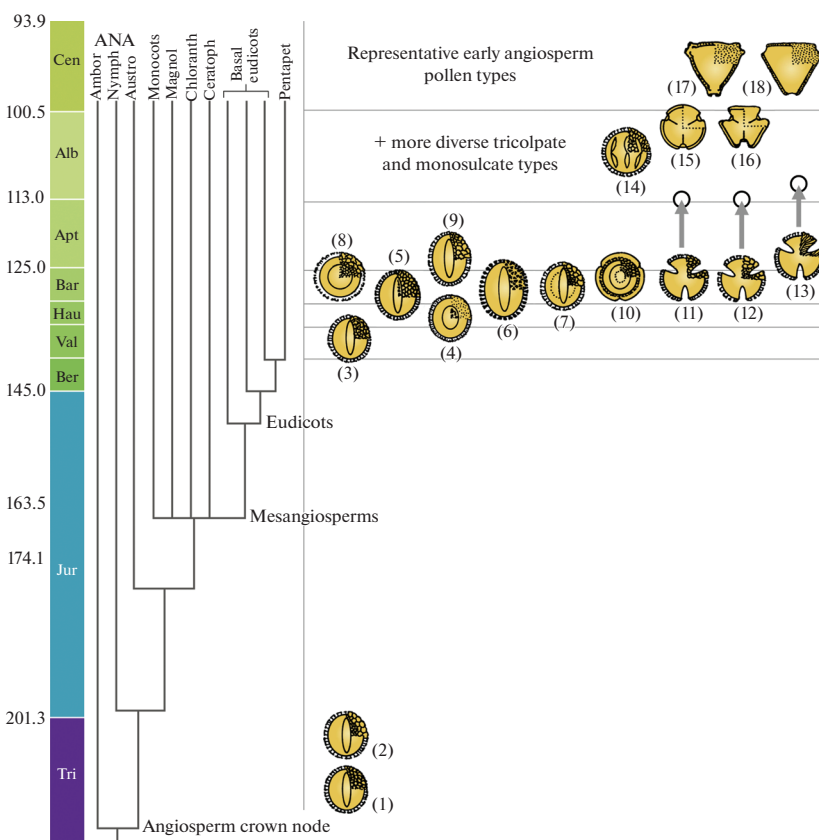


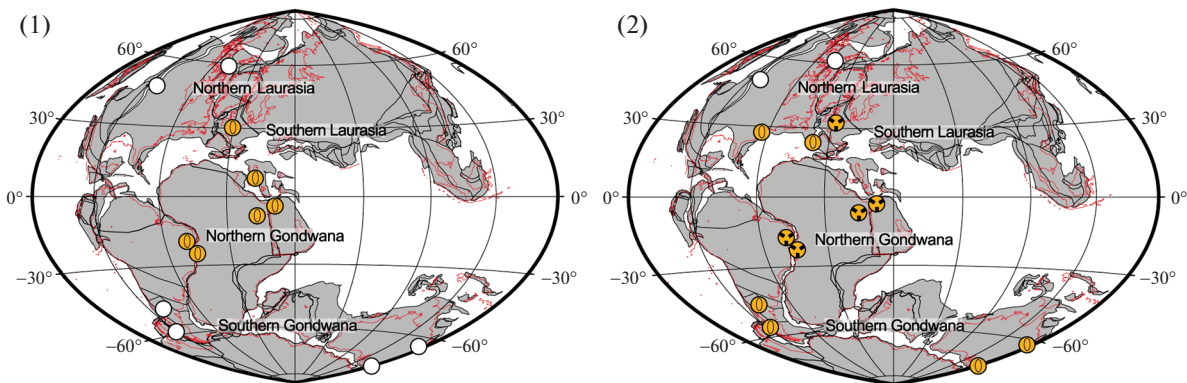
Рис. 11. Упрощенная молекулярная филогения покрытосеменных, наложенная на временную шкалу, и первое появление некоторых пыльцевых типов: 1 – триасовая сетчатая пыльца, Hochuli, Feist-Burkhardt (2013); 2 – группа Crinopollites; 3 – сетчатые однобороздные из валанжина-готерива; 4 – *Tucanopollis*; 5 – *Clavatipollenites*; 6 – *Stellatopollis*; 7 – *Similipollis*; 8 – *Afropollis*; 9 – *Liliacidites*; 10 – тетрада *Walkeripollis*; 11–13 – трехбороздные; 14 – трехбороздноорозовидные; 15, 16 – трехбороздноорозовые; 17 – группа Normapollites; 18 – *Triorites africaensis*. Серые стрелки указывают на более позднее появление трехбороздных в Южной Лавразии. Tri – триас; Jur – юра; Ber – берриас; Val – валанжин; Hau – готерив; Bar – баррем; Apt – апт; Alb – альб; Cen – сеноман, воспроизведено из Coiro et al. (2019: fig. 1).

Fig. 11. Timescale, simplified dated molecular phylogeny of angiosperms, and first appearances of some pollen types: 1 – Triassic reticulate pollen, Hochuli, Feist-Burkhardt (2013); 2 – Crinopollites group; 3 – Valanginian–Hauterivian reticulate monosulcate; 4 – *Tucanopollis*; 5 – *Clavatipollenites*; 6 – *Stellatopollis*; 7 – *Similipollis*; 8 – *Afropollis*; 9 – *Liliacidites*; 10 – *Walkeripollis* tetrad; 11–13 – tricolpate; 14 – tricolporoidate; 15, 16 – tricolporate; 17 – Normapollites group; 18 – *Triorites africaensis*. Gray arrows indicate delayed general appearance of tricolpates in Southern Laurasia. Tri – Triassic; Jur – Jurassic; Ber – Berriasian; Val – Valanginian; Hau – Hauterivian; Bar – Barremian; Apt – Aptian; Alb – Albanian; Cen – Cenomanian, reproduced from Coiro et al. (2019: fig. 1).

КЛАДИСТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ В СРАВНЕНИИ СО СТРАТИГРАФИЧЕСКИМИ И ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИМИ ДАНЫМИ

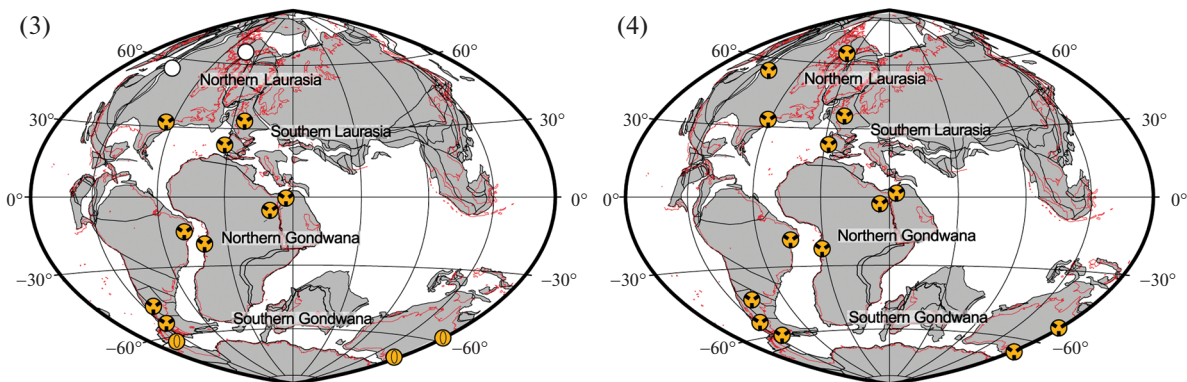
Doyle (2012) привлек внимание к замечательному сходству между кладиственными реконструкциями и реконструкциями, основанными на последовательном появлении палинотипов в палеонтологической летописи в мелу (рис. 11). Сначала, в готериве-барреме, в отложениях появляются сетчатые однобороздные пыльцевые зерна со столбиковой экзиной. Позднее, в барреме, появляется трехбороздная пыльца, характерная для большинства высших двудольных. В позднем альбе к уже возникшим палинотипам добавляется трехбороздноорозовая пыльца – очень распро-

страненный палинотип у нынеживущих высших двудольных. В позднем мелу, в сеномане, появляются трехпоровые пыльцевые зерна группы Normapollites (рис. 10: 9), весьма сходные с пыльцой ветроопыляемых Fagales, которые современными ботаниками рассматриваются в качестве весьма продвинутой группы. Такая же последовательность (однобороздные-трехбороздные-трехбороздноорозовые-трехпоровые) видна и на любой кладиственной схеме диверсификации покрытосеменных. Идентичность стратиграфической последовательности появления палинотипов и их предполагаемой эволюционной последовательности невозможно объяснить, если бы покрытосеменные диверсифицировались в указанное “молекулярными часами” домеловое время в некой



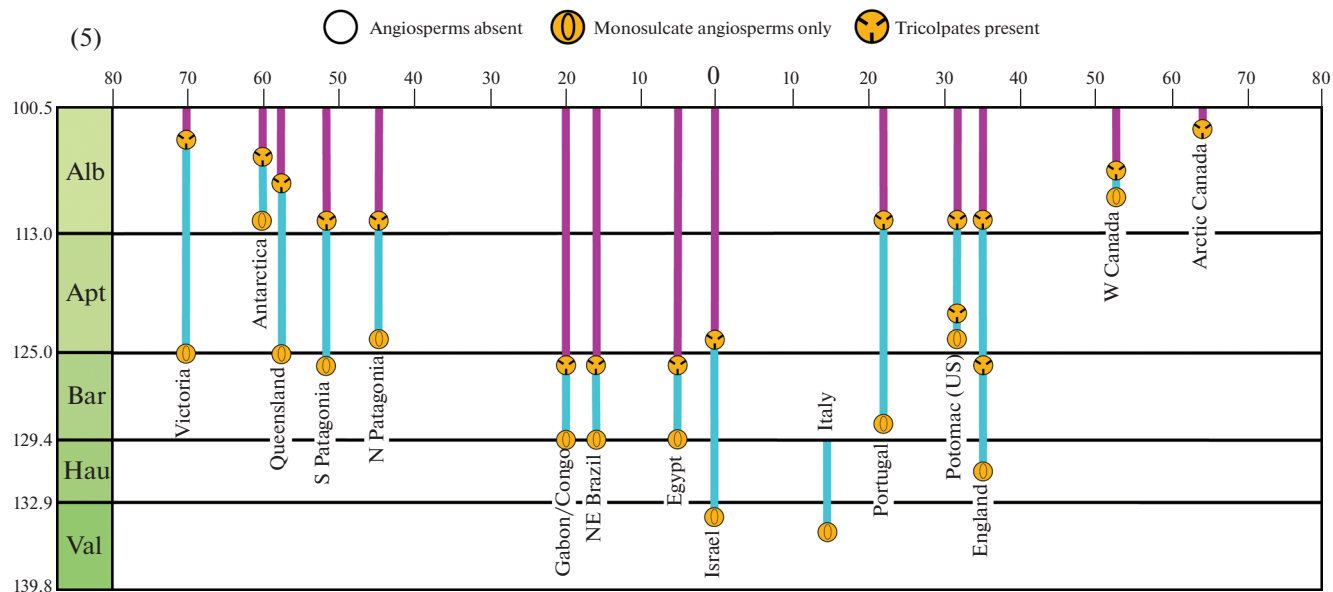
Valanginian to early Barremian

Late Barremian to early Aptian



Early Albian

Late Albian



недоступной для фоссилизации области. Нет никаких причин для них мигрировать в том же порядке, в каком они когда-то много раньше должны были эволюционировать. Напротив, как показали M. Coiro et al. (2019), обширные данные по меловым палинологическим комплексам позво-

ляют нарисовать непротиворечивую картину миграции покрытосеменных по появлению и распространению их палинотипов (рис. 12): наиболее раннее появление пыльцы покрытосеменных регистрируется в северной Гондване, откуда она последовательно распространяется к полюсам. В

Рис. 12. 1–4 – географические и миграционные особенности палинологической летописи ранних покрытосеменных на палеогеографических картах для четырех интервалов раннего мела. Показаны геологические последовательности с пыльцой ранних покрытосеменных. Значками помечены хорошо изученные палинофлоры, в которых покрытосеменные не обнаружены, обнаружены только однобороздные, обнаружены и однобороздные и трехбороздные (за исключением арктической Канады). Если значки показаны только для более молодых слоев – более древние слои или не сохранились, или недостаточно изучены в палинологическом отношении; 5 – время появления (желтые значки) и дальнейшего существования однобороздных (голубая линия) и трехбороздных (лиловая линия), наложенное на палеошироты, Tri – триас; Jur – юра; Ber – берриас; Val – валанжин; Hau – готерив; Bar – баррем; Apt – апт; Alb – альб; Cen – сеноман, воспроизведено из Coiro et al. (2019: figs. 2, 3).

Fig. 12. 1–4 – geographic and migrational patterns in the early angiosperm record, illustrated by paleogeographic maps for four intervals in the Early Cretaceous, with locations of selected geological sequences containing early angiosperm pollen. Symbols indicate well-studied palynofloras with no reported angiosperm pollen, presence of monosulcate angiosperm pollen only, and presence of tricolpate (eudicot) pollen (as well as angiospermous monosulcates, except in Arctic Canada). When symbols are shown only for younger horizons, this indicates a lack of older sediments or insufficient palynological study of older beds; 5 – time of appearance (yellow symbols) and persistence (colored lines) of monosulcate (blue) and tricolpate (purple) angiosperm pollen plotted against paleolatitude. Tri – Triassic; Jur – Jurassic; Ber – Berriasian; Val – Valanginian; Hau – Hauterivian; Bar – Barremian; Apt – Aptian; Alb – Albian; Cen – Cenomanian. Reproduced from Coiro et al. (2019: figs. 2, 3).

валанжине–раннем барреме присутствуют только однобороздные и только в северной Гондване. Позднее, в позднем барреме–раннем апте там же в северной Гондване к ним добавляются трехбороздные, в то время как в северной Лавразии покрытосеменных все еще нет, а в южной Гондване они представлены только однобороздными. В раннем альбе трехбороздные добираются до южной Лавразии и южной Гондваны, хотя есть области в южной Гондване, где присутствуют только однобороздные, и области на самом севере Лавразии, где покрытосеменных все еще нет. В позднем альбе и однобороздные и трехбороздные уже присутствуют повсеместно (Coiro et al., 2019).

ВОЗМОЖНОЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЕТЧАТОЙ ПЫЛЬЦЫ

Широкое распространение сетчатой пыльцы у покрытосеменных заставляет искать объяснение этому феномену. М. Zavada (1984) предположил, что это может быть связано с обеспечением самонесовместимости, которая может быть гаметофитной и спорофитной. В первом случае взаимодействие проходит под управлением генетической системы микроспор: вещества распознавания заключены в интине и активируются в ходе роста пыльцевой трубки. Во втором случае работают вещества тапетального (т.е. спорофитного) происхождения: запасенные между столбиками экзины, они получают прямой доступ к поверхности рыльца пестика. По данным Zavada, неперфорированная или мелкоперфорированная экзина встречается у покрытосеменных с самонесовместимостью первого типа, а перфорированная-сетчатая экзина – у покрытосеменных с самонесовместимостью второго типа, при этом просторные пространства между столбиками служат вместилищами для тапетальных веществ, используемых в процессе распознавания (Zavada, 1984). Р. Gibbs и I. Ferguson (1987) детально раскритиковали эту гипотезу: для

ряда таксонов Zavada были использованы ошибочные данные о гаметофитной или спорофитной самонесовместимости; спорофитная самонесовместимость была рассмотрена слишком упрощенно; кроме того, такие вещества прекрасно переносятся и на поверхности неперфорированного покрова, и необходимости в специальных пространствах для их хранения нет.

Е.М. Friis et al. (2006) предположили, что наличие сетчатой пыльцы связано с насекомопылением, поскольку все ранние покрытосеменные, из остатков которых удалось извлечь инситу пыльцу, характеризуются сетчатой пыльцой. Хотя в одновозрастных палинологических комплексах сетчатой пыльцы очень мало, и она представлена единственным палинотипом, в мезофоссилиях ее больше, и она более разнообразна. Можно предположить (хотя эти авторы и не высказывали это прямо), что ее потому мало в дисперсных комплексах, что она переносилась как-нибудь направленным вектором – например, насекомыми.

М. Hesse (2000) на многочисленных примерах подчеркнул сложность проблемы: хотя для одних объектов прослеживается связь между скульптурой, ультраструктурой экзины и опылением, для других корреляции не наблюдается. Он показал, что большим упрощением было бы считать, что вещества хоть на поверхности экзины, хоть в промежутках между ее элементами способствуют опылению насекомыми. Он полагает, что связь между морфологией и специфичным опылением выявить очень трудно. Значение сетки еще менее понятно, чем шипикового или гладкого и бугорчатого типов поверхностей. Многие ветроопыляемые покрытосеменные имеют сетчатую пыльцу. Можно предположить, что она унаследована от насекомопыляемого предка, но ту же вероятность имеет и предположение о том, что между насекомопылением и наличием сетчатой пыльцы не существует связи. Работы, посвященные возможной зависимости между орнаментацией

пыльцы и типом опыления, перечислены J. Sannier с соавторами (Sannier et al., 2009, additional file 1).

О биологии *Kungurodendron*, материнского для пыльцы *Reticulatina* Koloda растения, ничего не известно, но рыльца у этого хвойного точно не было – гипотезу Zavada в этом случае не применить. Палеонтологические свидетельства связей между насекомыми и голосеменными растениями известны и для пермского времени – есть находки пыльцы в пищеварительных трактах пермских насекомых (Afonin et al., 2007), но пыльцы *Reticulatina* среди таких находок нет. Последнее может объясняться недостаточным количеством накопленного материала. Растение с пыльцой *Reticulatina* все-таки могло быть насекомопопыляемым, на что косвенно указывает стабильно небольшое количество пыльцы такого типа в палинологических комплексах.

С нашей точки зрения более вероятно, что сетчатая пыльца не имеет адаптивного значения, а ее наличие является нейтральным признаком. Несколько раз промелькнув в домеловое время вероятно у разных групп голосеменных, этот признак не был подхвачен естественным отбором. Однако в меловое время он так широко распространился у покрытосеменных, потому что присутствовал у их первых представителей, имевших какую-то другую полезную адаптацию, которая была закреплена отбором. Таким образом, сетчатая пыльца оказалась маркером покрытосеменных, но она не принадлежит к комплексу признаков, обеспечивших преимущество покрытосеменных над голосеменными.

РЕБРИСТАЯ ПЫЛЬЦА

Выше мы обсудили палинотипы, которые при интерпретации в качестве пыльцы покрытосеменных рассматривались как пыльца первых или ранних представителей этой группы. Однако из домеловых отложений известны и пыльцевые зерна, проявляющие сходство с покрытосеменными из довольно продвинутых специализированных групп. В частности, это ребристая пыльца. Такие пыльцевые зерна встречаются как у некоторых покрытосеменных (в том числе однодольных), так и у ряда голосеменных. Среди современных покрытосеменных ребристые пыльцевые зерна известны, например, у представителей Alismatales, Laurales, Zingiberales (Hesse et al., 2000); среди современных голосеменных ребристую пыльцу имеют *Welwitschia* Rchb. (рис. 10: 10, 16) и *Ephedra* L. (Hesse, 1984; Tekleva, Krassilov, 2009; Bolinder et al., 2016). В палеонтологической летописи ребристые пыльцевые зерна встречаются, начиная с перми. Некоторая информация по связи домеловой ребристой пыльцы с макроостатками имеется. Так, пыльца *Vittatina* Luber

была найдена в спорангиях и в ассоциации с другими макроостатками пельтаспермовых семенных папоротников в перми Русской платформы (Gomankov, Meyen, 1986), пыльцевые зерна, отнесенные к роду *Rugapites* D.D.Pant et Basu, который по Balme (1995) синонимичен *Weylandites* Bharadwaj et Srivastava, отмечались в семенах и спорангиях голосеменной морфологии в триасе Индии (см. обсуждение в Tekleva, Roghi, 2018). Но, как и в случае других палинотипов, дисперсные находки ребристой пыльцы встречаются многократно чаще и гораздо более разнообразны, чем очень редкие инсцитные находки. Поэтому суждения о ботанической принадлежности подавляющего большинства находок такой пыльцы неизбежно основываются на данных по морфологии и ультраструктуре пыльцевых зерен. Рассмотрим, насколько такая информация достаточна для определения принадлежности ребристой пыльцы к голосеменным или покрытосеменным.

Ребристые морфотипы условно можно разделить на две группы. К первой относится пыльца с однонаправленной ребристостью. В основном это палинотипы (их также называют эфедроидными), с разной степенью уверенности связываемые с гнетовыми: это *Ephedra* (рис. 10: 11, 13, 17) и *Welwitschia* (во многих палеопалинологических работах дисперсную пыльцу традиционно относят к этим современным таксонам), *Ephedripites* Bolkhovitina et Potonié, *Welwitschiapollenites* Bharadwaj, *Jugella* Mchedlishvili et Shakmundes, *Equisetosporites* Daugherty (рис. 10: 14), *Cornetipollis* Pocock et Vasanthi. Среди покрытосеменных к первой группе можно отнести, например, пыльцу современного *Spathiphyllum* Schott (Araceae). Вторая группа включает пыльцу с разнонаправленной ребристостью, описываемую под родовыми названиями *Vittatina*, *Weylandites*, *Rugapites*, *Lagenella* Maljavkina (рис. 10: 12, 15). Среди покрытосеменных это, например, ископаемая пыльца *Mayoa* Friis, Pedersen et Crane и пыльца современного *Holochlamys* Engl.

Рассмотрим опубликованные данные по морфологии и ультраструктуре ископаемой эфедроидной пыльцы. Это мелкие или средних размеров безапертурные или однобороздные пыльцевые зерна с мелкогранулярным подпокровным слоем и равномерно толстой ламеллярной эндэкзиной. Из триасовых и меловых отложений изучены ребристые пыльцевые зерна со смещенной относительно экваториальной оси симметрией ребер *Equisetosporites* (рис. 10: 14); из этого рода в отдельный род *Cornetipollis* выделены своеобразные пыльцевые зерна, обнаруженные в позднетриасовых отложениях США (Zavada, 1984; Pocock, Vasanthi, 1988; Osborn et al., 1993). Экзина *Equisetosporites* sp. из позднего триаса Австрии вторично гомогенизирована, что не позволяет выполнить сравнение (Tekleva, Roghi, 2018). Меловые пыль-

цевые зерна *Equisetosporites* демонстрируют типичную для гнетовых ультраструктуру экзины (Osborn et al., 1993). Пыльцевые зерна *Equisetosporites chinleana* Росоцк из поздне триасовых отложений США среднего размера, с гладкими ребрами и толстым покровом (Zavada, 1984; Росоцк, Vasanthi, 1988). Хотя подпокровный слой был описан как столбиковый, приведенные ультрамикрографии позволяют интерпретировать его как гранулярный; нэксина ламеллятная. Пыльцевые зерна *Equisetosporites*, изученные S. Росоцк и G. Vasanthi (1988), отличаются от изученных Zavada (1984) более толстой оболочкой и тем, что эндэксина подразделяется на наружную ламеллятную и внутреннюю неламеллятную зоны. В этом они сходны с пыльцой *Cornetipollis reticulata* Росоцк et Vasanthi из тех же отложений, но последняя дополнительно отличается от пыльцы *E. chinleana* более крупными размерами и ямчато-сетчатым перфорированным лентовидным покровом. Благодаря своим относительно крупным размерам и своеобразной скульптуре поверхности *Cornetipollis* стоит особняком, и есть мнение (Росоцк, Vasanthi, 1988; Cornet, Habib, 1992; Vasanthi et al., 2004), что эти пыльцевые зерна могли принадлежать покрытосеменным. В этих работах пыльцевые зерна *Cornetipollis* сравнивают с пыльцой современных *Acanthaceae Bravaisia* DC. и *Sanchezia Ruiz et Pav.* Мы полагаем, это сходство не распространяется на ультраструктуру экзины: в отличие от *Cornetipollis* оба представителя акантовых демонстрируют отчетливые столбики в подпокровном слое. Кроме того, пыльцевые зерна этих современных таксонов отличаются от *Cornetipollis* наличием пор. Таким образом, единственная покрытосеменная характеристика *Cornetipollis* — это сетчатый покров. А вот у изученных из юры Франции ребристых пыльцевых зерен с сетчатой скульптурой Cornet и Habib (1992) отмечали наличие двух или трех пор. Эти пыльцевые зерна были отнесены к роду *Multimarginites* Germeraad, Norring et Muller и сравнивались с *Cornetipollis* и *Bravaisia*, и *Sanchezia*. К сожалению, эта та самая спорная находка, которая может представлять собой засорение образца современной пыльцой, — требуется переизучение на новом материале (см. выше).

Эфедроидные пыльцевые зерна проявляют сходство с безапертурными ребристыми пыльцевыми зернами представителей нескольких порядков покрытосеменных: *Alismatales (Spathiphyllum, Holochlamys, Amorphophallus* Blume, *Pseudodracontium* N.E. Br., *Arisarum* Hall., *Ambrosina* Bassi, *Stuednera* K. Koch, *Protarum* Engl., *Pistia* L.), *Laurales (Hortonia* Wight ex Arn., *Dahlgrenodendron* J.J.M. van der Merwe et A.E. van Wyk) и *Zingiberales (Zingiber* Mill. sect. *Cryptanthium* Horan.) (van der Merwe et al., 1990; Hesse et al., 2000; Tarasevich, 2002, 2008). Пыльцевые зерна этих покрытосеменных

от мелких до крупных, с гладкой, слегка орнаментированной или ямчатой поверхностью; подпокровный слой может быть как столбиковым, так и не столбиковым; эндэксина может быть губчатой, тонкой, толстой или отсутствовать. Ребристые пыльцевые зерна представителей *Laurales* и *Zingiberales* заметно отличаются от эфедроидной пыльцы характером стриагности и ультраструктурой спородермы. Пыльца почти всех современных ароидных, как выяснилось, неустойчива к ацетолузу (Hesse et al., 2000) и, таким образом, она резко отличается от сравнимой эфедроидной пыльцы по химизму оболочки и скорее всего в палеонтологической летописи не сохранялась. Из всех родов *Agaceae* с ребристыми пыльцевыми зернами только у *Spathiphyllum* пыльцевые зерна и устойчивы к ацетолузу, и практически идентичны по общей морфологии пыльце *Ephedra* и *Ephedripites*. Однако на уровне ультраструктуры экзины отличия у пыльцы *Spathiphyllum* имеются: это столбиковые (в отличие от гранулярных) ребра, тонкая неламеллятная (в отличие от равномерно толстой ламеллятной) эндэксина, эктэксинные ребра, не полностью покрывающие эндэксину (в отличие от полностью покрывающих эндэксину ребер у эфедроидной пыльцы). У пыльцы *Spathiphyllum* в отличие от *Ephedra* присутствуют и достигают больших размеров “крышечки” (концы ребер, слившиеся в сплошное поле); тетрады — изобилатеральные (в отличие от преимущественно тетраэдрических у *Ephedra*). Помимо безапертурных пыльцевых зерен у *Spathiphyllum* обнаружены однобороздный (для *S. patini* N.E. Br. и *S. commutatum* Schott) и многобороздный (для *S. blandum* Schott) типы (Tarasevich, 2002). Проанализировав потенциал фоссилизации пыльцы *Agaceae* и возможность спутать ее с ископаемой эфедроидной пыльцой (Hesse et al., 1999, 2000), M. Hesse и R. Zetter (2007) составили таблицу различий между пыльцевыми зернами современных *Spathiphyllum* и *Ephedra*, ископаемым дисперсным палинотипом *Jugella*, а также ископаемой эфедроидной пыльцой. По таким признакам как характер ребер, поверхность “колпачка”, форма пыльцевого зерна, а также строение подпокровного слоя и толщина эндэксина авторы успешно разграничили эфедроидную и ароидную пыльцу. В результате *Ephedripites vane-gensis* Hammen и *Ephedripites elsikii* Herngreen, известные из поздне меловых и палеогеновых отложений, были ими переопределены как виды *Spathiphyllum*. Эти авторы предположили, что виды покрытосеменных с ребристой пыльцой пока мало представлены среди меловых находок, возможно, частично из-за ошибочного отнесения к эфедроидной пыльце. Если попытаться вычлени из этой таблицы отличия пыльцы любых покрытосеменных от пыльцы любых голосеменных, то у голосеменных не встречается столбиковая

эктэксина, а у покрытосеменных не найдена равномерно толстая эндэксина из многих ламелл, то есть работают критерии Doyle et al. (1975).

Представители второй группы ребристых пыльцевых зерен (с разнонаправленной ребристостью) встречаются в основном в перми и в меньшей степени в триасе. Эти пыльцевые зерна средних и крупных размеров, однородные или безапертурные, у некоторых наблюдается проксимальная трехлучевая щель, у ряда видов *Vittatina* имеются в разной степени развитые мешковидные структуры, ребристость разнонаправленная. Хотя подпокровный слой пыльцевых зерен второй группы в разных работах описывается как гранулярный, ячеистый, столбиковый, M. Tekleva и G. Roghi (2018), рассмотрев все изученные с помощью ТЭМ находки представителей второй группы, пришли к выводу, что подпокровный слой у всех гранулярного типа. Виды *Vittatina*-подобной пыльцы без мешковидных выростов и трехлучевой щели и *Lagenella* проявляют морфологическое сходство с пыльцой современного ароидного *Holochlamys* (Grayum, 1992; Tarasevich, 2008). *Vittatina*-подобная пыльца отличается от *Holochlamys* обратным направлением ребер (проксимальные ребра идут параллельно борозде, дистальные – перпендикулярно ей). Пыльцевые зерна *Lagenella martinii* (Leschik) Klaus из триасовых отложений Австрии средних размеров, однородные, с разнонаправленной ребристостью, гранулярным подпокровным слоем и предположительно ламеллятной эндэксиной (рис. 10: 12, 15, 18; Tekleva, Roghi, 2018). Ch. Hofmann и R. Zetter (2010) отмечали сходство морфологии пыльцы *Lagenella* с пыльцой *Mayoa portugallica* Friis, Pedersen et Crane из раннего мела Португалии (Friis et al., 2004). Остатки, описанные под видовым названием *Mayoa portugallica*, представляют собой комки многочисленных однотипных пыльцевых зерен на таком маленьком фрагменте кутикулы, что его оказалось невозможным как-то интерпретировать, и поэтому *M. portugallica* была отнесена к Spathiphyllaeae (Monsteroideae, Araceae) исключительно на основании признаков пыльцы – мелкой, безапертурной, с разнонаправленной ребристостью, очень похожей на пыльцевые зерна современного *Holochlamys* (Grayum, 1992; Hesse et al., 2000). *Lagenella* отличается наличием борозды и более эллипсоидальной формой и, возможно, ультраструктурой спородермы. По общей морфологии пыльца *Lagenella* очень сходна с некоторыми представителями ароидных, а *in situ* ее пока что не находили. Тем не менее, по ультраструктуре эскины отличия есть. Основываясь на наличии равномерно толстой предположительно ламеллятной эндэксина и гранулярного подпокровного слоя (рис. 10: 18), Tekleva и Roghi (2018) полагают, что *Lagenella* ближе к *Vittatina*-подобной пыльце и не принадлежала покрытосе-

менным. Авторы настоящей статьи согласны с этим выводом, как и с тем, что *M. portugallica* относится к ароидным.

Как мы видим, ребристые пыльцевые зерна из домеловых отложений проявляют значительное сходство с ребристыми пыльцевыми зернами некоторых представителей покрытосеменных. Не удастся назвать четкие критерии, отличающие все домеловые ребристые пыльцевые зерна, принадлежавшие, как мы считаем, голосеменным, от ребристых пыльцевых зерен любых представителей покрытосеменных. Хотя в определенной степени критерии Doyle с соавторами работают и в этом случае: если эктэксина и описывается у домеловых ребристых как столбиковая, при внимательном рассмотрении она корректно интерпретируется как гранулярная; часто встречается равномерно толстая многоламеллятная эндэксина, тогда как у покрытосеменных она неизвестна. Однако у ребристых пыльцевых зерен и голосеменного и покрытосеменного происхождения обычно гранулярная эктэксина, а эндэксина у домеловых ребристых может быть неламеллятной (что, по крайней мере, в некоторых случаях, может объясняться особенностями сохранности). Тем не менее, сравнивая каждый домеловой ребристый палинотип с наиболее сходной пыльцой покрытосеменных, различия найти удастся. Кроме того, домеловые ребристые пыльцевые зерна, так же, как и сетчатая пыльца, встречаются в отложениях спорадически. И эти находки не складываются в эволюционную последовательность, которая бы соответствовала филогенетическим реконструкциям для соответствующих групп покрытосеменных. Инситу находок, к сожалению, очень мало, но имеющиеся ассоциации с макроостатками также указывают на голосеменное происхождение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Известные домеловые находки пыльцевых зерен с признаками покрытосеменных не могут служить подтверждением более раннего появления покрытосеменных. Имеющийся массив палинологических данных настолько значителен, что едва ли новые находки смогут изменить этот вывод. Полученные данные по ультраструктуре эскины не противоречат голосеменной интерпретации таких пыльцевых зерен. В тех случаях, когда для таких палинотипов есть информация о связи с макроостатками, она также указывает на принадлежность к голосеменным. В отложениях такая пыльца встречается спорадически, в очень небольших количествах. Чтобы такие находки могли быть доказательством раннего появления покрытосеменных, они должны складываться в цепь находок, соответствующую реконструированной эволюционной последовательности, то-

гда как на деле они выглядят единичными звеньями не из самого начала цепи. Из имеющихся домеловых находок пыльцы покрытосеменного облика наиболее интригующие – сетчатые пыльцевые зерна из триаса. Мы считаем, что у покрытосеменных сетчатая пыльца так широко распространялась, поскольку она присутствовала у их первых предшественников. Интересны причины ее неоднократного появления у домеловых голосеменных, в связи чем целесообразно получить дополнительные данные по ультраструктуре экзины такой пыльцы, крайне желательны находки *in situ* и получение информации о биологии материнских растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны за помощь в получении литературы Jean Dejax и Emmanuel Côté (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France), James Doyle (University of California, Davis, USA) и Evelyn Kustatscher (Museum of Nature South Tirol, Italy); за разрешение воспроизвести иллюстрацию Silvia Ulrich (University Vienna) из Halbritter et al. (2018), Michael Zavada (University of Texas) из Taylor, Zavada (1986), Susanne Feist-Burkhardt (University of Geneva) из Hochuli, Feist-Burkhardt (2013), Тамаре Суровой из Chlonova, Surova (1988), Bruce Cornet из Cornet (1989), James Doyle из Doyle et al. (1975) и Doyle, Hutton (1991), Mario Coiro (Université de Fribourg) из Coiro et al. (2019), Palaeontological Association и Jo Hellowell из Hughes (1961); за предоставленное фото *Oculipollis* – France Polette (Université de Rennes 1), за найденный в архивах лаборатории оригинал светового фото, сделанного Peter Hochuli для статьи Hochuli, Feist-Burkhardt (2013), – Elke Schneebeli-Hermann (University of Zurich); за неопубликованные совместные с Завьяловой) фото пыльцы из группы *Circumpolles* – Guido Roghi (Padua University); за фотографии *Eucommia* из Информационной системы... (2021) и дополнительное фотографирование пыльцы *Welwitschia* – Елене Северовой (МГУ); за фото скола пыльцы *Achillea* – Светлане Полевой (МГУ); за ценные замечания, позволившие улучшить текст статьи, – Дмитрию Соколову (МГУ). Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (проект № 19-04-00498).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Afonin S.A., Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. – *African Invertebrates*. 48 (1): 3–11.
 Alvin K.L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 37: 71–98. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(82\)90038-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(82)90038-0)
 Balme B.E. 1995. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 87 (2–

4): 81–323. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)93235-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)93235-X)
 Barnard P.D. 1968. A new species of *Masculostrobus* Seward producing *Classopollis* pollen from the Jurassic of Iran. – *Bot. J. Linn. Soc.* 61 (384): 167–176. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00114.x>
 Batten D.J., Koppelhus E.B. 1996. Biostratigraphic significance of uppermost Triassic and Jurassic miospores in Northwest Europe. – In: *Palynology: principles and applications*. AASP. Vol. 2. Texas. P. 795–806.
 Batten D.J., Dutta R.J. 1997. Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen grains from Jurassic and basal Cretaceous deposits in Northwest Europe and implications for botanical relationships. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99 (1): 25–54. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(97\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00036-5)
 Bolinder B., Norbäck Ivarsson L., Humphreys A.M., Ickert-Bond S.M., Fang H., Hoorn C., Rydin C. 2016. Pollen morphology of *Ephedra* (Gnetales) and its evolutionary implications. – *Grana*. 55 (1): 24–51. <https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1066424>
 Brenner G.J. 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. – *Maryl. Dep. Geol. Mines and Water Res., Bull.* 27: 1–215. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(67\)90215-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(67)90215-1)
 Brenner G.J. 1967. The gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman, 1948. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 5: 123–127.
 Brenner G.J., 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. – In: *Flowering plant origin, evolution and phylogeny* P. 91–115. Boston, MA.
 Budd G.E., Mann R.P., Doyle J.A., Coiro M.P., Hilton J. 2021. Fossil data do not support a long Pre-Cretaceous history of flowering plants. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.02.16.431478>
 Chlonova A.F., Surova T.D. 1988. Pollen wall ultrastructure of *Clavatipollenites incisus* Chlonova and two modern species of *Ascarina* (Chloranthaceae). – *Pollen et Spores*. 30(1): 29–44.
 Coiro M., Doyle J.A., Hilton J. 2019. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? – *New Phytol.* 223 (1): 83–99. <https://doi.org/10.1111/nph.15708>
 Cornet B. 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond rift basin of Virginia, USA. – *Palaeontographica*. Abt. 213 (1–3): 37–87.
 Cornet B., Habib D. 1992. Angiosperm-like pollen from the ammonite-dated Oxfordian (Upper Jurassic) of France. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 71 (1–4): 269–294. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90167-F](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90167-F)
 Cornet B., Traverse A. 1975. Palynological contributions to the chronology and stratigraphy of the Hartford Basin in Connecticut and Massachusetts. – *Geoscience and man*. 11 (1): 1–33. <https://doi.org/10.1080/00721395.1975.9989753>
 Couper R.A. 1956. Evidence of a possible gymnospermous affinity for *Tricolpites troedssonii* Erdtman – *New Phytol.* 55: 280–285. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1956.tb05286.x>
 Doyle J.A. 2009. Evolutionary significance of granular exine structure in the light of phylogenetic analyses. –

- Rev. Palaeobot. Palynol. 156 (1–2): 198–210.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.08.001>
- Doyle J.A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. – Annual review of earth and planetary sciences. 40: 301–326.
<https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105313>
- Doyle J.A., Hotton C.L. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. – In: Pollen and spores: patterns of diversification. Systematics Association Special Volume, 44. Clarendon. P. 169–195
- Doyle J.A., Van Campo M., Lugardon B. 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. – Pollen et spores. XVII (3): 429–485.
- [Efremova] Ефремова Г.Д. 1967. Спорово-пыльцевой комплекс кунгурских отложений Западного Примуроджарья. – Труды ВНИГНИ. LI: 63–72.
- Erdtman G. 1948. Did dicotyledonous plants exist in Early Jurassic times? – Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar. 70 (2): 265–271.
<https://doi.org/10.1080/11035894809454085>
- Friedman W.E. 2009. The meaning of Darwin’s “abominable mystery”. – Am. J. Bot. 96 (1): 5–21.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800150>
- Friis E.M., Pedersen K.R. 1996. *Eucommiithecra hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. – Grana. 35: 104–112.
<https://doi.org/10.1080/00173139609429480>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. – Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol. 232 (2–4): 251–293.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 101: 16565–16570.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0407174101>
- Fu Q., Diez J.B., Pole M., Ávila M.G., Liu Z.J., Chu H., Hou Y., Yin P., Zhang G.Q., Du K., Wang X. 2018. An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. – Elife. 7: e38827.
<https://doi.org/10.7554/eLife.38827>
- Gibbs P.E., Ferguson I.K. 1987. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperm self-incompatibility systems – a reply. – Plant Syst. Evol. 157 (3–4): 143–159.
<https://doi.org/10.1007/BF00936194>
- [Gomankov, Meyen] Гоманьков А.В., Мейен С.В. 1986. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М. 175 с.
- Grayum M.H. 1992. Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa. – Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. 43: 1–167.
- Güebeli A.A., Hochuli P.A., Wildi W. 1984. Lower Cretaceous turbiditic sediments from the Rif chain (Northern Morocco)—palynology, stratigraphy and palaeogeographic setting. – Geologische Rundschau. 73 (3): 1081–1114.
<https://doi.org/10.1007/BF01820889>
- Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. 2018. Illustrated pollen terminology. Springer. 483 с.
- Hesse M. 1984. Pollenkitt is lacking in Gnetatae: *Ephedra* and *Welwitschia*; further proof for its restriction to the angiosperms. – Pl. Syst. Evol. 144: 9–16.
<https://doi.org/10.1007/BF00990796>
- Hesse M. 2000. Pollen wall stratification and pollination. – In: Pollen and pollination. Vienna. P. 1–17.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_1
- Hesse M., Zetter R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. – Plant Syst. Evol. 263: 93–115.
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0468-z>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H.-M. 1999. Pollen walls of Araceae, with special reference to their fossilization potential. – Grana. 38: 203–209.
<https://doi.org/10.1080/001731300750044582>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H. 2000. A comparative study of the polylicate pollen types in Arales, Laurales, Zingiberales and Gnetales. – In: Pollen and Spores: Morphology and Biology. Kew. P. 227–239.
- Hlušík A., Konzalova M. 1976. *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch (Cupressaceae) from the Cenomanian of Bohemia, a new plant producing *Classopollis* pollen. – In: Evolutionary Biology. Prague. P. 125–131.
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2004. A boreal early cradle of angiosperms? Angiosperm-like pollen from the Middle Triassic of the Barents Sea (Norway). – Journal of Micropalaeontology. 23 (2): 97–104.
<https://doi.org/10.1144/jm.23.2.97>
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2013. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (northern Switzerland). – Frontiers in plant science. 4: 344.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00344>
- Hofmann C.C., Zetter R. 2010. Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh Formation, Vilui Basin (Siberia). – Grana 49 (3): 170–193.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.512364>
<https://paleobotany.ru/palynodata>
- Hughes N.F. 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. – Palaeontology. 4 (2): 292–299.
- Hughes N.F. 1994. The enigma of angiosperm origins. Cambridge. 303 p.
- Hughes N.F., McDougall A.B. 1994. Search for antecedents of Early Cretaceous monosulcate columellate pollen. – Rev. Palaeobot. Palynol. 83 (1–3): 175–183.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)90067-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90067-1)
- Information system of plant morphology and anatomy, 2021 / Информационная система идентификации растительных объектов на основе карпологических, палинологических и анатомических данных, 2021. <http://botany-collection.bio.msu.ru/>
- Kawahara A.Y., Plotkin D., Espeland M., Meusemann K., Toussaint E.F., Donath A., Gimnich F., Fransen P.B., Zwick A., Reis M., Barber J.R., Peters R.S., Liu S., Zhou X., Mayer C., Podsiadlowski L., Storer C., Yack J.E., Misof B., Breinholt J.W. 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflyflies and moths. – Proceedings of the National Academy of Sciences. 116 (45): 22657–22663.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1907847116>

- [Koloda] Колода Н.А. 1996. Новое в систематике пермской квазимоносаккатной пыльцы. — Труды Геол. института Коми РАН. 89: 49–59.
- [Krassilov] Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука. 262 с.
- Krassilov V.A., Tekleva M.V., Meyer-Melikian N.R., Rasnitsyn A.P. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, and its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology. — *Cret. Res.* 24: 149–156.
[https://doi.org/10.1016/S0195-6671\(03\)00029-6](https://doi.org/10.1016/S0195-6671(03)00029-6)
- Kurmann M.H., Zavada M.S. 1994. Pollen morphological diversity in extant and fossil gymnosperms. — In: Ultrastructure of fossil spores and pollen. Kew. P. 123–137.
- Kuyil O.S., Muller J., Waterbolk H.T. 1955. The application of palynology to oil geology, with special reference to western Venezuela — *Geologie en Mijnbouw. New series.* 17 (3): 49–76.
- Kvaček J., Doyle J.A., Endress P.K., Daviero-Gomez V., Gomez B., Tekleva M. 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon.* 65 (6): 1345–1373.
- Kvaček J., Pacltová B. 2001. *Bayerithecra hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. — *Cret. Res.* 22: 695–704.
<https://doi.org/10.1006/cres.2001.0285>
- Le Thomas A., Lugardon B. 1976. De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées. — *Adansonia. Ser. 2.* 15 (4): 543–572.
- Li H.T., Yi T.S., Gao L.M., Ma P.F., Zhang T., Yang J.B., Gitzendanner M.A., Fritsch P.W., Cai J., Luo Y., Wang H. 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. — *Nature Plants.* 5 (5): 461.
<https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L., Hernández-Hernández T., 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. — *New Phytol.* 207 (2): 437–453.
<https://doi.org/10.1111/nph.13264>
- [Malyavkina] Малявкина В.С. 1949. Определитель спор и пыльцы. Юра–мел. — Труды ВНИГРИ. Новая серия. 33: 1–137.
- Meyen S.V. 1997. Permian conifers of Western Angaralands. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 96: 351–447.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(96\)00046-2](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(96)00046-2)
- [Meyer-Melikian et al.] Мейер-Меликян Н.Р., Афонин С.А., Гоманьков А.В. 1998. Ультраструктура пыльцевых зерен некоторых хвойных из пермских отложений Русской платформы. — *Бот. журн.* 83 (3): 1–8.
- Nathorst A.G. 1878. Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Stuttgart. P. 1–78.
- Osborn J.M., Taylor T.N., de Lima M.R. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of Brazil. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 77: 171–184.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90003-D](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90003-D)
- Pedersen K.R., Crane P.R., Friis E.M. 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. — *Grana.* 28: 279–294.
<https://doi.org/10.1080/00173138909427441>
- [Petrosyants, Bondarenko] Петросьянц М.А., Бондаренко Н.М. 1983. Характерные и коррелятивные таксоны пыльцы голосеменных (поздний мел – палеоген). Пыльца хейролепидиевых. Синописис. М. 80 с.
- Pettitt J.M., Chaloner W.G. 1964. The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis*. — *Pollen et spores.* 6 (2): 611–620.
- Pflug H. D. 1953. Zur Entstehung und Entwicklung des angiospermid Pollens in der Erdgeschichte. — *Palaeontographica.* B 95 (4–6): 60–171.
- Pocock S.A.J., Vasanthi G., Venkatachala B.S. 1990. Pollen of Circumpolles — an enigma or morphotrends showing evolutionary adaptation. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65: 179–193.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90069-U](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90069-U)
- Pocock S.A.J., Vasanthi G. 1988. *Cornetipollis reticulata*, a new pollen with angiospermid features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.), with notes on *Equisetosporites*. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 55: 337–356.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(88\)90092-9](https://doi.org/10.1016/0034-6667(88)90092-9)
- Pott C., McLoughlin S. 2009. Bennettitalean foliage in the Rhaetian–Bajocian (latest Triassic–Middle Jurassic) floras of Scania, southern Sweden. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 158 (1–2): 117–166.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.004>
- Reymanówna M. 1968. On seeds containing *Eucommiidites troedssonii* pollen from the Jurassic of Grójec, Poland. — *Bot. J. Linn. Soc.* 61: 147–152.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00112.x>
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Pettitt J.M. 1992. Pollen wall development in *Eucommia ulmoides* (Eucommiaceae). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 70 (4): 297–323.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90069-S](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90069-S)
- Sannier J., Baker W.J., Anstett M.C., Nadot S. 2009. A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Araceae, two unrelated families of the monocots. — *BMC research notes.* 2 (1): 1–11.
- Silvestro D., Bacon C.D., Ding W., Zhang Q., Donoghue P.C., Antonelli A., Xing Y. 2021. Fossil data support a pre-Cretaceous origin of flowering plants. *Nature Ecology and Evolution*, 1–9.
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-01387-8>
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., El E.S., Rudall P.J., Bateman R.M. 2019. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature. — *New Phytol.* 228 (2): 420–426.
<https://doi.org/10.1111/nph.15974>
- Sun G., Dilcher D.L., Zheng S., Zhou Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. — *Science.* 282 (5394): 1692–1695.
<https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1692>
- [Tarasevich] Тарасевич В.Ф. 2002. Морфология и ультраструктура пыльцы трибы Spathiphyllaeae в связи с ее положением в семействе Araceae. — В кн.: Ма-

- териалы X Всероссийской палинологической конференции “Методические аспекты палинологии”. М. С. 246–248.
- [Tarasevich] Tarasevich V.F. 2008. Об эволюционных уровнях в семействе Агасеа по палинологическим данным. — В кн.: Палинология: Стратиграфия и геоэкология. Т. 1. СПб. С. 115–121.
- Tarasevich V.F., Zhilin S.G. 1999. On monosulcate and disulcate pollen grains from the Albian-Turonian Kazakhstan. — *Acta Palaeobot. Suppl.* 2: 211–217.
- Taylor T.N., Zavada M.S. 1986. Developmental and Functional aspects of fossil pollen. — In: *Pollen and Spores: Form and Function*. London. P. 165–178.
- Taylor E.L., Taylor T.N., Krings M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. New York. 1230 p.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A. 2009. Comparative pollen morphology and ultrastructure of modern and fossil gnetophytes — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 130–138.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.007>
- Tekleva M.V., Roghi G. 2018. *Lagenella martini* from the Triassic of Austria — exine structure and relationships with other striate palynomorphs. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 258: 13–21.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.06.011>
- Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. 2006. Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities. — *Acta Palaeobot.* 46 (2): 137–155.
- Tekleva M.V., Polevova S.V., Zavalova N.E. 2007. On some peculiarities of sporoderm structure in members of the Cycadales and Ginkgoales. — *Paleontological Journal.* 41 (11): 1162–1178.
<https://doi.org/10.1134/S0031030107110159>
- Tekleva M.V., Stephenson M.H., Zavalova N.E. 2019. The exine ultrastructure of *Pretricolpipollenites bharadwajii* from the Permian of Jordan. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 268: 19–28.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.05.003>
- Traverse A. 2004. Proposal to conserve the fossil pollen morphogeneric name *Classopollis* against *Corollina* and *Circulina*. — *Taxon.* 53: 847–848.
<https://doi.org/10.2307/4135468>
- Traverse A. 2007. *Paleopalynology*. Dordrecht. 813 p.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5610-9>
- Traverse A., Cornet B., Ames H.T. 1975. A new look at the “*Classopollis-Circulina*” taxonomic — nomenclatural problem. *Geosci. Man.* 11: 159–160.
- Trevisan L. 1988. Angiosperm pollen (monosulcate-trichotomosulcate phase) from very early Lower Cretaceous rocks of Southern Tuscany, Italy. — In: *Abstr 7 Int Palynol Congr. Brisbane.* P. 165.
- Utting J. 1994. Palynostratigraphy of Permian and Lower Triassic rocks, Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago (Vol. 478). Geological Survey of Canada Bulletin. Ottawa. 107 p.
<https://doi.org/10.4095/194811>
- Van Erve A.W. 1982. Nomenclatural note on *Corollina* Maljavkina, 1949 (fossil-pollen dispersae) — *Taxon.* 31 (3): 546–548.
<https://doi.org/10.1002/j.1996-8175.1982.tb03553.x>
- Van der Merwe J.J.M., Van Wyk A.E., Kok P.D.F. 1990. Pollen types in the Lauraceae. — *Grana* 29: 185–196.
<https://doi.org/10.1080/00173139009427751>
- Vasanthi G., Cornet B., Pocock S.A.J. 2004. Evolution of proangiosperms during Late Triassic: pre-Cretaceous pollen trends towards mono- and dicotyledonous taxa diversification. — *Geophytology.* 33 (1–2): 99–113.
- Walker J.W., Walker A.G. 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. — *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 464–521.
<https://doi.org/10.2307/2399035>
- Yang W., Li S., Jiang B. 2007. New evidence for Cretaceous age of the feathered dinosaurs of Liaoning: zircon U-Pb SHRIMP dating of the Yixian Formation in Sihetun, northeast China. — *Cret. Res.* 28 (2): 177–182.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.05.011>
- Zavada M.S. 1984. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms. — *Plant Syst. Evol.* 147 (1–2): 63–78.
<https://doi.org/10.1007/BF00984580>
- Zavada M. S. 2004. The earliest occurrence of angiosperms in southern Africa. — *South African Journal of Botany.* 70 (4): 646–653.
[https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30205-2](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30205-2)
- Zavalova N.E. 2015. Evolutionary transformations of sporoderm ultrastructure in certain monophyletic lineages of higher plants. — *Botanica Pacifica.* 4 (2): 49–57.
<https://doi.org/10.17581/bp.2015.04213>
- Zavalova N., Blumenkemper P., Kerp H., Hamad A. A., Bomfleur, B. 2020. A lyginopterid pollen organ from the upper Permian of the Dead Sea region. — *Grana.* 1–16.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1772360>
- Zavalova N., Buratti N., Roghi G. 2010a. The ultrastructure of some Rhaetian Circumpolles from southern England. — *Grana.* 49 (4): 281–299.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.522253>
- Zavalova N.E., Gomankov A.V. 2009. Occurrence of angiosperm-like ultrastructural features in gymnosperm pollen from the Permian of Russia. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 79–89.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.02.002>
- Zavalova N.E., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Polevova S.V. 2011. The ultrastructure of fossil dispersed monosulcate pollen from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia. — *Grana.* 50: 182–201.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2011.611530>
- Zavalova N., Meyer-Melikian N.R., Gomankov A.V. 2001. Ultrastructure of some Permian pollen grains from the Russian Platform. — In: *Proceedings of the IX International Palynological Congress, Houston, Texas, USA.* P. 99–114.
- [Zavalova et al.] Завьялова Н.Е., Полевова С.В., Моисеенко А.В., Орлова О.А. 2019. Возможность применения ТЭМ-томографии для изучения ультраструктуры ископаемых спородерм. — В кн.: *Тезисы X чтений памяти А.Н. Криштофовича.* СПб. С. 26.

- Zavialova N.E., Roghi G. 2005. Exine morphology and ultrastructure of *Duplicisporites* from the Triassic of Italy. — Grana. 44 (4): 337–342.
<https://doi.org/10.1080/00173130500354523>
- Zavialova N.E., Tekleva M.V., Smirnova S.B., Mroueh M. 2010b. Exine ultrastructure in pollen grains of *Classopollis* Pflug from the Cretaceous of Lebanon — Paleontological Journal. 44 (10): 1353–1367.
<https://doi.org/10.1134/S0031030110100126>
- Zavialova N., Tekleva M., Stephenson M. 2019. The Permian through the eyes of pollen morphologists. Permophiles. 67: 9–11.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H. 2011. Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications. — Rev. Palaeobot. Palynol. 168: 7–20.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.09.007>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. 2016. Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus manis* Harris, 1941 from the Jurassic of England. — Rev. Palaeobot. Palynol. 225: 33–42.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.11.003>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J., Zavada M. 2009. The pollen ultrastructure of *Williamsoniella coronata* Thomas (Bennettitales) from the Bajocian of Yorkshire. — Int. J. Plant Sci.: 170 (9): 1195–1200.
<https://doi.org/10.1086/605873>

ANGIOSPERM FEATURES IN PRE-CRETACEOUS POLLEN

N. E. Zavialova^{a,#} and M. V. Tekleva^{a,##}

^a A.A. Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences
 Profsoyuznaya Str., 123, Moscow, 117647, Russia

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

^{##}e-mail: tekleva@mail.ru

Dispersed pollen grains are the most likely source of information about a possible hidden period of angiosperm history, since they are numerous, diverse, and transported for long distances; in addition, a wealth of information has been accumulated on palynological assemblages. We reviewed angiosperm-like pollen reported from the deposits that lack angiosperm macroremains. The general morphology, sculpture, exine ultrastructure, as well as some available data on associations with macroremains allow us to interpret with sufficient confidence an overwhelming majority of such finds as gymnosperm pollen. They occur sporadically in the paleontological record without forming a chain that would have corresponded to any reconstructed evolutionary sequence; they rather represent detached and quite advanced links of this chain. On the other hand, the consecutive appearance of angiosperm pollen types in the Cretaceous nicely agrees with the molecular phylogeny reconstructed for the group. The finds of Pre-Cretaceous reticulate pollen seem the most controversial; however, those from the Permian are also known from conifer sporangia, and a gymnosperm variant of the endexine was revealed in one of Triassic reticulates.

Keywords: dispersed pollen grains, LM, SEM, TEM, fossils, angiosperms

ACKNOWLEDGMENTS

We are thankful for help with literature to Jean Dejax and Emmanuel Côté (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France), James Doyle (University of California, Davis, USA), and Evelyn Kustatscher (Museum of Nature South Tirol, Italy); for permission to reproduce illustrations to Silvia Ulrich (University Vienna) from Halbritter et al. (2018), Michael Zavada (University of Texas) from Taylor, Zavada (1986), Susanne Feist-Burkhardt (University of Geneva) from Hochuli, Feist-Burkhardt (2013), Tamara Surova from Chlonova, Surova (1988), Bruce Cornet from Cornet (1989), James Doyle from Doyle et al. (1975) and Doyle, Hutton (1991), Mario Coiro (Université de Frébourg) from Coiro et al. (2019), Palaeontological Association and Jo Hellawell from Hughes (1961); for a photo of *Oculipollis* to France Polette (Université de Rennes 1); for a photo once made by Peter Hochuli for Hochuli, Feist-Burkhardt (2013) and found in laboratory archive in publicable resolution to Elke Schneebeil-Hermann (University of Zurich); for photos of Circumpolles pollen (unpublished ma-

terials of collaborative study with Natalia Zavialova) to Guido Roghi (Padua University); for photos of *Eucommia* from Information system... (2021) and photographing *Welwitschia* pollen to Elena Severova (MSU); for photographing of a thick section of *Achillea* pollen to Svetlana Polevova (MSU); and for valuable comments on the manuscript to Dmitry Sokoloff (MSU). The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project No. 19-04-00498.

REFERENCES

- Afonin S.A., Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. — African Invertebrates. 48 (1): 3–11.
- Alvin K.L. 1982. Cheirolepidiaceae: biology, structure and paleoecology. — Rev. Palaeobot. Palynol. 37: 71–98.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(82\)90038-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(82)90038-0)
- Balme B.E. 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. — Rev. Palaeobot. Palynol. 87 (2–

- 4): 81–323.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(95\)93235-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)93235-X)
- Barnard P.D. 1968. A new species of *Masculostrobis* Seward producing *Classopollis* pollen from the Jurassic of Iran. — *Bot. J. Linn. Soc.* 61 (384):167–176.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00114.x>
- Batten D.J., Koppelhus E.B. 1996. Biostratigraphic significance of uppermost Triassic and Jurassic miospores in Northwest Europe. — In: *Palynology: principles and applications*. AASP. Vol. 2, Texas. P. 795–806.
- Batten D.J., Dutta R.J. 1997. Ultrastructure of exine of gymnospermous pollen grains from Jurassic and basal Cretaceous deposits in Northwest Europe and implications for botanical relationships. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99 (1): 25–54.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(97\)00036-5](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(97)00036-5)
- Bolinder B., Norbäck Ivarsson L., Humphreys A.M., Ickert-Bond S.M., Fang H., Hoorn C., Rydin C. 2016. Pollen morphology of *Ephedra* (Gnetales) and its evolutionary implications. — *Grana.* 55 (1): 24–51.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1066424>
- Brenner G.J. 1963. The spores and pollen of the Potomac Group of Maryland. — *Maryl. Dep. Geol. Mines and Water Res. Bull.* 27: 1–215.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(67\)90215-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(67)90215-1)
- Brenner G.J. 1967. The gymnospermous affinity of *Eucommiidites* Erdtman, 1948. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 5: 123–127.
- Brenner, G.J. 1996. Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a paleoequatorial section from Israel. — In: *Flowering plant origin, evolution and phylogeny* Boston, MA. P. 91–115.
- Budd G.E., Mann R.P., Doyle J.A., Coiro M.P., Hilton J. 2021. Fossil data do not support a long Pre-Cretaceous history of flowering plants. *bioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/2021.02.16.431478>
- Chlonova A.F., Surova T.D. 1988. Pollen wall ultrastructure of *Clavatipollenites incisus* Chlonova and two modern species of *Ascarina* (Chloranthaceae). — *Pollen et Spores.* 30 (1): 29–44.
- Coiro M., Doyle J.A., Hilton J. 2019. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? — *New Phytol.* 223 (1): 83–99.
<https://doi.org/10.1111/nph.15708>
- Cornet B. 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond rift basin of Virginia, USA. — *Palaeontographica. Abt.* 213 (1–3): 37–87.
- Cornet B., Habib D. 1992. Angiosperm-like pollen from the ammonite-dated Oxfordian (Upper Jurassic) of France. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 71 (1–4): 269–294.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90167-F](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90167-F)
- Cornet B., Traverse A. 1975. Palynological contributions to the chronology and stratigraphy of the Hartford Basin in Connecticut and Massachusetts. — *Geoscience and man.* 11 (1): 1–33.
<https://doi.org/10.1080/00721395.1975.9989753>
- Couper R.A. 1956. Evidence of a possible gymnospermous affinity for *Tricolpites troedssonii* Erdtman — *New Phytol.* 55: 280–285.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1956.tb05286.x>
- Doyle J.A. 2009. Evolutionary significance of granular exine structure in the light of phylogenetic analyses. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 198–210.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.08.001>
- Doyle J.A. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. — *Annual review of earth and planetary sciences.* 40: 301–326.
<https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-1053A13>
- Doyle J.A., Hotton C.L. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. — In: *Pollen and spores: patterns of diversification*. Systematics Association Special Volume, 44. Clarendon. P. 169–195.
- Doyle J.A., Van Campo M., Lugardon B. 1975. Observations on exine structure of *Eucommiidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen. — *Pollen et spores.* XVII (3): 429–485.
- Efremova G.D. 1967. Sporovo-pyl'tsevoi kompleks kungurskikh otlozhenii Zapadnogo Primugodzharya. [A spore and pollen assemblage from the Kungurian of the Western Cis-Mugojars]. — *Trudy VNIGNI.* LII: 63–72.
- Erdtman G. 1948. Did dicotyledonous plants exist in Early Jurassic times? — *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar.* 70 (2): 265–271.
<https://doi.org/10.1080/11035894809454085>
- Friedman W.E. 2009. The meaning of Darwin's "abominable mystery". — *Amer. J. Bot.* 96 (1): 5–21.
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800150>
- Friis E.M., Pedersen K.R. 1996. *Eucommiitheca hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. — *Grana.* 35: 104–112.
<https://doi.org/10.1080/00173139609429480>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. — *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101: 16565–16570.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0407174101>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. — *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* 232 (2–4): 251–293.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006>
- Fu Q., Diez J.B., Pole M., Ávila M.G., Liu Z.J., Chu H., Hou Y., Yin P., Zhang G.Q., Du K., Wang X. 2018. An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China. — *Elife.* 7: e38827.
<https://doi.org/10.7554/eLife.38827>
- Gibbs P.E., Ferguson I.K. 1987. Correlations between pollen exine sculpturing and angiosperm self-incompatibility systems—a reply. — *Plant Syst. Evol.* 157 (3–4): 143–159.
<https://doi.org/10.1007/BF00936194>
- Gomankov A.V., Meyen S.V. 1986. Tatarinovaya flora (sostav i rasprostranenie v pozdnei permi Evrazii). [Tatarina flora (composition and distribution in Late Permian of Eurasia)]. Moscow. 175 p. (In Russ.)
- Grayum M.H. 1992. Comparative external pollen ultrastructure of the Araceae and putatively related taxa. — *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.* 43: 1–167.
- Güebeli A.A., Hochuli P.A., Wildi W. 1984. Lower Cretaceous turbiditic sediments from the Rif chain (North-east Morocco)—palynology, stratigraphy and palaeogeographic setting. — *Geologische Rundschau.* 73 (3):

- 1081–1114.
<https://doi.org/10.1007/BF01820889>
- Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. 2018. Illustrated pollen terminology. Springer. 483 p.
- Hesse M. 1984. Pollenkitt is lacking in Gnetatae: *Ephedra* and *Welwitschia*; further proof for its restriction to the angiosperms. — *Pl. Syst. Evol.* 144: 9–16.
<https://doi.org/10.1007/BF00990796>
- Hesse M. 2000. Pollen wall stratification and pollination. — In: *Pollen and pollination*. Vienna. P. 1–17.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_1
- Hesse M., Zetter R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. — *Plant Syst. Evol.* 263: 93–115.
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0468-z>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H.-M. 1999. Pollen walls of Araceae, with special reference to their fossilization potential. — *Grana.* 38: 203–209.
<https://doi.org/10.1080/001731300750044582>
- Hesse M., Weber M., Halbritter H. 2000. A comparative study of the polyplcate pollen types in Arales, Laurales, Zingiberales and Gnetales. — In: *Pollen and Spores: Morphology and Biology*. Kew. P. 227–239.
- Hlušák A., Konzalova M. 1976. *Frenelopsis alata* (K. Feistm.) Knobloch (Cupressaceae) from the Cenomanian of Bohemia, a new plant producing *Classopollis* pollen. — In: *Evolutionary Biology*. Prague. P. 125–131.
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2004. A boreal early cradle of angiosperms? Angiosperm-like pollen from the Middle Triassic of the Barents Sea (Norway). — *Journal of Micropalaeontology*. 23 (2): 97–104.
<https://doi.org/10.1144/jm.23.2.97>
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. 2013. Angiosperm-like pollen and *Afropollis* from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (northern Switzerland). — *Frontiers in plant science*. 4: 344.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00344>
- Hofmann C.C., Zetter R. 2010. Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh Formation, Vilui Basin (Siberia). — *Grana* 49 (3): 170–193.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.512364>
<https://paleobotany.ru/palynodata>
- Hughes N.F. 1961. Further interpretation of *Eucommiidites* Erdtman 1948. — *Palaeontology*. 4 (2): 292–299.
- Hughes N.F. 1994. The enigma of angiosperm origins. Cambridge. 303 p.
- Hughes N.F., McDougall A.B. 1994. Search for antecedents of Early Cretaceous monosulcate columellate pollen. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 83 (1–3): 175–183.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)90067-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90067-1)
- Information system of plant morphology and anatomy, 2021. <http://botany-collection.bio.msu.ru/>
- Kawahara A.Y., Plotkin D., Espeland M., Meusemann K., Toussaint E.F., Donath A., Gimnich F., Fransen P.B., Zwick A., Reis M., Barber J.R., Peters R.S., Liu S., Zhou X., Mayer C., Podsiadlowski L., Storer C., Yack J.E., Misof B., Breinholt J.W. 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. — *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 116 (45): 22657–22663.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1907847116>
- Koloda N.A. 1996. Novoe v sistematike permskoj kvazimonosakkatnoj pyl'cy. [New in systematics of Permian quasimonosaccate pollen]. — *Trudy Geol. instituta Komi RAN*. 89: 49–59 (In Russ.).
- Krassilov V.A. 1989. Proiskhozhdenie i rannaya evolutsiya tsvetkovykh rastenii. [Origin and early evolution of angiosperms]. Moscow: Nauka Press. 262 p. (In Russ.).
- Krassilov V.A., Tekleva M.V., Meyer-Melikian N.R., Rasnitsyn A.P. 2003. New pollen morphotype from gut compression of a Cretaceous insect, and its bearing on palynomorphological evolution and palaeoecology. — *Cret. Res.* 24: 149–156.
[https://doi.org/10.1016/S0195-6671\(03\)00029-6](https://doi.org/10.1016/S0195-6671(03)00029-6)
- Kurmann M.H., Zavada M.S. 1994. Pollen morphological diversity in extant and fossil gymnosperms. — In: *Ultrastructure of fossil spores and pollen*. Kew. P. 123–137.
- Kuyl O.S., Muller J., Waterbolk H.T. 1955. The application of palynology to oil geology, with special reference to western Venezuela — *Geologie en Mijnbouw*. New series. 17 (3): 49–76.
- Kvaček J., Doyle J.A., Endress P.K., Daviero-Gomez V., Gomez B., Tekleva M. 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. *Taxon*. 65 (6): 1345–1373.
- Kvaček J., Pacltová B. 2001. *Bayeritheca hughesii* gen. et sp. nov., a new *Eucommiidites*-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. — *Cret. Res.* 22: 695–704. <https://doi.org/10.1006/cres.2001.0285>
- Le Thomas A., Lugardon B. 1976. De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées. — *Adansonia*. Ser. 2. 15 (4): 543–572.
- Li H.T., Yi T.S., Gao L.M., Ma P.F., Zhang T., Yang J.B., Gitzendanner M.A., Fritsch P.W., Cai J., Luo Y., Wang H. 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. — *Nature Plants*. 5 (5): 461.
<https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L., Hernández-Hernández T., 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. — *New Phytol.* 207 (2): 437–453. <https://doi.org/10.1111/nph.13264>
- Malyavkina V.S. 1949. Opredelitel' spor i pyl'cy. Jura-mel. [Guide of spores and pollen. Jurassic-Cretaceous]. — *Trudy VNIGRI*. Novaja serija. 33: 1–137 (In Russ.).
- Meyen S.V. 1997. Permian conifers of Western Angaralands. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 96: 351–447.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(96\)00046-2](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(96)00046-2)
- Meyer-Melikian N.R., Afonin S.A., Gomankov A.V. 1998. Pollen ultrastructure of some conifers from Permian deposits of Russian platform. — *Bot. Zhurn.* 83 (3): 1–8 (In Russ.).
- Nathorst A.G. 1878. Beiträge zur fossilen Flora Schwedens. Stuttgart. p. 1–78.
- Osborn J.M., Taylor T.N., de Lima M.R. 1993. The ultrastructure of fossil ephedroid pollen with gnetalean affinities from the Lower Cretaceous of Brazil. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 77: 171–184.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90003-D](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90003-D)
- Pedersen K.R., Crane P.R., Friis E.M. 1989. Pollen organs and seeds with *Eucommiidites* pollen. — *Grana*. 28:

- 279–294.
<https://doi.org/10.1080/00173138909427441>
- Petrosyants M.A., Bondarenko N.M. 1983. Kharakternye i korreljativnye taksony pyl'cy golosemennyh (pozdnij mel – paleogen). Pyl'ca hejrolepidievyh. Sinopsis. [Characteristic and correlative taxa of gymnosperm pollen (late Cretaceous – Paleogene). Cheirolepidiaceae pollen. Synopsis]. Moscow. 80 p. (In Russ.)
- Pettitt J.M., Chaloner W.G. 1964. The ultrastructure of the Mesozoic pollen *Classopollis*. – *Pollen et spores*. 6 (2): 611–620.
- Pflug H.D. 1953. Zur Entstehung und Entwicklung des angiospermiden Pollens in der Erdgeschichte. – *Palaeontographica*. B 95 (4–6): 60–171.
- Pocock S.A.J., Vasanthi G., Venkatachala B.S. 1990. Pollen of Circumpolles – an enigma or morphotrends showing evolutionary adaptation. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 65: 179–193.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90069-U](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90069-U)
- Pocock S.A.J., Vasanthi G. 1988. *Cornetipollis reticulata*, a new pollen with angiospermid features from Upper Triassic (Carnian) sediments of Arizona (U.S.A.), with notes on *Equisetosporites*. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 55: 337–356.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(88\)90092-9](https://doi.org/10.1016/0034-6667(88)90092-9)
- Pott C., McLoughlin S. 2009. Bennettitalean foliage in the Rhaetian–Bajocian (latest Triassic–Middle Jurassic) floras of Scania, southern Sweden. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 158(1–2): 117–166.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.08.004>
- Reymanówna M. 1968. On seeds containing *Eucommiidites troedssonii* pollen from the Jurassic of Grójec, Poland. – *Bot. J. Linn. Soc.* 61: 147–152.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1968.tb00112.x>
- Rowley J.R., Skvarla J.J., Pettitt J.M. 1992. Pollen wall development in *Eucommia ulmoides* (Eucommiaceae). – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 70 (4): 297–323.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90069-S](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90069-S)
- Sannier J., Baker W.J., Anstett M.C., Nadot S. 2009. A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Arecaceae, two unrelated families of the monocots. – *BMC research notes*. 2 (1): 1–11.
- Silvestro D., Bacon C.D., Ding W., Zhang Q., Donoghue P.C., Antonelli A., Xing Y. 2021. Fossil data support a pre-Cretaceous origin of flowering plants. *Nature Ecology and Evolution*, 1–9.
<https://doi.org/10.1038/s41559-020-01387-8>
- Sokoloff D.D., Remizowa M.V., El E.S., Rudall P.J., Bateman R.M. 2019. Supposed Jurassic angiosperms lack pentamery, an important angiosperm-specific feature. – *New Phytol.* 228 (2): 420–426.
<https://doi.org/10.1111/nph.15974>
- Sun G., Dilcher D.L., Zheng S., Zhou Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. – *Science*. 282 (5394): 1692–1695.
<https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1692>
- Tarasevich V.F. 2002. Morfologija i ul'trastruktura pyl'cy tribi Spathiphyllae v svjazi s ejo polozheniem v semejstve Araceae. [Pollen morphology and ultrastructure of the tribe Spathiphyllae in connection to its position in the Araceae] – In: *Materialy X Vserossijskoj palinologičeskoj konferencii “Metodicheskie aspekty palinologii”*. Moscow. P. 246–248 (In Russ.).
- Tarasevich V.F. 2008. Ob jevoljucionnyh urovnjah v semejstve Araceae po palinologičeskim dannym [On evolutionary levels in the family Araceae based on palynological data]. – In: *Palinologija: Stratigrafija i Geojekologija*. Vol. 1. Saint-Petersburg. P. 115–121 (In Russ.).
- Tarasevich V.F., Zhilin S.G. 1999. On monosulcate and disulcate pollen grains from the Albion-Turonian Kazakhstan. – *Acta Palaeobot. Suppl.* 2: 211–217.
- Taylor T.N., Zavada M.S. 1986. Developmental and Functional aspects of fossil pollen. – In: *Pollen and Spores: Form and Function*. London. P. 165–178.
- Taylor E.L., Taylor T.N., Krings M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. New York. 1230 p.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A. 2009. Comparative pollen morphology and ultrastructure of modern and fossil gnetophytes – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 130–138.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.007>
- Tekleva M.V., Roghi G. 2018. *Lagenella martini* from the Triassic of Austria – exine structure and relationships with other striate palynomorphs. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 258: 13–21.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.06.011>
- Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. 2006. Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities. – *Acta Palaeobot.* 46 (2): 137–155.
- Tekleva M.V., Polevova S.V., Zavialova N.E. 2007. On some peculiarities of sporoderm structure in members of the Cycadales and Ginkgoales. – *Paleontological Journal*. 41 (11): 1162–1178.
<https://doi.org/10.1134/S0031030107110159>
- Tekleva M.V., Stephenson M.H., Zavialova N.E. 2019. The exine ultrastructure of *Pretricolpipollenites bharadwajii* from the Permian of Jordan. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 268: 19–28.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.05.003>
- Traverse A. 2004. Proposal to conserve the fossil pollen morphogeneric name *Classopollis* against *Corollina* and *Circulina*. – *Taxon*. 53: 847–848.
<https://doi.org/10.2307/4135468>
- Traverse A. 2007. *Paleopalynology*. Dordrecht. 813 p.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5610-9>
- Traverse A., Cornet B., Ames H.T. 1975. A new look at the “*Classopollis*–*Circulina*” taxonomic – nomenclatural problem. *Geosci. Man*. 11: 159–160.
- Trevisan L. 1988. Angiosperm pollen (monosulcate–trichotomosulcate phase) from very early Lower Cretaceous rocks of Southern Tuscany, Italy. – In: *Abstr 7 Int Palynol Congr. Brisbane*. P. 165.
- Utting J. 1994. Palynostratigraphy of Permian and Lower Triassic rocks, Sverdrup Basin, Canadian Arctic Archipelago (Vol. 478). Geological Survey of Canada Bulletin. Ottawa. 107 p. <https://doi.org/10.4095/194811>
- Van Erve A.W. 1982. Nomenclatural note on *Corollina* Maylavkina, 1949 (fossil-pollen dispersae) – *Taxon*.

- 31 (3): 546–548.
<https://doi.org/10.1002/j.1996-8175.1982.tb03553.x>
- Van der Merwe J.J.M., Van Wyk A.E., Kok P.D.F. 1990. Pollen types in the Lauraceae. – *Grana*. 29: 185–196.
<https://doi.org/10.1080/00173139009427751>
- Vasanthi G., Cornet B., Pocock S.A.J. 2004. Evolution of proangiosperms during Late Triassic: pre-Cretaceous pollen trends towards mono- and dicotyledonous taxa diversification. – *Geophytology*. 33 (1–2): 99–113.
- Walker J.W., Walker A.G. 1984. Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. – *Ann. Mo. Bot. Gard.* 71: 464–521.
<https://doi.org/10.2307/2399035>
- Yang W., Li S., Jiang B. 2007. New evidence for Cretaceous age of the feathered dinosaurs of Liaoning: zircon U-Pb SHRIMP dating of the Yixian Formation in Sihetun, northeast China. – *Cret. Res.* 28 (2): 177–182.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2006.05.011>
- Zavada M.S. 1984. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms. – *Plant Syst. Evol.* 147 (1–2): 63–78.
<https://doi.org/10.1007/BF00984580>
- Zavada M.S. 2004. The earliest occurrence of angiosperms in southern Africa. – *South African Journal of Botany*. 70 (4): 646–653.
[https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30205-2](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30205-2)
- Zavialova N.E. 2015. Evolutionary transformations of sporoderm ultrastructure in certain monophyletic lineages of higher plants. – *Botanica Pacifica*. 4 (2): 49–57.
<https://doi.org/10.17581/bp.2015.04213>
- Zavialova N., Blumenkemper P., Kerp, H., Hamad A.A., Bomfleur B. 2020. A lyginopterid pollen organ from the upper Permian of the Dead Sea region. *Grana*, 1–16.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1772360>
- Zavialova N., Buratti N., Roghi G. 2010a. The ultrastructure of some Rhaetian Circumpolles from southern England. – *Grana*. 49 (4): 281–299.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2010.522253>
- Zavialova N.E., Gomankov A.V. 2009. Occurrence of angiosperm-like ultrastructural features in gymnosperm pollen from the Permian of Russia. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 156 (1–2): 79–89.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.02.002>
- Zavialova N.E., Markevich V.S., Bugdaeva E.V., Polevova S.V. 2011. The ultrastructure of fossil dispersed monosulcate pollen from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia – *Grana*. 50: 182–201.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2011.611530>
- Zavialova N., Meyer-Melikian N.R., Gomankov A.V. 2001. Ultrastructure of some Permian pollen grains from the Russian Platform. – In: Proceedings of the IX International Palynological Congress, Houston, Texas, USA. p. 99–114.
- Zavialova N.E., Polevova S.V., Moiseenko A.V., Orlova O.A. 2019. Vozmozhnost' primeneniya TEM-tomografii dlja izuchenija ul'trastruktury iskopaemyh sporoderm [Possibilities of the application of TEM-tomography for study of fossil sporoderm ultrastructure]. – In: Tezisy X chtenij pamjati A.N. Krishtofoviča. Saint-Petersburg. P. 26 (In Russ.).
- Zavialova N.E., Roghi G. 2005. Exine morphology and ultrastructure of *Duplicisporites* from the Triassic of Italy. – *Grana*. 44 (4): 337–342.
<https://doi.org/10.1080/00173130500354523>
- Zavialova N.E., Tekleva M.V., Smirnova S.B., Mroueh M. 2010b. Exine ultrastructure in pollen grains of *Classopollis* Pflug from the Cretaceous of Lebanon – *Paleontological Journal*. 44 (10): 1353–1367.
<https://doi.org/10.1134/S0031030110100126>
- Zavialova N., Tekleva M., Stephenson M. 2019. The Permian through the eyes of pollen morphologists. *Permophiles*. N 67: 9–11.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H. 2011. Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 168: 7–20.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.09.007>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H. A. 2016. Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus manis* Harris, 1941 from the Jurassic of England – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 225: 33–42.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.11.003>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J., Zavada M. 2009. The pollen ultrastructure of *Williamsoniella coronata* Thomas (Bennettitales) from the Bajocian of Yorkshire. *Int. J. Plant Sci.* 170 (9): 1195–1200.
<https://doi.org/10.1086/605873>

DEVELOPMENT OF GAMETOPHYTES OF THE INTRODUCED *PICEA* SPECIES (PINACEAE) IN THE TAIGA ZONE (KARELIA)

© 2021 г. I. T. Kishchenko^{1,*} and V. V. Trenin¹

¹ Petrozavodsk State University
Lenina Ave., 33, Petrozavodsk, 185910, Russia

*e-mail: ivanki@karelia.ru

Received November 11, 2020; Revised April 6, 2021; Accepted April 7, 2021

The study was carried out in the middle taiga subzone. The study is aimed at determining the features of the individual stages of sporogenesis, gametogenesis, and embryogenesis in the indigenous and introduced species of *Picea* A. Dietr. in the taiga zone (Karelia). The appearance of microspores' tetrads in *P. abies* is observed 5–9 days earlier than that in the introduced species. The male gametophyte formation of the studied species lasts 3–8 days. Pollen dispersion in *P. abies* and *P. canadensis* begins (end of May) a week earlier than that in *P. pungens*. For the full development of pollen grains in *P. abies* and *P. canadensis*, the sum of positive temperatures of ($>+5^{\circ}\text{C}$) 250°C is required, and in *P. pungens* – 360°C . The study revealed that in mid-May the female gametophyte is still at a free-nuclear stage, and by the beginning of June it already has a cellular structure. Embryogenesis begins at the end of July and ends in the second ten-day period of August. In the introduced species, various deviations are observed in the development of the female generative sphere and during embryogenesis. From 37 to 51% of the seeds of the introduced species lack an embryo. The highest percentage of empty seeds and the latest terms of the main stages of morphogenesis are observed in *P. pungens*.

Keywords: conifers, embryogenesis, gametogenesis, introduction, *Picea*, pollen grain, sporogenesis

DOI: 10.31857/S0006813621070036

The dendroflora of the northwest of Russia needs to be enriched with new species of woody plants that are resistant to environmental pollution. In this regard, introduction is becoming more and more important. For this purpose special attention should be paid to the genus *Picea*. Many species of this genus, characterised by their high gas resistance and decorativeness, can be used for landscaping, when organizing forest parks and reconstructing forests in green zones, as well as brought under cultivation.

The potential of the introduced species is assessed by a number of signs. The most important of them is the degree to which the rhythm of growth and development of plants corresponds to the ecological factors dynamics of the place of introduction. The study of the introduced plants resistance to new conditions cannot be limited to observations of external morphological changes arising in the process of growth and development. It is necessary to clarify the features and changes occurring within the vegetative and generative buds, as well as in the strobilae (Sedaeva et al., 2008; Vorobyov, Tebenkova, 2013; Zalyvskaya, 2014; Popova et al., 2016). It is the features of all stages of generative organs development and the degree of male and female gametophytes formation that determine the quantity and quality of seed production (Antosiewicz, 1961; Wilson, 1963; Elliot, 1979). A new species can be

introduced only by selecting the individuals most adapted to new conditions, grown from seeds of local introduction (Weekly, 1982; Pausheva, 1988).

The study is aimed at determining the features of the individual stages of sporogenesis, gametogenesis, and embryogenesis in the indigenous and introduced species of *Picea* A. Dietr. in the taiga zone (Karelia).

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out at the Botanical Garden of Petrozavodsk State University, located on the northern shore of the Petrozavodsk Bay of Lake Onega (middle subzone of the taiga, $61^{\circ}47'$ N, $34^{\circ}20'$ E) during two growing seasons. The soil type is humus-ferruginous-illuvial podzol (pH 4.7).

The subjects of the study were an indigenous species, *Picea abies* (L.) Karst., and two introduced species, *P. pungens* Engelm. f. *glauca* Regel. and *P. canadensis* (Mill.) Britt. The age and height of *P. abies* – 47 years and 16 m, *P. pungens* – 36 years and 12 m, *P. canadensis* – 32 years and 6 m, respectively. Seed production is observed in all species (Table 1).

Meiosis and pollen development were studied on temporary pressed preparations. Male buds were harvested starting from the first days of May every 3 days and fixed in aceto-alcohol (glacial acetic acid-alcohol,

Table 1. Age and height of trees of the studied *Picea* species

Species	Origin of the planting material	Average age, years	Average height, m	Seed production
<i>Picea pungens</i> f. <i>glauca</i>	St. Petersburg	45 ± 3	16.2 ± 0.7	present
<i>P. canadensis</i>	St. Petersburg	42 ± 4	16.7 ± 0.9	"-
<i>P. abies</i>	Petrozavodsk	56 ± 5	19.1 ± 1.1.	"-

1 : 3) for 4 hours and stored in 70% alcohol in a refrigerator. The anthers were macerated with a dissecting needle in a dye (aceto-carmin) on a glass slide (Pausheva, 1988).

In order to study the development of the female generative sphere, one shoot with generative buds was cut from 10 trees of each species, and then strobilae were cut from the southwestern side of the crown every 3 days. Then they were fixed in a mixture of alcohol and glycerol (ratio 3 : 1). The date of the onset of a particular stage of morphogenesis was taken as the time when it was noted in at least 30% of the buds of a particular species. The sample size for each stage of morphogenesis was 10 buds, followed by strobilae for each species. The development of the female gametophyte and the embryo was studied on permanent preparations. Preparations for anatomical studies of the buds were prepared according to the standard technique (Weekly, 1982; Pausheva, 1988). In this case, we used double fixation in glutaraldehyde and osmium, dehydration by alcohol and acetone, and encapsulation in epoxy resin. Sections with a thickness of about 1 µm were prepared with the use of an ultramicrotome and stained in a 1% aqueous solution of methylin blue.

Air temperature data were obtained from the Sulazhgora meteorological station (Petrozavodsk Hydrometeorological Observatory) located 3 km from the Botanical Garden. The sum of effective temperatures was calculated as the sum of average daily temperatures of more than 5°C from the moment of their appearance in spring until the beginning of a process in the generative development of a pollen grain.

RESULTS AND DISCUSSION

Development of the male gametophyte

The study of the introduction of plants should primarily be aimed at identifying the features of the generative sphere development, including the development of the male gametophyte. The first sampling of male buds, carried out on May 6, 2012, showed that the microsporocytes in the microsporangia were isolated, i.e., meiosis had already begun in them (Table 2). Moreover, in *P. abies* (an indigenous species), this process was at a more advanced stage. Further observations revealed that the general pattern of meiosis in all studied *Picea* species is basically the same.

The calendar dates of individual stages of microsporogenesis and microgametogenesis in the studied species in 2012 are shown in Table 2. It was found

that in microsporocytes of a separate sporangium, meiosis begins almost synchronously, but in its course, deviations in the rate of passage of individual phases are observed in different cells. Therefore, the percentage of cells in one or another phase was given in the table to characterise these deviations.

The time period from the beginning of the active phases of meiosis (diakinesis and further to the stage of microspore tetrads) in *P. pungens* is 6 days, and in *P. abies* – 4 days. At the stage of microspore tetrads in all studied species, synchronization of cell development occurs, i.e. 'lagging' microsporocytes 'catch up' in development with the others at this stage.

The study showed that the studied *Picea* species differ quite noticeably in the timing of the meiosis in microsporocytes. In 2012, the stage of microspore tetrads in *P. abies* was recorded on May, 8, in *P. canadensis* – on May, 13, in *P. pungens* – on May, 19. Thus, the indigenous species considerably advanced (by 5–11 days) the introduced species by the time of meiosis onset in microsporocytes.

As a result of microsporogenesis, microspores are formed. Their nuclei are divided twice according to the type of mitosis, which leads to male gametophytes formation. There are four cell divisions from the microsporocyte stage to the mature pollen stage. Mature pollen consists of the remains of two protallial, siphonogenic, spermogenic, and sterile cells. In all studied species, the development of the male gametophyte (up to the stage of mature pollen) lasted about 10 days. In 2012, pollen dispersion in *P. abies* and *P. canadensis* began on May, 29, and in *P. pungens* – only on June 5. The pollen dispersion lasted 2–3 days.

The repeated observations of the course of meiosis and the development of pollen, carried out in 2013, showed that on April 29, microsporocytes in the microsporangia of *P. abies*, *P. canadensis*, and *P. pungens* were still in the prophase of meiosis I. But already on May 5, meiosis in *P. abies* and *P. canadensis* ended, and tetrads of microspores were formed in the microsporangia. Meanwhile, the completion of meiosis in *P. pungens* was recorded much later – only on May, 11. Thus, microsporogenesis in 2013 in the studied species ended 3–8 days earlier than that in 2012. In 2013, mature pollen in the anthers of *P. abies* and *P. canadensis* was recorded already on May, 17, but pollen dispersion itself, due to the cooling, began only on May, 25. In *P. pungens*, this phenomenon began on June 3. Thus, for two years of observation, the pollen

Table 2. Microsporogenesis and pollen development of the studied *Picea* species in 2012

Date	Sum of effective temperatures, °C	Species		
		<i>Picea pungens</i>	<i>P. canadensis</i>	<i>P. abies</i>
6. V	47	prophase I	prophase I	metaphase I – 4%, dyads – 70%, metaphase II – 11%, anaphase II – 3.5%, microspore tetrads – 1.5%
8. V	61	prophase I	prophase I – 44%, metaphase I – 42%, anaphase – 6%, dyads – 8%	microspore tetrads, singly meta- and telophase II
10. V	78	prophase I	prophase I – 5%, metaphase I – 5.5%, anaphase I – 6.5%, dyads – 73%	microspore tetrads
13. V	90	prophase I	microspore tetrads	microspore tetrads
19. V	142	microspore tetrads	moment of disintegration of microspore tetrads	free microspores
24. V	179	microspores	microspores	1 st division passed
27. V	219	free microspores	3-celled pollen	3–4-celled pollen
29. V	251	free microspores	beginning of pollen dispersion	beginning of pollen dispersion
2. VI	317	4-celled pollen		
5. VI	364	beginning of pollen dispersion		

dispersion of the studied species took place almost at the same time, differing by no more than 1–4 days.

While investigating the process of microsporogenesis in *Picea obovata*, Yu.F. Rozhdestvensky (1981) also observed a high sensitivity of microsporocytes during prophase I to the effects of unfavorable weather factors, in particular, to fluctuations in air temperature. The author noted that a decrease in temperature caused an increase in the number of abnormal deviations in the developing gametophyte.

No investigations on the development of pollen grains in *P. pungens* was found. For *P. canadensis*, one can compare the results of our studies with others (Owens, Molder, 1979). According to this author, under the conditions of British Columbia (Canada), prophase in the mother cells of pollen of this species in 1975 began on April 14, and the appearance of mature pollen was recorded on May 26. In 1976, these stages were recorded on April 12 and May 21, respectively, i.e. almost at the same time. Interestingly, in the same area, but 500 m higher, in 1975, the prophase of meiosis and mature pollen in *P. canadensis* were observed much later – on May 26 and June 9, respectively. Unfortunately, this comparison gives little to explain such significant differences and understand the adaptation mechanism, since the authors did not provide data on the air temperature regime.

Thus, the studies showed that the duration and timing of meiosis phases are determined both by the

biological characteristics of the species and by the specific conditions of the growing season. Most researchers consider the air temperature regime to be the decisive factor for microsporogenesis (Mergen et al., 1965; Luomatoki, 1977; Rozhdestvensky, 1981; Cram, 1984; Williams, 2009; Vorobiev, Tebenkova, 2013). Moreover, each phenological phase occurs at a certain sum of positive temperatures (Sarvas, 1970; Cram, 1984). This sum of temperatures always represents almost the same percentage of the annual sum of temperatures. This fact was determined by Professor Lensser, the director of the Pulkovo Observatory, back in 1867 (Sarvas, 1970).

According to our data, under the conditions of Karelia, the sum of effective temperatures for the full development of pollen by the time of pollen dispersion in *P. abies* and *P. canadensis* reaches 250°C, which is 14% of the sum of effective temperatures for the growing season, whereas in *P. pungens* – 360°C and 20%, respectively. It is known that introduced species, which start growth processes relatively early and finish them early, are most adapted to new conditions (Vstovskaya, 1983; Plotnikova, 1988; Shkutko, 1991; Popova et al., 2016). Whereas, the least adapted species are those with late start and end of vegetation. Consequently, in our study of the introduced species *P. canadensis* is characterised by a greater degree of adaptation than *P. pungens*. Having studied these introduced species in the Nizhnii Novgorod region,

Table 3. Stages of development of the female gametophyte and embryogenesis of the studied *Picea* species

Species	Year of observation	Stages					
		free nuclear structure	cellular structure	archegonia ripe	early embryogenesis	late embryogenesis	seeds with degenerated archegonia, %
<i>Picea pungens</i> f. <i>glauca</i>	2012	16. V	1. VI	26. VI	28. VII	11. VIII	34
	2013	17. V	5. VI	7. VII	9. VIII	20. VIII	51
<i>P. canadensis</i>	2012	16. V	1. VI	21. VI	22. VII	7. VIII	27
	2013	17. V	5. VI	5. VII	30. VII	15. VIII	35
<i>P. abies</i>	2012	16. V	1. VI	15. VI	15. VII	1. VIII	3
	2013	17. V	5. VI	2. VII	28. VII	9. VIII	6

R.A. Vorobiev and D.N. Tebenkova (2013) came to a similar conclusion.

Development of the female gametophyte and embryogenesis

In the development of the female gametophyte of conifers, there are two well distinguished stages: free-nuclear and cellular. The first fixations in 2012 and 2013, carried out on May 16–17, respectively, showed that the female gametophyte in all three studied species of the genus *Picea* is at the free-nuclear stage (Table 3). In the middle of the ovule nucellus, there is a cavity lined with a layer of secretory tissue cells, the so-called nucellar tapetum.

On the preparations recorded on June 1 (2012) and June 5 (2013), one can see that the initiation of archegonia has already occurred, and the gametophyte has a cellular structure. At this time, the central cell of the archegonia is surrounded by a single-row layer of sheath cells. The archegonia maturation in the studied species continued until early July in 2013, whereas, in 2012, this process ended in June. Several archegonia are usually formed in one female gametophyte. Introduced species often have signs of archegonian degeneration (Kishchenko et al., 1994). According to scientific literature data, the cause of archegonia degeneration in ovules of conifers is most often under-pollination or pollination with sterile pollen (Mergen et al., 1965; Khromova, 1985; Surso, 2017). Another form of degeneration of the female gametophyte in the introduced species is observed at a later stage, namely, at the stage of early embryogenesis. In this case, the egg cell and the sheath cells are no longer distinguishable, only the cell membranes are partially preserved. No traces of proembryo or embryo were found. The embryonic cavity in the developing seed is empty. Endosperm is present, but its cells are lighter than those of normal seeds. A similar pattern was observed in *Larix sibirica* (Trenin, 1986) and *P. sibirica* (Tretyakova, 1990).

The initial development stages of the coniferous plants embryo occur in the archegonia. On the preparations of the *P. abies* and *P. canadensis* seeds recorded at the end of July, 2013, the embryo was at the final stage of early embryogenesis. In *P. pungens*, a similar stage occurred only on August 9 (Table 2). A similar dependence but 1–2 weeks earlier was found in 2012. The embryo at this stage already has an elongated-cylindrical shape characteristic of conifers. The primordia of the cotyledons and the plume, or the embryonic apex of the shoot, can be seen at the distal end of the embryo. There is no sharp boundary between the distal and proximal poles of the embryo. Its cells are poorly differentiated and characterized by a meristematic organization. The growth of the embryo ends quickly and already in the second ten-day period of August in the seeds of the studied species of the genus *Picea*, it reaches normal size and consists of leaf-like formations, or cotyledons, and the stem part, or hypocotyl, located below the cotyledons. In addition to the rudimentary apex of the shoot, in the embryo, one can find a root rudiment, consisting of a meristem and a massive root cap. After this stage, visible structural changes in the embryo no longer occur (Kishchenko et al., 1994). The stage of late embryogenesis was previously recorded in *P. abies* August 1–9, and most recently in *P. pungens* f. *glauca* (August 11–20).

The embryo in the seeds of the genus *Picea*, like other conifers, is surrounded by endosperm and protected by the seed coat. The endosperm in coniferous seeds is transformed from the cells of the female gametophyte. The transformation of female gametophyte cells into storage tissue cells occurs during fertilization and in the phase of proembryogenesis. Two zones are distinguished by the type of storage substances in the endosperm. The cells of the inner zone, adjoining the developing embryo, contain mainly starch. The inner zone of the endosperm is completely resorbed during embryogenesis. In a mature seed, the embryo is surrounded by an endosperm containing lipids and pro-

teins. These storage substances are utilised during seed germination.

It is worth noting that from 37 to 51% of the introduced seeds lack an embryo, but they sometimes contain endosperm (Table 2). The same phenomenon in *Pinus sibirica* under conditions of introduction was observed by I.N. Tretyakova et al. (2004) and V.S. Svintsova and I.N. Tretyakova (2014). Such deviations in indigenous species are much less common (Bazhina et al., 2018). The true nature of the anomaly remains unclear. There is a hypothesis about the existence of a so-called hidden genetic load (Koski, 1973). According to the author, most of this load remains unexpressed in the course of cross-pollination. However, even with a slight self-pollination, the effect of recessive genes quickly becomes visible. Most of the species of conifers are known to be devoid of mechanisms preventing self-fertilization after self-pollination. The relatively small number of individuals of the studied species and the distance between them prevent cross-pollination. Therefore, the hypothesis about the genetic load leading to the formation of empty seeds seems highly probable. According to I.I. Kharova (1989) and M.F. Surso (2017), degenerative processes in non-pollinated ovules and blocking the development of the female gametophyte in *P. sylvestris* also occur under conditions of free self-pollination. According to M.F. Surso (2017), pollination, absence of pollination, and pollination with non-viable pollen lead to a destructive type of ovule development at the early stages in most coniferous species, which is one of the reasons of underdeveloped seeds formation. The author showed that low growth energy of pollen tubes, sterility of male gametophyte, as well as death of embryos in early embryogenesis cause ovules necrosis at the later stages of their development, resulting in empty seeds formation. Consequences of self-pollination and self-fertilization in *Pinaceae* begin to appear in pro-embryogenesis and early embryogenesis due to the physiological incompatibility of the tissues of the embryo and the female gametophyte (Mergen et al., 1965; Forshell, 1974; Williams, 2009). These disturbances lead to an increase in the yield of empty seeds (Zavada, Taylor, 1986; Kormuták, Lindgren, 1996; Slobodník, 2002). All this leads to a sharp decrease in seed germination of the introduced species of coniferous plants (Sedaeva et al., 2008; Tretyakova, Voroshilova, 2014). Such deviations in indigenous species are much less common (Bazhina et al., 2018; Surso, 2015).

Thus, of all studied species of the genus *Picea*, the maximum delay in the passage of all main stages of morphogenesis, as well as the highest percentage of empty seeds, was observed in *P. pungens*, which indicates the least degree of adaptation of the generative sphere of this introduced species to new conditions.

CONCLUSIONS

The general scheme of meiosis in microsporocytes of the indigenous and introduced *Picea* species is basically the same. In all studied species, microsporogenesis begins almost simultaneously (early May). The appearance of microspore tetrads in *P. abies* is observed 5–9 days earlier than that in the introduced species. Formation of the male gametophyte lasts about 10 days. Pollen dispersion in *P. abies* and *P. canadensis* begins a week earlier (end of May) than that in *P. pungens*. The duration and timing of all stages of microsporo- and microgametogenesis are determined by the weather conditions of the current growing season. In *P. abies* and *P. canadensis*, the sum of positive temperatures of 250°C is required for the full development of pollen grains, whereas, in *P. pungens* – 360°C. At all stages of pollen formation of the introduced species, no deviations from the norm were found.

The processes of megagametogenesis and embryogenesis in the indigenous and introduced species are characterized by similar stages. In mid-May, the female gametophyte is still at a free stage, and by early June it already has a cellular structure. Embryogenesis begins at the end of July and ends in the second ten-day period of August. There are various kinds of deviations in the development of the female generative sphere and in the course of embryogenesis of the introduced species. The main ones are the degeneration of the female gametophyte at the free-nuclear stage and archegonia destruction at the stage of proembryogenesis. As a result, from 37 to 51% of seeds lack an embryo, although they often have an endosperm.

The latest dates of the main morphogenesis stages, as well as the highest percentage of empty seeds, was observed in *P. pungens*, which indicates the least degree of adaptation of the generative sphere of this introduced species to new conditions.

ACKNOWLEDGMENTS

The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project N 18-44-100002 p_a.

REFERENCES

- Antosiewicz Z. 1961. Kilka spoztezen na tumal nasion brzozy i olsey. — *Las polski*. 19 (462): 3–5.
- Bazhina E.V., Sedaeva M.I., Muratova E.N., Goryachkina O.V. 2018. Peculiarities of meiosis in Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) in Central Siberia. — *Plodovodstvo, semenovodstvo, introduktsiya drevesnykh rasteniy*. 1: 31–34 (In Russ.).
- Cram W.H. 1984. Some effects of self-, cross-, and open-pollinations in *Picea pungens*. — *Can. J. Bot.* 62 (2): 392–395.
- Elliott D.L. 1979. The occurrence of bisexual strobiles on black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P. in the Forest-

- Tundra Ecotone: Keewatin, Northwest Territories. — Can. J. For. Res. 9 (2): 284–286.
- Forsell P.C. 1974. Seed development after self-pollination and cross-pollination of scots pine, *Pinus sylvestris* L. — Stud. For. Suec. 118: 1–37.
- Kharova I.I. 1989. Tsitoembriologicheskie issledovaniya semenosheniya sosny na lesesemennykh plantatsiyakh [Cytoembryological studies of pine seed production on forest seed plantations]. — In: Les. genet., selektsiya i fiziol. dreves. rast. Voronezh, September 25–30, 1989. Moscow. P. 143–145 (In Russ.).
- Khromova L.V. 1985. Embryological processes in unfertilized ovules of Scots pine in xenogamy. — Lesovedenie. 2: 47–52 (In Russ.).
- Kishchenko I.T., Trenin V.V., Shtanko A.V. 1994. Razvitiye zhenskogo gametofita i embriogeneza u eli kanadskoy i kolyuchey v usloviyakh Karelii [Development of female gametophyte and embryogenesis in Canadian spruce and prickly spruce in the conditions of Karelia]. — In: Ekologicheskie problemy introduktsii rastenii na sovremennom etape: voprosy teorii i praktiki. Dokl. na plenarnom zasedanii. Mezhdunar. nauch. konf. Krasnodar. P. 43–47 (In Russ.).
- Kormuták A., Lindgren D. 1996. Mating System and empty seeds in silver fir (*Abies alba* Mill.). — For. Genet. 3 (4): 231–235.
- Koski V. 1973. Pustye semena — chast' vyrazhennogo geneticheskogo gruzha [Empty seeds part of the expressed genetic load]. — In: Polovaya reproduktsiya khvoynikh. Ch. 2. Novosibirsk. P. 23–30 (In Russ.).
- Luomatoki A. 1977. The effects of temperature on spermatophyte male meiosis. — Hereditas. 85: 33–48.
- Mergen F., Burley J., Furnival G.M. 1965. Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Moench.) Voss. after self-, cross-, and wind-pollination. — Silv. Genet. 14 (6): 188–194.
- Owens G.N., Molder M. 1979. Sexual reproduction of white spruce (*Picea glauca*). — Canad. J. of Bot. 57: 152–169.
- Pausheva Z.P. 1988. Praktikum po tsitologii rastenii [Workshop on plant cytology]. Moscow. 271 p. (In Russ.).
- Plotnikova L.S. 1988. Nauchnye osnovy introduktsii i okhrany drevesnykh rastenii flory SSSR [Scientific bases of the introduction and protection of woody plants in the flora of the USSR]. Moscow. 263 p. (In Russ.).
- Popova V.T., Dorofeeva V.D., Popova A.A. 2016. Assessment of the prospects of some species of coniferous plants for introduction in the conditions of the Central Black Earth Region. — Tr. St.-Pet. n.-issl. instit. lesn. hoz. 4: 89–97 (In Russ.).
- Rozhdestvensky Yu.F. 1981. About the development of male generative organs of Siberian spruce in the Far North. — Lesovedenie. 3: 35–42 (In Russ.).
- Sarvas R. 1970. Adaptation of forest tree populations to the duration of the growing season. — In: Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo. Petrozavodsk. P. 108–111 (In Russ.).
- Sedaeva M.I., Kvitko O.V., Melnikova A.V. 2008. Characteristics of pollen of introduced species of the genus *Picea* A. Dietr. — Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo. 11: 90–93 (In Russ.).
- Sedaeva M.I., Vyatkina E.I., Lobanov A.I., Varaksin G.S. 2008. The quality of seeds of woody plants-introduced plants growing in the south of Central Siberia. — Vest. Krasn. gos. agrarn. univers. 4: 141–144 (In Russ.).
- Shkutko N.V. 1991. Khvoinye Belorussii [Conifers of Belarus]. Moscow. 263 p. (In Russ.).
- Slobodnik B. 2002. Pollination success and full seed percentage in european larch (*Larix decidua* Mill.). — J. of For. Scien. 48 (6): 271–280. (In Russ.).
- Surso M.V. 2015. Microfenology of the female reproductive cycle and the structure of the Scots pine seed yield in the Northern taiga. — Izvestiya vysshih uchebnykh zavedenij. Lesn. zhurn. 2 (344): 50–62 (In Russ.).
- Surso M.V. 2017. Phenology of reproductive cycles and quality of seeds of conifers (Pinaceae, Cupressaceae) in the northern taiga. — Arctic Environmental Research. 17 (4): 355–367 (In Russ.).
- Svintsova V.S., Tretyakova I.N. 2014. Cytoembryological features of the accelerated reproductive cycle of *Pinus sibirica* (Pinaceae) under conditions of introduction in the zone of coniferous-deciduous forests. — Bot. Zhurn. 99 (12): 1353–1363 (In Russ.).
- Trenin V.V. 1986. Tsitoembriologiya listvennitsy [Cytoembryology of larch]. Leningrad. 88 p. (In Russ.).
- Tretyakova I.N. 1990. Embriologiya khvoynikh: fiziologicheskie aspekty [Embryology of conifers: physiological aspects]. Novosibirsk. 157 p. (In Russ.).
- Tretyakova I.N., Novoselova N.V., Cherepovsky Yu.A. 2004. Features of embryonic development in Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) with a one-year cycle of female cone development in the Western Sayan Mountains. — Plant physiology. 51 (1): 134–141 (In Russ.).
- Tretyakova I.N., Voroshilova E.V. 2014. Features of initiation of embryoids from megagametophytes of *Pinus sibirica* in *in vitro* culture. — Ontogenez. 45 (2): 112 (In Russ.).
- Vorobiev R.A., Tebenkova D.N. 2013. Development of vegetative and generative organs of representatives of the genus spruce (*Picea* A. Dietr.), introduced in the Nizhny Novgorod region. — Lesnoy vestnik. 7: 97–104 (In Russ.).
- Vstovskaya T.N. 1983. Introduktsiya drevesnykh rastenii Dal'nego Vostoka i Zapadnoi Sibiri [Introduction of woody plants of the Far East and Western Siberia]. Novosibirsk. 196 p. (In Russ.).
- Weekly B. 1982. Elektronnaya mikroskopiya dlya nachinayushchikh [Electron microscopy for beginners]. Moscow. 101 p. (In Russ.).
- Williams C.G. 2009. Conifer reproductive biology. Berlin. 172 p.
- Wilson L.R. 1963. A study in variation of *Picea glauca* (Moench.) Voss, pollen. — Grana polynol. 4 (3): 33–49.
- Zalyvskaya O.S. 2014. Comprehensive assessment of the adaptive ability of introduced species. — Lesnoy zhurnal. 6 (342): 161–166 (In Russ.).
- Zavada M.S., Taylor T.N. 1986. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm — angiosperm transition: a hypothesis. — Am. Nat. 128 (4): 538–550.

РАЗВИТИЕ ГАМЕТОФИТОВ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ *PICEA* (PINACEAE) В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ (КАРЕЛИЯ)

И. Т. Кищенко^{a, #}, В. В. Тренин^a

^a Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910, Россия

[#]e-mail: ivanki@karelia.ru

Исследования проводили в средней подзоне тайги. Цель настоящих исследований – установить особенности прохождения отдельных стадий спорогенеза, гаметогенеза и эмбриогенеза у аборигенного и интродуцированных видов *Picea* A. Dietr. в таежной зоне (Карелия). Объектами исследования служили аборигенный вид и два интродуцированных вида рода *Picea*. Оказалось, что общая схема мейоза в микроспороцитах у аборигенного и интродуцированных видов *Picea* в основном совпадает. У всех изученных видов он начинается почти одновременно (начало мая). Появление тетрад микроспор у *P. abies* наблюдается на 5–9 сут. раньше, чем у интродуцентов. Онтогенез мужского гаметофита исследуемых видов длится 3–8 сут. Пыление у *P. abies* и *P. canadensis* начинается (конец мая) на неделю раньше, чем у *P. pungens*. Исследованиями установлено, что продолжительность и сроки прохождения всех этапов микроспоро- и микрогаметогенеза определяются температурным режимом воздуха текущей вегетации. Для полного развития пыльцевых зерен у *P. abies* и *P. canadensis* требуется сумма положительных температур (>+5°C) 250°C, а у *P. pungens* – 360°C. На всех этапах формирования пыльцы отклонений от нормы не обнаружено. Исследованиями установлено, что в середине мая женский гаметофит находится еще на свободной стадии, а к началу июня он уже имеет клеточное строение. Эмбриогенез начинается в конце июля и заканчивается во второй декаде августа. У интродуцированных видов в развитии женской генеративной сферы и в ходе эмбриогенеза наблюдаются различные отклонения. От 37 до 51% семян интродуцентов лишены зародыша. Наибольший процент пустых семян и наиболее поздние сроки прохождения основных этапов морфогенеза отмечается у *P. pungens*.

Ключевые слова: гаметогенез, женский гаметофит, интродукция, пыльцевое зерно, спорогенез, хвойные, эмбриогенез, *Picea*

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 18-44-100002 p_a).

НАХОДКИ РАСТЕНИЙ-ПОЛЕМОХОРОВ В УРОЧИЩЕ “ЗЕЛЕНИНСКИЙ ЛЕС” (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Н. Н. Панасенко^{1,*}, Н. М. Решетникова^{2,**}

¹ Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского
ул. Бежицкая, 14, Брянск, 241036, Россия

² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

*e-mail: panasenkobot@yandex.ru

**e-mail: n.m.reshet@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.01.2021 г.

После доработки 06.04.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

В статье обсуждается феномен находок центрально-европейских растений в России на местах дислокации немецких войск во время Великой Отечественной войны. Рассматривается распространение 10 чужеродных видов, обнаруженных на юго-востоке Брянской области в урочище “Зеленинский лес” у г. Севск. У г. Севск в 1943 г. проходила немецкая линия обороны “Хаген” и располагались военные склады, откуда могли быть занесены диаспоры чужеродных растений. *Brachypodium peregrinum*, *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* известны в Брянской области только из этого местоположения. Чужеродные растения сохранились благодаря особенностям природопользования на территории урочища. Устойчивым и регулярным компонентом естественных сообществ стал только *Arrhenatherum elatius*. *Chaerophyllum aureum*, *Pimpinella major*, *Heracleum sphondylium* распространились в южной части урочища и регулярно встречаются вдоль дорог. Очень редко отмечаются в естественных местообитаниях *Brachypodium peregrinum*, *Chaerophyllum aureum* и *Pimpinella major*. Не удалось обнаружить растения, отмеченные на территории урочища в 1980-х годах: *Phyteuma nigrum*, *Cruciata laevipes*, *Luzula campestris*.

Ключевые слова: полемохоры, чужеродные растения, флора, Брянская область, Великая Отечественная война

DOI: 10.31857/S0006813621070061

Растения-полемохоры — заносные растения, оказавшиеся за пределами естественного ареала в результате военных действий (Sennikov, 2012). Этот термин был использован скандинавскими ботаниками, которые отмечали произрастание новых видов, занесенных на территорию Финляндии советской и германской армиями (Mannerkorpi, 1944; Heikkinen, 1948; Ahti, Hämet-Ahti, 1971). Примеры заноса растений во время военных действий изредка встречаются в русскоязычной литературе (Vul’f, 1933), но объектом пристального внимания в России со стороны ботаников стали лишь недавно (Sennikov, 2012; Shcherbakov et al., 2013, 2017, 2019; Reshetnikova, 2016; Notov, Notov, 2019, 2020a, 2020b; Notov et al., 2018, 2019; Reshetnikova et al., 2019; Panasenko, 2019, 2020). Несмотря на 75 лет, прошедших со времени Великой Отечественной войны, этот малоизученный компонент флоры удается выявить при современных исследованиях.

В первой работе о полемохорах было упомянуто 9 видов на Северо-Западе России (Sennikov, 2012). В результате анализа находок центрально-европейских видов для Средней России было указано первоначально 10 видов (Shcherbakov et al., 2013). В 2018–2020 гг. нами было предпринято изучение исторических гербарных и архивных материалов, а затем и специальные поиски полемохоров на месте дислокации немецкой армии на территории Средней России. В настоящее время общее число растений, которые мы считаем занесенными в результате военных действий во время Великой Отечественной войны, уже превышает 45 (Notov, Notov, 2020a, 2020b; Reshetnikova, 2015, 2016, 2019, 2020; Reshetnikova, Mayorov, 2020).

Растения-полемохоры в годы Великой Отечественной войны оккупационными войсками заносились с сеном и иным фуражом для гужевого транспорта (Sennikov, 2012; Shcherbakov et al., 2013). Недавно нами высказано предположение о том, что они могли быть занесены также в составе

травосмесей, применяемых для маскировки фортификационных сооружений при строительстве и содержании полевых аэродромов (Reshetnikova et al., 2020). При специальных поисках в сопредельных Смоленской и Калужской областях большинство находок полемохов выявлено на бывших военных складах и участках, которые были специально засеяны травосмесями при долговременной постройке укреплений вне линии фронта. Заметно меньше видов удавалось найти у дорог, улучшенных немцами. Наконец, на переднем крае немецкой обороны обычно удавалось найти лишь 1–3 вида. Наибольшее количество полемохов (21 вид) наблюдалось в Тверской области, в зоне продолжительной оккупации и активных боевых действий Ржевской битвы (1942–1943 гг.). В местах размещения крупных немецких военных складов и перевалочных пунктов были обнаружены группировки полемохов, напоминающие центрально-европейские сообщества (Notov, Notov, 2020a, 2020b).

Анализ литературных данных по флоре Брянской области и сведений о расположении на территории региона оккупационных войск в 1941–1943 гг. позволил выявить наиболее перспективные для поиска чужеродных видов участки. Во время Великой Отечественной войны Брянская область считалась “партизанским краем”. В 1943 г. линия фронта проходила по восточным районам (Дятьковский, Брянский, Карачевский, Навлинский, Комаричский, Севский) области. Основная линия немецкой обороны на территории Брянской области – линия “Хаген”. Этот оборонительный рубеж создавался вермахтом в основном летом 1943 г., не был окончательно достроен, а уже в сентябре 1943 г. Брянщина была освобождена частями Красной Армии. Соответственно, в отличие от военных рубежей вермахта в Калужской, Смоленской и Тверской областях, линия “Хаген” в основном использовалась в августе 1943 г., за исключением Севского р-на, где активные бои начались еще в марте 1943 г., когда Красная Армия попыталась освободить г. Севск. Фортификационные сооружения линии “Хаген” в летнее время могли маскировать травяным дерном, а высевание газонной смеси (как в Калужской области) было нецелесообразно.

Исходя из анализа расположения линии немецкой обороны на территории области, основные поиски полемохов в 2018–2020 гг. нами были предприняты в Карачевском и Севском р-нах. Вблизи г. Карачев велась перевалка грузов с железнодорожного транспорта на грунтовой для доставки к линии фронта, а также располагались укрепления вблизи ж.д. моста у р. Снежить. Объектом специального исследования на территории Севского р-на стал памятник природы областного значения “Зеленинский лес” в связи с находкой на его территории необычных для региона

растений: *Phyteuma nigrum* F.W. Schmidt (Velichkin, Bulokhova, 1990), *Pimpinella major* (L.) Huds. (Semishchenkov, 2014).

“Зеленинский лес” расположен на юго-востоке Брянской области в Севском р-не, в 12 км от г. Севск, который в марте 1943 г. был одним из важных рубежей обороны вермахта при наступлении Красной армии во время операции “Курская битва”. В 14 км к северу от урочища “Зеленинский лес” расположено с. Пушкино, в котором в 1941–1943 гг. находился военный склад. Во время беседы с местными жителями с. Пушкино были установлены следующие факты: немецкая армия использовала подводы с голландскими битюгами для доставки снарядов к линии фронта (г. Севск) от с. Пушкино, где находились военные склады; сено для лошадей на месте не заготавливалось, а привозилось в тюках.

“Зеленинский лес” – достаточно компактный лесной массив, площадью 775 га, изолированный от обширного массива Брянских лесов. Лесная растительность памятника природы представлена мезофитными и ксеромезофитными дубравами, разнотравными березняками и осинниками разного возраста, встречаются культуры сосны и ели. На склонах долины р. Сев и балок в южной и юго-восточной частях урочища встречаются сообщества остепненных лугов. В нижней части склонов и по днищу балок расположены черноольшаники, ивняки, низинные травяные болота, водные и прибрежноводные сообщества разного состава.

Цель работы: проанализировать особенности распространения растений-полемохов на территории урочища “Зеленинский лес”; предложить гипотезу, объясняющую причины появления и сохранения чужеродных видов в урочище; оценить перспективы расселения полемохов из обнаруженных местонахождений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ распространения растений-полемохов выполнен на основе данных флористико-геоботанических обследований урочища “Зеленинский лес”, проведенных в 2018–2020 гг., изучения гербарных сборов (BRSU, MW) и литературных источников, посвященных флоре и растительности региона (Bosek, 1975, 1979, 1989; Kharitonov, 1986; Velichkin, Bulokhova, 1990; Bulokhov, Velichkin, 1998).

Флористические маршруты и координаты обнаруженных растений фиксировались с помощью GPS-приемника Garmin GPSmap 62s и цифрового фотоаппарата RICOH WG-6 с GPS-модулем. Для подготовки карты распространения полемохов использована программа SAS. Плана 160707.9476 Stable.

Все новые для территории Брянской области виды собраны в гербарий. Образцы переданы в Гербарий Брянского государственного университета им. академика И.Г. Петровского (BRSU), Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), дублиеты в Гербарий биофака МГУ им. М.В. Ломоносова (MW).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Проблемы выявления состава растений-полемохоров Брянской области

Во флоре Брянской области отмечены виды, которые в Ленинградской области (Sennikov, 2012) и Средней России (Калужская, Орловская, Смоленская, Тверская области) рассматриваются в отдельных местонахождениях как занесенные во время военных действий в период Великой Отечественной войны (Shcherbakov et al., 2013, 2019; Notov et al., 2019; Reshetnikova, 2015, 2016, 2018, 2019; Reshetnikova et al., 2019; Reshetnikova, Mayorov, 2020): *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl. et C. Presl., *Brachypodium peregrinum* Stanislavsky et Tzvelev, *Carex brizoides* L., *Carex flacca* Schreb., *Chaerophyllum aureum* L., *Cruciata glabra* (L.) Opiz, *Cruciata laevipes* Opiz, *Holcus mollis* L., *Holcus lanatus* L., *Heracleum sphondylium* L., *Festuca trachyphylla* (Hack.) Hack., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* (L.) Hill, *Primula vulgaris* Huds., *Thlaspi montanum* L., *Trisetum flavescens* (L.) P. Beauv. (Panasenko, 2020; Panasenko et al., 2020).

Статус многих вышеперечисленных видов на территории Брянской области неоднозначен. Их происхождение в регионе может иметь как естественную природу, так и быть связано с антропогенным заносом. Это такие виды как *Carex brizoides*, *Carex flacca*, *Cruciata glabra*, *Cruciata laevipes*, *Deschampsia flexuosa*, *Holcus mollis*, *Holcus lanatus*, *Festuca trachyphylla*, *Primula vulgaris*, *Trisetum flavescens*. Каждую находку необходимо анализировать независимо, как было продемонстрировано на примере Тверского региона (Notov, Notov, 2019; Notov et al., 2019). В Брянской области, например, *Festuca trachyphylla*, *Trisetum flavescens* возможно выращивались в усадебных парках как декоративные растения, а *Festuca trachyphylla* и в настоящее время регулярно используется в составе газонных травосмесей. *Cruciata laevipes* отмечается вблизи железнодорожных местообитаний (BRSU). *Carex brizoides*, *Holcus lanatus*, *Cruciata glabra* находятся в регионе на восточной границе ареала, причем *Carex brizoides* занесен в Красную книгу Брянской области (Krasnaya..., 2016), хотя некоторые находки этого вида осоки, возможно, имеют антропогенное (полемохорное) происхождение.

2. Подтверждение полемохорного происхождения для центрально-европейских видов

Особенности распространения полемохоров в Калужской, Смоленской и Тверской областях позволили установить интересный факт – в большинстве обнаруженных местонахождений отмечено, как правило, несколько (до 18) чужеродных видов растений (Shcherbakov et al., 2013; Reshetnikova et al., 2020; Notov et al., 2019).

В Брянской области в урочище “Зеленинский лес” отмечено 10 видов, которые мы считаем полемохорами. *Cruciata laevipes* была собрана в лесу во время студенческой практики в июне 1982 г. (BRSU) и наблюдалась 09.05.1983 на оstepненном склоне (Kharitoncev, 1986), *Luzula campestris* наблюдалась 07.05.1983 (Kharitoncev, 1986), но гербарный сбор отсутствует. В 1980-х годах также были отмечены *Arrhenatherum elatius* и *Trisetum flavescens* (Kharitoncev, 1986; BRSU), в 1986 г. вместе с *Arrhenatherum elatius* и *Trisetum flavescens* был обнаружен *Phyteuma nigrum* (Velichkin, Bulokhova, 1990; BRSU), а в 2012 г. выявлен *Pimpinella major* (Semenishchenkov, 2014; BRSU).

В 2018–2020 гг. на территории урочища нами зарегистрированы *Arrhenatherum elatius*, *Brachypodium peregrinum*, *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Trisetum flavescens*. Несмотря на тщательные поиски, не удалось обнаружить *Cruciata laevipes*, *Luzula campestris* и *Phyteuma nigrum*.

Другие подобные участки со столь высокой численностью полемохоров в регионе не обнаружены. Причем местонахождения большинства растений известны в Брянской области только из “Зеленинского леса” (за исключением *Arrhenatherum elatius*, *Cruciata laevipes*, *Luzula campestris* и *Trisetum flavescens*). Этот факт свидетельствует об общем источнике заноса для обнаруженных растений.

Флора урочища отличается высоким разнообразием. На территории “Зеленинского леса” из 453 видов сосудистых растений обнаружено 21 редкое аборигенное растение и 28 чужеродных видов (Panasenko et al., 2020). По-видимому, природные условия урочища благоприятны как для сохранения редкого и охраняемого компонента флоры, так и для внедрения чужеродных растений.

3. Локализация полемохоров на территории урочища “Зеленинский лес”

Рассмотрим более подробно особенности распространения чужеродных растений на территории урочища. В южной части урочища регулярно встречаются *Arrhenatherum elatius*, *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, представленные многочисленными особями, то-

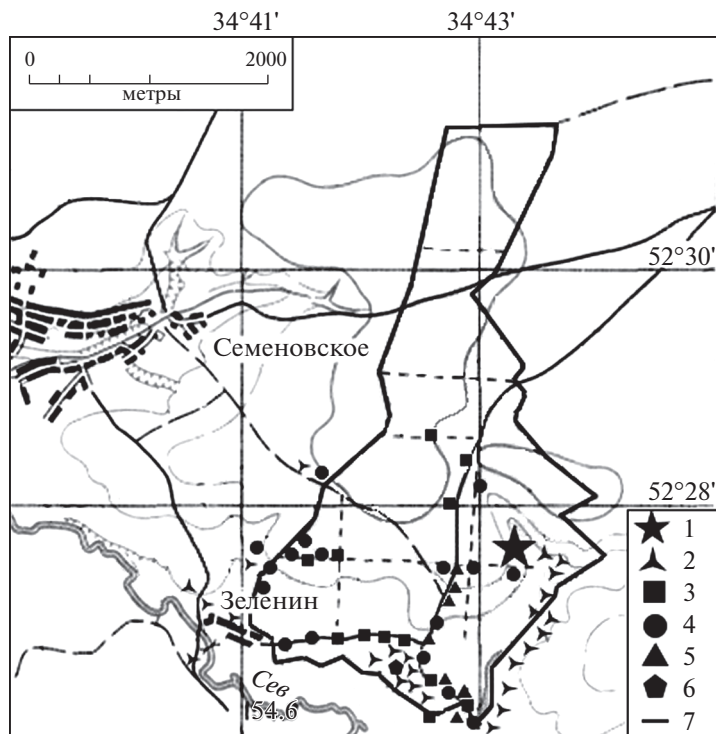


Рис. 1. Схема распространения полемохов в урочище “Зеленинский лес”: 1 – местонахождение *Arrhenatherum elatius*, *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Trisetum flavescens*; 2 – местонахождения *Arrhenatherum elatius*; 3 – местонахождения *Heracleum sphondylium*; 4 – местонахождения *Pimpinella major*; 5 – местонахождения *Chaerophyllum aureum*; 6 – местонахождение *Brachypodium peregrinum*; 7 – граница урочища “Зеленинский лес”.

Fig. 1. Distribution of polemochores in the tract “Zeleninskiy Les”: 1 – locality of *Arrhenatherum elatius*, *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, and *Trisetum flavescens*; 2 – localities of *Arrhenatherum elatius*; 3 – locality of *Heracleum sphondylium*; 4 – localities of *Pimpinella major*; 5 – localities of *Chaerophyllum aureum*; 6 – locality of *Brachypodium peregrinum*; 7 – boundary of the tract “Zeleninskiy Les”.

Семеновское – Semenovskoye

Зеленин – Zelenin

метры – meters

гда как *Brachypodium peregrinum*, *Primula elatior*, *Trisetum flavescens* представлены единичными и малочисленными особями, известными из одного местонахождения (рис. 1).

Наиболее интересное местонахождение полемохов расположено в юго-восточной части урочища на склоне балки небольшого ручья (рис. 1), где на площади около 2500 м² произрастают одновременно все чужеродные растения (!), кроме *Brachypodium peregrinum*. На участке проходит старая просека, существовавшая еще до войны, согласно карте РККА 1936 г. (EtoMesto, 2020). На этой территории встречаются следующие типы местообитаний: разнотравные березняки и дубравы ассоциации *Lathyrus nigri*–*Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003, мезофитные поляны с *Corylus avellana* L. (произрастают *Aegopodium podagraria* L., *Dactylis glomerata* L., *Rubus caesius* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Geranium pratense* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Pimpinella major*, *Ar-*

rhenatherum elatius, *Trisetum flavescens*, *Heracleum sphondylium*, *Vicia sepium* L., *Alchemilla* sp.), на склонах балки юго-восточной экспозиции встречаются небольшие участки лугово-степных сообществ, заросших *Arrhenatherum elatius*, у подножия балки локально доминирует *Chaerophyllum aureum*. На полянах, зарастающих орешником, обнаружены старые ямы от землянок.

Arrhenatherum elatius – европейский луговой вид, гемикосмополит, распространенный в большей части Европы, Западной и Юго-Западной Азии и Северной Африки; внедрялся в качестве кормового и пастбищного растения во многих странах и распространился в Северной Америке, Австралии, Новой Зеландии и некоторых частях Южной Америки (Pfitzenmeyer, 1962; САВІ, 2020). В пределах своего естественного ареала вид является ценозообразователем, прежде всего в Центральной Европе; часто встречается на пастбищах и на сенокосных лугах (САВІ, 2020).

Arrhenatherum elatius собран на территории урочища в 1973 г. (Panassenko, 2019; BRSU). Именно в Севском р-не отмечены многочисленные находки *Arrhenatherum elatius*, который распространяется вдоль шоссе и грунтовых дорог, в лесополосах, по залежам, формирует монодоминантные сообщества ассоциации *Poa angustifoliae*–*Arrhenatherum elatioris* Bulokhov 2014 по склонам балок (Panassenko, 2019) и на опушках дубрав. В “Зеленинском лесу” *Arrhenatherum elatius* массово распространился (рис. 1) и доминирует на лугово-степных склонах и в разнотравных березняках, усиление его фитоценотической роли ставит под угрозу существование уникальных многовидовых лугово-степных сообществ и разнотравных березняков. Так как до Великой Отечественной войны *Arrhenatherum elatius* на территории, относящейся к Брянской области, не был отмечен, мы предполагаем, что его занос на территорию Севского р-на связан с завозом сена из Центральной Европы в 1942–1943 гг. Следует отметить, что в настоящее время *Arrhenatherum elatius* распространяется вдоль железных дорог, в области известно более 35 местонахождений (Panassenko, 2019; BRSU). *Arrhenatherum elatius* занесен в черный список флоры Брянской области (Panassenko, 2014). В Средней России *Arrhenatherum elatius* известен в усадебной культуре XIX века. Начал встречаться в гербарных сборах вне парков только с 1960-х (анализ материалов гербариев MW и МНА). В настоящее время высаживается на газонах и насыпях ж.д. Как полемохор (рядом с другими центрально-европейскими видами) отмечен в ряде местонахождений Калужской, Смоленской и Тверской областей.

Brachypodium peregrinum – возможно центрально-европейский вид, найденный в Гатчине в единственном местонахождении (Tzvelev, Probatoва, 2019). Обнаруженная в урочище “Зеленинский лес” в 2020 г. малочисленная группа растений произрастает на площади около 10 м² в старом разреженном березняке разнотравном с доминированием *Arrhenatherum elatius* на склоне долины р. Сев (рис. 1). Найденные растения по внешнему облику очень напоминают аборигенную *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., отличаясь лишь опущенными влагалищами нижних листьев (подобный признак у образцов, собранных на территории Европейской России в гербариях MW, МНА и LE не встречался). При специальных поисках полемохоров отмечен в 2019 г. в Калужской области в двух пунктах (Reshetnikova, 2020).

Chaerophyllum aureum – средневропейско-краснодарский лугово-лесной вид. В юго-восточной части урочища обнаружен в 2020 г. (BRSU, МНА), регулярно встречается вдоль дорог (рис. 1). На заброшенных дорогах, старых просеках и открытых местах изредка формирует

монодоминантные заросли площадью до 25 м², в лесные сообщества не проникает. В Средней России известен на месте старых парков в Московской и как заносное по антропогенным местообитаниям в Тверской области (Notov, 2009; Maevskiy, 2014; MW). Как полемохор отмечен на территории Смоленской области – у д. Кобелево (Reshetnikova et al., 2019).

Heraclium sphondylium – европейский лугово-опушечный вид (Pimenov, Ostroumova, 2012). Обнаружен в 2018 г. (Panassenko, 2020; BRSU, МНА). Регулярно встречается в южной части урочища (рис. 1) вдоль дорог и старых просек, на полянах у дорог, в лесные сообщества не проникает. На тенистых заброшенных дорогах и просеках может формировать монодоминантные сообщества до 100 м². Ранее в Средней России был известен только на территории Смоленской и Тверской областей – впервые найден в 2004 г. Как полемохор обнаружен в Калужской, Смоленской, Тверской и Орловской областях (МНА).

Phyteuma nigrum – западноевропейский горно-луговой вид был собран в 1986 г. (Velichkin, Bulokhova, 1990; BRSU), занесен в Красную книгу Брянской области (Красная..., 2016). Повторно обнаружить это растение не удалось, но Э.М. Величкин еще в 2010 г. точно указал местонахождение, где в 1986 г. росли 4 растения (из которых 2 были собраны в гербарий) вместе с *Arrhenatherum elatius* и *Trisetum flavescens*. В Средней России ранее был известен только в Смоленской области – отмечен у ж.д., близ немецких складов (МНА). Полемохорные местообитания *Phyteuma nigrum* выявлены в Тверской области (Notov, Notov, 2020a). Как полемохор в двух пунктах Калужской области отмечен близкий *Phyteuma spicatum* L.

Pimpinella major – западноевропейско-малоазиатский лугово-лесной вид. Выявлен в 2012 г. (Semenishchenkov, 2014; BRSU). Регулярно встречается в южной части урочища (рис. 1) вдоль дорог и старых просек и достаточно редко отмечается на опушках березняков, дубрав; отмечен в березняке разнотравном с дубом в сообществе ассоциации *Lathyrus nigri*–*Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003 (Semenishchenkov, 2014). Как полемохор отмечен на северо-западе (Sennikov, 2012), при поисках на месте расположения войск вермахта найден в Смоленской, Калужской, Тверской и Орловской областях, причем ранее указывался лишь в Орловской (Maevskiy, 2014).

Primula elatior – западноевропейский опушечный вид. Обнаружен в 2020 г. Около 20 особей отмечено на площади менее 200 м² на поляне вблизи старых землянок. Как полемохор отмечен на северо-западе (Sennikov, 2012), при специальных поисках на месте дислокации немецкой армии найден в Смоленской, Калужской, Тверской и

Орловской областях (в ряде местонахождений). Ранее был известен только в Смоленской (впервые в 2004 г.) и Орловской (впервые в 2003 г.) областях — на месте расположения войск вермахта (Shcherbakov et al., 2013).

Trisetum flavescens — евразийский лугово-опушечный вид регистрировался на территории урочища в 1980-х годах (Kharitonov, 1986; Velichkin, Bulokhova, 1990; BRSU) и в 2020 г. был отмечен в небольшом числе на ограниченной площади в юго-восточной части ООПТ на зарастающей просеке и рядом расположенной поляне вместе с *Primula elatior*. В Средней России известен на месте старых парков, отмечался в различных регионах. В сборах чаще встречается с 1980-х годов. В Брянской области тришетижник впервые обнаружил П.З. Босек (Bosek, 1979, LE) у с. Красный Рог, вблизи усадьбы А.К. Толстого. Позднее *Trisetum flavescens* отмечался в долинах рр. Рожок, Судость, Навля (Bosek, 1989), но сборы П.З. Босека пока никому повторить не удалось. Как полевик отмечен в Калужской и Смоленской областях, в Калужской области *Trisetum flavescens* расселяется по долинам Угры и Оки, где нередко и местами аспектирует (Kaluzhskaya..., 2010).

Следует отметить многочисленные находки в юго-восточном урочище *Cruciata glabra*, которая регулярно отмечается вдоль дорог и просек, на опушках разнотравных березняков и ксеромезофитных дубрав. Этот еврозападноазиатский опушечно-лесной вид, находится в Брянской области на восточной границе своего естественного ареала. Однако в Калужской и Смоленской областях *Cruciata glabra* растет на месте расположения немецких войск (Buzunova et al., 2004; Reshetnikova, 2018), обнаружена при специальных поисках полевиков в Орловской области в 2020 г. Этот вид считается типичным полевиком в Финляндии (Ahti, Hämet-Ahti, 1971) и на Северо-Западе России отмечен к югу от черты блокады Ленинграда (Sennikov, 2006, 2012). Возникает резонный вопрос: как оценить статус *Cruciata glabra* при ее совместном произрастании с полевиками? Видимо для окончательного решения этой загадки необходимо привлекать молекулярно-филогенетические методы. На территории Брянской области мы рассматриваем *Cruciata glabra* как аборигенный вид, который неоднократно отмечался в ксеромезофитных дубравах (BRSU). *Cruciata glabra* известна из 9 районов региона, и впервые была отмечена на территории региона еще в середине XIX века — в гербарии LE есть сбор А.С. Роговича 23.06.1854, в лесу около г. Сураж (Shcherbakov, Panasenko, 2020). *Cruciata glabra* является одним из видов, дифференцирующих Среднерусскую ботанико-географическую подпровинцию бассейна Верхнего Днепра (Semenishchenkov, 2018).

4. Как могли попасть растения-полевикоры на территорию урочища “Зеленинский лес”?

Анализ известной нам информации позволяет предположить, что занос полевиков в урочище произошел в 1942–1943 гг. с сеном с военного склада из с. Пушкино. Но каким образом это сено оказалось в “Зеленинском лесу”? Местные жители и уроженец Севского р-на краевед В.В. Крашенинников (личное сообщение) уверены, что в “Зеленинском лесу” отсутствовали военные склады и фортификационные сооружения (их следов мы тоже не обнаружили), а оккупационные части не проводили на этой территории военных и контрпартизанских операций. Кто же тогда построил старые землянки, вокруг которых обнаружены почти все полевикоры? Исходя из особенностей расположения землянок (у просеки, вблизи ручья) мы считаем, что землянки были сооружены местными жителями, которые пытались “спрятаться от войны” и сохранить домашний скот. Так как оккупационные войска иногда позволяли пользоваться своими лошадьми в с. Пушкино (подтверждено местным жителем) для вспашки полей и уборки урожая, местные жители могли раздобыть (тем или иным способом) привозное сено для своих животных и переправить его в “Зеленинский лес”. Практически все находки полевиков маркируют дороги и просеки, существовавшие в урочище в годы войны, единичные находки в лесных сообществах (светлых березняках, дубравах) и на полянах находятся вблизи дорог. В то же время на месте военных складов в с. Пушкино заносные виды не сохранились из-за интенсивной хозяйственной деятельности в этом районе, только *Arrhenatherum elatius* встречается вдоль дорог, на залежах и склонах балок между с. Пушкино и г. Севск.

5. Ценогическая роль полевиков

За 75 послевоенных лет только *Arrhenatherum elatius* сумел преодолеть фитоценогический барьер и стал значимым компонентом естественных местообитаний, формируя новые региональные сообщества. *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major* успешно распространились по лесным дорогам, но так и не смогли выйти за пределы урочища, окруженного полями. В то же время следует отметить, что в Тверской области *Pimpinella major* способен доминировать на свежих и влажных лугах, в связи с чем отнесен к потенциально инвазионным видам (Notov et al., 2019). Возможно, при регулярном заносе диаспор *Pimpinella major* сможет внедриться на пойменных лугах р. Сев. Потенциально *Chaerophyllum aureum* способен освоить днища балок, хотя ему необходимо успешно конкурировать в этих местообитаниях с другими аборигенными бутениями (*Chaerophyllum aromaticum*, *Ch. bulbosum*, *Ch. prescottii*).

Heracleum sphondylium может распространиться на пойменные луга и образовать гибрид с аборигенным *Heracleum sibiricum* (отмечен в Тверской (Notov et al., 2019) и Калужской (Reshetnikova, Krylov, 2014) областях). Малочисленные *Trisetum flavescens* и *Primula elatior* скорее всего исчезнут при зарастании полян лесом. *Phyteuma nigrum*, по-видимому, исчез, *Cruciata laevipes* и *Luzula campestris* обнаружить не удалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На территории “Зеленинского леса” отмечен комплекс видов, которые на территории Средней России произрастают преимущественно на месте дислокации войск вермахта.

2. Необходимо отметить, что именно целенаправленный поиск в урочище привел к находкам *Brachypodium peregriinum*, *Chaerophyllum aureum*, *Primula elatior*, *Heracleum sphondylium*, которые ранее не указывались при флористических и геоботанических исследованиях в регионе.

3. Несмотря на сложность оценки событий спустя 75 лет после военных действий, считаем, что занос полемохоров в урочище “Зеленинский лес” произошел в 1942–1943 гг. с сеном из военного склада с. Пушкино.

4. В “Зеленинском лесу” заносные растения сохранились благодаря особенностям природопользования. Расположение дорог и просек на территории урочища осталось неизменным с военного периода, и именно в этих местообитаниях, а также на светлых полянах и опушках смогли удержаться заносные европейские лугово-опушечные виды. Устойчивым и регулярным компонентом естественных сообществ стал только *Arrhenatherum elatius*, очень редко отмечаются в естественных местообитаниях *Brachypodium peregriinum*, *Chaerophyllum aureum* и *Pimpinella major*, остальные виды присутствуют только в нарушенных или слабонарушенных местообитаниях. Возможно, раньше полемохоров могло быть еще больше, но они исчезли как *Phyteuma nigrum* и *Cruciata laevipes*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим А.В. Щербакова (МГУ) за плодотворные дискуссии при обсуждении результатов исследования и за помощь в организации полевых исследования, В.В. Крашенникова за сведения о расположении войск вермахта на территории Севского р-на.

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 18-04-01206-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahti T., Hämet-Ahti L. 1971. Nemerophilous flora of the Kuusamo district, northeast Finland, and the adjacent part of Karelia, and its origin. – *Ann. Bot. Fenn.* 8: 1–91.
- [Bosek] Босек П.З. 1975. Растения Брянской области. Брянск. 464 с.
- [Bosek] Босек П.З. 1979. Дополнение к списку растений флоры Брянской области – *Бот. журн.* 64 (2): 241–244.
- [Bosek] Босек П.З. 1989. Дополнение к флоре Брянской области. – *Бот. журн.* 74 (10): 1504–1508.
- [Bulokhov, Velichkin] Булохов А.Д., Величкин Э.М. 1998. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск. 380 с.
- [Buzunova et al.] Бузунова И.О., Конечная Г.Ю., Цвелев Н.Н. 2004. Дополнение к флоре Смоленской области. – *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 109 (3): 74–75.
- CABI. Invasive Species Compendium. *Arrhenatherum elatius* (false oat-grass). <https://www.cabi.org>. (Accessed: 22.12.2020).
- EtoMesto.ru. 2020. <http://www.etomesto.ru> (Accessed: 13.12.2020).
- Heikkinen L. 1948. Saksalaiset sotajoukot kasvien levittäjinä. – *Luonnon Tutkija.* 52: 25–26.
- [Kaluzhskaya...] Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. 2010. М. 548 с.
- [Kharitonov] Харитонов Б.С. 1986. Флора левобережья р. Десна в пределах Брянской области: Дис. ... канд. биол. наук. М. 392 с.
- [Krasnaia...] Красная книга Брянской области. 2016. Брянск. 432 с.
- [Maevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. М. 653 с.
- Mannerkorpi P. 1944. Uhtuan taistelurintamalla saapuneista tulokaskasveista. – *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn.* Vanamo. 20 (15): 39–51.
- [Notov] Нотов А.А. 2009. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь. 473 с.
- [Notov et al.] Нотов А.А., Мейсунова А.Ф., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2018. Среднеевропейские виды во флоре Тверского региона на рубеже XIX–XX веков. – *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* 2: 204–215.
- [Notov et al.] Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А. 2019. Полемохоры Тверской области и проблема биологических инвазий. – *Разнообразии растительного мира.* 3 (3): 39–44. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-39-44>
- [Notov, Notov] Нотов А.А., Нотов В.А. 2019. О полемохорных и аборигенных популяциях некоторых видов флоры Тверской области. – *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* 56 (4): 84–102. <https://doi.org/10.26456/vtbio122>
- [Notov, Notov] Нотов А.А., Нотов В.А. 2020 а. Дополнения к флоре Тверской области. – *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 125 (6): 40–45.

- [Notov, Notov] Нотов А.А., Нотов В.А. 2020b. Новые данные о флоре Тверской области. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 125 (3): 38–41.
- Panasenko N.N. 2014. Blacklist of flora of Bryansk oblast. — Russian Journal of Biological Invasions. 5: 203–205.
<https://doi.org/10.1134/s2075111714030102>
- [Panasenko] Панасенко Н.Н. 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl в Брянской области. — Разнообразие растительного мира. 3 (3): 26–38.
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-26-38>
- [Panasenko] Панасенко Н.Н. 2020. Полемохоры во флоре Брянской области. — В кн.: Растительность Восточной Европы и Северной Азии. Материалы II Международ. науч. конф. Брянск. С. 47
- [Panasenko et al.] Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М., Семенищенков Ю.А., Харин А.В. 2020. К флоре памятника природы “Зеленинский лес” (Брянская область). — Разнообразие растительного мира. 3 (6): 16–27.
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2020-3-16-27>
- Pfitzenmeyer C.D.C. 1962. Biological Flora of the British Isles: *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl (*Arrhenatherum avenaceum* Beauv.). — J. Ecol. 50: 235–245.
- [Pimenov, Ostroumova] Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. М. 635 с.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2015. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2014 г. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 120 (6): 69–74.
- Reshetnikova N.M. 2016. The way of emergence of some Western European plant species in Kaluga Oblast — the pathway of the German army in 1941–1943. — Russian Journal of Biological Invasions. 7: 62–68.
<https://doi.org/10.1134/S2075111716010082>
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2018. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2015–2016 гг. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 123 (3): 64–70.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2019. Новые данные по флоре Смоленской области (2017–2018) — Бюл. МОИП. Отд. биол. 124 (3): 36–43.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2020. Дополнения к флоре Калужской области и Средней России по материалам 2019 г. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 125 (3): 51–57.
- [Reshetnikova, Krylov] Решетникова Н.М., Крылов А.В. 2014. Дополнения к флоре Калужской области по материалам 2012 г. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 119 (1): 73–76.
- [Reshetnikova, Mayorov] Решетникова Н.М., Майоров С.Р. 2020. Дополнения к флоре Средней России. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 125 (3): 42–46.
- [Reshetnikova et al.] Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О. 2019. Центральное-европейские виды в окрестностях д. Кобелево (Смоленская область) как следы Великой Отечественной Войны. — Бот. журн. 104 (7): 1122–1134.
- [Reshetnikova et al.] Решетникова Н.М., Щербаков А.В., Королькова Е.О. 2020. Три участка военной истории — растения-полемохоры Калужской области. — Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 4 (60): 106–132.
<https://doi.org/10.26456/vtbio176>
- [Semenishchenkov] Семенищенков Ю.А. 2018. Ботанико-географическое районирование российской части днепровского бассейна. Брянск. 60 с.
- [Semenishchenkov] Семенищенков Ю.А. 2014. О распространении *Hypericum montanum* L. (Hypericaceae) и *Pimpinella major* L. (Apiaceae) в бассейне Верхнего Днепра (в пределах России). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 119 (1): 51–56.
- [Sennikov] Сенников А.Н. 2006. Rubiaceae Juss. — Мареновые. — В кн.: Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М. С. 437–446.
- [Sennikov] Сенников А.Н. 2012. Горькая память земли: растения-полемохоры в Восточной Финноскандии и Северо-Западной России. — В кн.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. (Ижевск, 4–7 дек. 2012 г.). Ижевск. С. 182–185.
- [Shcherbakov et al.] Щербаков А.В., Киселева Л.Л., Панасенко Н.Н., Решетникова Н.М. 2013. Растения — живые следы пребывания группы армий “Центр” на русской земле. — В кн.: Флора и растительность Центрального Черноземья — 2013: материалы межрегиональной науч. конф. (г. Курск, 6 апреля, 2103). Курск. С. 198–202.
- [Shcherbakov et al.] Щербаков А.В., Киселева Л.Л., Силаева Ж.Г. 2019. Что еще принесли немецкие войска в Орловскую область. — Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 3 (55): 144–150.
- [Shcherbakov et al.] Щербаков А.В., Королькова Е.О., Щепкина Э.П. 2017. Растения-полемохоры во флоре Спас-Деменского района Калужской области. — Социально-экологические технологии. 2: 27–34.
- [Shcherbakov, Panasenko] Щербаков А.В., Панасенко Н.Н. 2020. Гербарные сборы редких видов сосудистых растений из Брянской области, обнаруженные в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). — Разнообразие растительного мира. 4 (7): 61–66.
- [Tzvelev, Probatova] Цвелев Н.Н. Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М. 646 с.
- [Velichkin, Bulokhova] Величкин Э.М., Булохова Н.А. 1990. О некоторых новых и редких для Брянской области видах растений. — Бот. журн. 75 (4): 571–572.
- [Vul’f] Вульф Е.В. 1933. Введение в историческую географию растений. М., Л. 414 с.

FINDS OF POLEMOCHOROUS PLANTS IN THE TRACT “ZELENINSKIY LES” (BRYANSK REGION)

N. N. Panasenko^{a,#} and N. M. Reshetnikova^{b,##}

^a I.G. Petrovsky Bryansk State University
Bezitskaya Str., 14, Bryansk, 241036, Russia

^b N.V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

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

^{##} e-mail: n.m.reshet@yandex.ru

The article discusses the phenomenon of occurrence of the Central European plants in Russia in the places of deployment of German troops during the Great Patriotic War.

The analysis of the distribution of 10 invasive species found in the southeast of the Bryansk Region in the tract “Zeleninskiy Les” near the city of Sevsk is carried out. In 1943, the German line of defense “Hagen” and military depots were located near Sevsk. Diaspores of alien plants could have been spread from the military depots. The finds of *Brachypodium pterigrinum*, *Chaerophyllum aureum*, *Heracleum sphondylium*, *Phyteuma nigrum*, *Pimpinella major*, *Primula elatior* are known in the Bryansk Region only from this locality. The alien plants have survived due to the nature management of the territory. Only *Arrhenatherum elatius* is a stable and regular component of natural communities. *Chaerophyllum aureum*, *Pimpinella major*, *Heracleum sphondylium* have spread in the southern part of the tract and are regularly found along the roads. *Brachypodium pterigrinum*, *Chaerophyllum aureum* and *Pimpinella major* are very rarely found in natural habitats. *Phyteuma nigrum*, *Cruciata laevipes* and *Luzula campestris* known from the territory of “Zeleninskiy Les” in the 1980s were not found by our study.

Keywords: polemochores, alien plants, flora, Bryansk Region, the Great Patriotic War

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank A.V. Shcherbakov (MSU) for the discussion of the research results and for his help in organizing field research, V. V. Krashenninikov for information about the locations of the Wehrmacht troops on the territory of the Sevskiy district.

The work is performed with support of the Russian Foundation for Basic Research within the project No. 18-04-01206-a.

REFERENCES

- Ahti T., Hämet-Ahti L. 1971. Hemerophilous flora of the Kuusamo district, northeast Finland, and the adjacent part of Karelia, and its origin. — *Ann. Bot. Fenn.* 8: 1–91.
- Bosek P.Z. 1975. Rasteniya Bryanskoy oblasti [Plants of the Bryansk region]. Bryansk. 464 p. (In Russ.).
- Bosek P.Z. 1979. Supplement to the list of flora plants of the Bryansk region. — *Bot. Zhurn.* 64 (2): 241–244 (In Russ.).
- Bosek P.Z. 1989. Supplement to the flora of the Bryansk region. — *Bot. Zhurn.* 74 (10): 1504–1508 (In Russ.).
- Bulokhov A.D., Velichkin E.M. 1998. *Opredelitel' rasteniy Iugo-Zapadnogo Nechernozem'ia Rossii (Brianskaya, Kaluzhskaya, Smolenskaya oblasti)* [Plant guide of the South-Western Nechernozemye of Russia (Bryansk, Kaluga, Smolensk Regions)]. Bryansk. 380 p. (In Russ.).
- Buzunova I.O., Konechnaya G.Yu., Tzvelev N.N. 2004. Additions to the flora of Smolensk province. — *Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series.* 109 (3): 74–75 (In Russ.).
- CABI. Invasive Species Compendium. *Arrhenatherum elatius* (false oat-grass). <https://www.cabi.org>. (Accessed: 22.12.2020).
- EtoMesto.ru. 2020. <http://www.etomesto.ru> (Accessed: 13.12.2020).
- Heikkinen L. 1948. Saksalaiset sotajoukot kasvien levittäjinä. — *Luonnon Tutkija.* 52: 25–26.
- Kaluzhskaya flora: annotirovanny spisok sosudistyykh rasteniy Kaluzhskoy oblasti. 2010. [Flora of Kaluga region: an annotated list of vascular plants of Kaluga region]. Moscow. 548 p. (In Russ.).
- Kharitontsev B.S. 1986. Flora levoberezh'ya r. Desna v predelakh Bryanskoy oblasti [Flora of the left bank of the river. Desna within the Bryansk region]: Diss. ... Kand. Sci. St. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti. 2016. [Red Data Book of the Bryansk Region]. Bryansk. 432 p. (In Russ.).
- Maevskiy P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropejskoy chasti Rossii [Flora of the Central part of European Russia]. Moscow. 653 p. (In Russ.).
- Mannerkorpi P. 1944. Uhtuan taistelurintamalle saapuneista tulokaskasveja. — *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo.* 20 (15): 39–51.
- Notov A.A. 2009. Adventivnyy komponent flory Tverskoy oblasti: dinamika sostava i struktury [Adventive compo-

- ment of Tver regional flora: dynamics of composition and structure]. Tver. 473 p. (In Russ.).
- Notov A.A., Meysurova A.F., Zueva L.V., Andreeva E.A. 2018. Central european species in the flora of Tver region at the turn of XIX–XX centuries. – Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 2: 204–215 (In Russ.).
- Notov A.A., Notov V.A., Zueva L.V., Andreeva E.A. 2019. Polemochores of the Tver Region and the problem of biological invasions. – Diversity of plant world. 3 (3): 39–44 (In Russ.).
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-39-44>
- Notov A.A., Notov V.A. 2019. About polemochory and aboriginal populations of some species of flora of the Tver region. – Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 4 (56): 84–102 (In Russ.).
<https://doi.org/10.26456/vtbio122>
- Notov A.A., Notov V.A. 2020a. Additions to the flora of Tver province. – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 125 (6): 40–45 (In Russ.).
- Notov A.A., Notov V.A. 2020b. New data on the flora of Tver province. – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 125 (3): 38–41 (In Russ.).
- Panasenko N.N. 2014. Blacklist of flora of Bryansk oblast. – Russian Journal of Biological Invasions. 5: 203–205.
<https://doi.org/10.1134/s207511714030102>
- Panasenko N.N. 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl in the Bryansk region. – Diversity of plant world. 3 (3): 26–38 (In Russ.).
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-26-38>
- Panasenko N.N. 2020. Polemochors in the flora of the Bryansk region. – In: Vegetation of the Eastern Europe and Northern Asia. Proceedings of the II International scientific conference (Bryansk, 12–14 October, 2020). Bryansk. P. 47 (In Russ.).
- Panasenko N.N., Reshetnikova N.M., Semenishchenkov Yu.A., Kharin A.V. 2020. To the flora of the natural monument “Zeleninsky les” (Bryansk Region). – Diversity of plant world. 3 (6): 16–27 (In Russ.).
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2020-3-16-27>
- Pfitzenmeyer C.D.C. 1962. Biological Flora of the British Isles: *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl (*Arrhenatherum avenaceum* Beauv.). – J. Ecology. 50: 235–245.
- Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2012. Zontichnye (Umbelliferae) Rossii [Umbelliferae of Russia]. Moscow. 635 p. (In Russ.).
- Reshetnikova N.M. 2015. Additions to the flora of Kaluga province based on records from 2014. – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 120 (6): 69–74 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M. 2016. The way of emergence of some Western European plant species in Kaluga Oblast – the pathway of the German army in 1941–1943. – Russian Journal of Biological Invasions. 7: 62–68.
<https://doi.org/10.1134/S207511716010082>
- Reshetnikova N.M. 2018. Additions to the flora of Kaluga province based on records from 2015–16. – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 123 (3): 64–70 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M. 2019. New data on the flora of Smolensk province (2017–2018). – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 124 (3): 36–43 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M. 2020. Additions to the flora of Kaluga province and Middle Russia (2019). – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 125 (3): 51–57 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Krylov A.V. 2014. Additions to the flora of Kaluga province based on records of 2012. – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 119 (1): 73–76 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Mayorov S.R. 2020. Additions to the flora of Middle Russia. – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 125 (3): 42–46 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Shcherbakov A.V., Korolkova E.O. 2019. Central European views in the vicinity of the village of Kobelevo (Smolensk region) as traces of the Great Patriotic War. – Bot. Zhurn. 104 (7): 1122–1134 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070081>
- Reshetnikova N.M., Shcherbakov A.V., Korolkova E.O. 2020. Three plants of the military history – polemohore plants of the Kaluga region. – Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 4 (60): 106–132 (In Russ.).
<https://doi.org/10.26456/vtbio176>
- Semenishchenkov Yu.A. 2018. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie rossiiskoy chasti dneprovskogo basseyna [Botanical and geographical zoning of the Russian part of the Dnieper basin]. Bryansk. 60 p. (In Russ.).
- Semenishchenkov Yu.A. 2014. On the distribution of *Hypericum montanum* L. (Hypericaceae) and *Pimpinella major* L. (Apiaceae) in the Upper Dnieper basin (within Russia). – Bull. of Moscow society of naturalists. Biological series. 119 (1): 51–56 (In Russ.).
- Sennikov A.N. 2006. Rubiaceae Juss. – Marenovye. – In: Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Leningradskoy oblasti [Illustrated guide to plants of the Leningrad region]. Moscow. P. 437–446 (In Russ.).
- Sennikov A.N. 2012. The memories of war times: war-time plant immigrants (polemochores) in east Fennoscandia and north-west Russia. – In: Problemy izucheniya adventivnoi i sinantropnoi flor Rossii i stran blizhnego zarubezh'ya. Proceedings of the IV International scientific conference (Izhevsk, 4–7 Dec. 2012). Izhevsk. P. 182–185 (In Russ.).
- Shcherbakov A.V., Kiseleva L.L., Silaeva Zh.G. 2019. What else brought German troops to the Oryol region? – Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 3 (55): 144–150 (In Russ.).
<https://doi.org/10.26456/vtbio107>
- Shcherbakov A.V., Kiseleva L.L., Panasenko N.N., Reshetnikova N.M. 2013. Rasteniya – zhivye sledy prebyvani-

- ya gruppy armiy “Centr” na russkoy zemle. [Plants as a living traces of group of armies “Centre” in the Russian land.]. – In: Flora i rastitel’nost’ Central’nogo Chernozem’ya – 2013: materialy mezhregional’noj nauchnoj konferencii (g. Kursk, 6 aprelya, 2103). Kursk. P. 198–202 (In Russ.).
- Shcherbakov A.V., Korolkova E.O., Shchepkina E.P. 2017. Polemochore plants in the flora of SpasDemensky district of Kaluga region. – Social’no-ecologicheskie technologii [Environment and human: environmental studies]. 2: 27–34 (In Russ.).
- Shcherbakov A.V., Panasenko N.N. 2020. Herbarium collections of rare species of vascular plants from the Bryansk region, found in the herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). – Diversity of plant world. 4 (7): 61–66 (In Russ.).
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2020-4-61-66>
- Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. Zlaki Rossii [Gramineae of Russia]. Moscow. 646 p. (In Russ.).
- Velichkin E.M., Bulokhova N.A. 1990. On some new and rare plant species for the Bryansk Region. – Bot. Zhurn. 75 (4): 571–572 (In Russ.).
- Vul’f E.V. 1933. Vvedenie v istoricheskuyu geografiyu rasteniy [Introduction to Historical Plant Geography]. Moscow, Leningrad. 414 p. (In Russ.).

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ *TARAXACUM ARCTICUM* И *TARAXACUM OFFICINALE* (ASTERACEAE) НА ЗАПАДНОМ ШПИЦБЕРГЕНЕ

© 2021 г. Н. Ю. Шмакова^{1,*}, Е. Ф. Марковская^{2,**},
О. В. Ермолаева^{1,***}, К. В. Морозова^{2,****}

¹ Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН
Кировск, Мурманской обл., 184250, Россия

² Петрозаводский государственный университет
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910, Россия

*e-mail: shmanatalya@yandex.ru

**e-mail: volev10@mail.ru

***e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

****e-mail: mkv25@bk.ru

Поступила в редакцию 12.02.2020 г.

После доработки 24.03.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

Исследованы физиологические особенности 2 видов рода *Taraxacum* (аборигенного *T. arcticum* и заносного *T. officinale*) во флоре о. Западный Шпицберген. Отмечено сходное суммарное содержание хлорофиллов у исследованных видов. Показана высокая потенциальная фотохимическая активность единицы фотосинтетического аппарата обоих видов. В условиях Арктики оба вида одинаково поглощают и утилизируют световую энергию, различия связаны только с ее последующей тратой. Недостаток тепла у *T. officinale* приводит к более высокому уровню значений нефотохимического тушения.

Ключевые слова: *Taraxacum arcticum*, *Taraxacum officinale*, содержание пигментов пластид, параметры флуоресценции, остров Западный Шпицберген

DOI: 10.31857/S0006813621070085

Во флоре архипелага Шпицберген встречаются аборигенные виды рода *Taraxacum* — *T. arcticum* (Trautv.) Dahlst., *T. brachyceras* Dahlst. и *T. cymbifolium* H. Lindb. ex Dahlst. (Rønning, 1996), из которых широко распространенным является только *T. arcticum*. К заносным видам относится *T. officinale* (L.) Weber ex F.H. Wigg. В Арктике одуванчики встречаются на лугах, в нивальных тундрах, на приморских и приречных территориях, щебнистых, каменистых и песчаных субстратах. *T. officinale* приурочен к антропогенным местообитаниям (Arkticheskaya ..., 1987).

Для растений Арктики характерны круглосуточная ассимиляция, доля ночного фотосинтеза может составлять около 30% суточной продуктивности; высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза с более низким температурным оптимумом; высокий уровень интенсивности фотосинтеза при околонулевых температурах (Gerasimenko, Shvezova, 1989). Исследование эколого-физиологических особенностей растений

Западного Шпицбергена показало, что при продвижении в высокие широты содержание хлорофиллов уменьшается, а диапазон смещается в сторону более низких концентраций (Markovskaya, Shmakova, 2017). Определенные ограничения отмечаются для видов, которые имеют область оптимума в более южных тундрах на широтном градиенте. Среди них имеются виды, которым удастся продвинуться на север без изменения содержания хлорофиллов либо со снижением. При этом доминирующую роль в растительном покрове Арктики имеют виды сосудистых растений арктической фракции с циркумполярным распространением, для которых характерно среднее количество хлорофиллов (0.7–1.3 мг г⁻¹ сырой массы). Низкая температура в сочетании с невысокой освещенностью в высоких широтах может приводить к энергетическому дисбалансу между фотохимией, транспортом электронов и метаболизмом и, как следствие, к перевосстановленности компонентов электрон-

но-транспортной цепи хлоропластов, что вызывает окислительный стресс у растений (Huner et al., 1998). Коррекция этого состояния происходит за счет диссипации избыточной энергии, что обеспечивает восстановление окислительно-восстановительного статуса организма и является основным условием выживания растений в Арктике (Lange et al., 1999).

Цель исследования – сравнение функциональной активности двух видов рода *Taraxacum* в период вегетации в сообществах арктических тундр на острове Западный Шпицберген.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в окрестностях пос. Баренцбург (о-в Западный Шпицберген). Океанический арктический климат Шпицбергена, благодаря присутствию в этом районе теплых атлантических вод Гольфстрима, характеризуется умеренными температурами летом и зимой. Из-за высокой влажности воздуха даже зимние осадки могут выпадать дождем или туманом. В районе исследований, на о-ве Западный Шпицберген, среднегодовая температура воздуха составляет $+5.8^{\circ}\text{C}$. Средняя температура самого теплого месяца (июля) $+8.0^{\circ}\text{C}$, самого холодного (февраля) -18°C (Semenov et al., 2002). По средним многолетним наблюдениям устойчивый переход температуры через 0°C в сторону положительных значений происходит 5 июня, в сторону отрицательных – 18 сентября. В среднем, за год выпадает 563 мм осадков. Преобладают осадки в виде снега, снежный покров достигает в апреле 104 см. В течение всего года наблюдается высокая относительная влажность воздуха, среднее многолетнее значение – 78%. На широте Баренцбурга с 19 апреля по 24 августа (127 дней) длится полярный день. Климатические особенности обуславливают короткий вегетационный период (40–70 дней): первые весенние растения не цветут до середины июня, а в середине августа вегетационный период заканчивается.

T. arcticum был собран в долине Грендален (побережье залива Грен-фьорд) на открытых местобитаниях приморской тундры (N $78^{\circ}02'425''$, E $14^{\circ}13'567''$, 61 м над ур. м.), *T. officinale* – на территории пос. Баренцбург (N $78^{\circ}04'$, E $14^{\circ}13'$). Исследование проводили в течение нескольких вегетационных сезонов в июле, в фазе цветения растений. Виды были определены научным сотрудником ПАБСИ КНЦ РАН В.А. Костиной.

Площадь листа и удельную поверхностную плотность листа (УППЛ – сухая масса единицы площади листа, мг дм^{-2}) измеряли с помощью фотографирования 5–10 сформированных листьев, компьютерного анализа изображений. Со-

держание сухого вещества определяли высушиванием при температуре 105°C до абсолютно сухой массы.

Содержание пигментов пластид листьев определяли в спиртовых вытяжках (96%) по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов с помощью спектрофотометра UV–1800 фирмы “Shimadzu”, Япония (Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Maslova, Poroва, 1993). Пробы листьев каждого вида отбирали в 5-кратной биологической повторности, а затем анализировали их в 3-кратной аналитической повторности.

Параметры интенсивности флуоресценции хлорофиллов (ИФХ) регистрировали с помощью флуориметра JUNIOR-PAM с импульсно-модулированным освещением (Heinz, Walz, Германия). После 30-минутной темновой адаптации определяли начальную (F_0) и максимальную (F_m) флуоресценцию (PPFD насыщающего импульса составила $10\,000\ \text{мкмоль м}^{-2}\ \text{с}^{-1}$), рассчитывали максимальный фотохимический квантовый выход ФС II (F_v/F_m); эффективный квантовый выход ФС II ($Y(II)$), скорость фотосинтетического транспорта электронов (ETR) и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла *a* (NPQ). Параметры флуоресценции измеряли при интенсивности действующего света $90\text{--}1150\ \text{мкмоль м}^{-2}\ \text{с}^{-1}$ в 3-кратной биологической повторности.

Статистическая обработка данных проведена с использованием стандартных пакетов программ Microsoft Excel 7 и Statgraphics for Windows. Обработка результатов флуориметра осуществлена с помощью программного обеспечения WinControl.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пигменты пластид. *T. arcticum* представлен большими популяциями в сообществах арктической тундры, особи мелкие с одним цветоносом, высота не более 5–8 см, 3–5 листьев в розетке, распланных по поверхности почвы. Масса сформированного листа составила $10 \pm 0.74\ \text{мг}$ сухой массы, площадь – около $4.4 \pm 0.6\ \text{см}^2$ (табл. 1). Суммарное содержание хлорофиллов в ассимилирующих органах *T. arcticum* составило в среднем $7.47 \pm 0.54\ \text{мг г}^{-1}$ сухой массы или $2.39 \pm 0.17\ \text{мг дм}^{-2}$. Среди исследованных нами сосудистых растений сообществ арктических тундр Западного Шпицбергена (Markovskaya, Shmakova, 2017), этот вид относится к группе со средним содержанием хлорофиллов. Величина соотношения хлорофиллов *a/b* в листьях *T. arcticum* равна 3.3 ± 0.21 , доля хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу – 51% (ССК), что характерно для растений светолюбивого типа.

Таблица 1. Морфолого-физиологические показатели двух видов рода *Taraxacum* (Западный Шпицберген)
Table 1. Morphological and physiological indices of two types genus *Taraxacum* (West Svalbard)

Показатели/Indices		<i>T. arcticum</i> M ± σ	<i>T. officinale</i> M ± σ	
Содержание сухого вещества, % Dry matter content, %		15.4 ± 0.6***	16.9 ± 1.1	
Площадь листа, см ² Leaf area, cm ²		4.4 ± 0.6***	64.0 ± 19.9	
Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ), мг дм ⁻² Specific surface density of the leaf, mg dm ⁻²		320 ± 47***	480 ± 79	
Содержание пигментов пластид Plastid pigments content	Хлорофиллы (X) Chlorophylls (X)	мг г ⁻¹ сух. массы mg g ⁻¹ of dry weight	7.47 ± 0.54	7.74 ± 0.56
		мг дм ⁻² mg dm ⁻²	2.39 ± 0.17***	3.71 ± 0.27
	Каротиноиды (K) Carotenoids (K)	мг г ⁻¹ сух. массы mg g ⁻¹ of dry weight	2.0 ± 0.51*	1.65 ± 0.32
		мг дм ⁻² mg dm ⁻²	0.64 ± 0.16*	0.79 ± 0.15
<i>a/b</i> (chlorophylls ratio)		3.3 ± 0.21***	2.6 ± 0.14	
X/K (ratio of chlorophylls to carotenoids)		3.7 ± 0.47***	4.7 ± 0.39	

Примечание. M – среднее арифметическое значение, σ – стандартное отклонение.

* – достоверные отличия изучаемых параметров между видами при уровне значимости $p < 0.05$; *** – достоверные отличия при уровне значимости $p < 0.001$.

Note. M – the arithmetic mean, σ – a standard deviation are presented.

* – significant differences between the parameters of *T. arcticum* and those of *T. officinale* at the level of significance $p < 0.05$; *** – significant differences at the level of significance $p < 0.001$.

Содержание каротиноидов мало изменчиво и в среднем составило 2.0 ± 0.51 мг г⁻¹ сухой массы (0.64 ± 0.16 мг дм⁻²), соотношение хлорофиллы/каротиноиды – 3.7 ± 0.47 (табл. 1).

Заносный вид *T. officinale* представлен крупными особями с розеткой из 5–8 листьев, площадь и масса которых в 15–20 раз больше, чем у аборигенного вида *T. arcticum*. Высота некоторых цветоносов достигала 30 см. Достоверных различий между исследованными видами по содержанию хлорофиллов при расчете на сухой вес (7.74 ± 0.56 мг г⁻¹ сухой массы) выявлено не было, несмотря на отличия по морфологическим показателям. Однако, при расчете на единицу площади достоверность различий подтверждена при $p < 0.001$ (табл. 1), содержание хлорофиллов у *T. officinale* на 55% больше, чем у аборигенного вида. Количество каротиноидов при разных способах расчета достоверно отличается у обоих видов одуванчиков. У заносного вида содержание желтых пигментов на единицу площади листа на 23% больше. В значительной степени изменялось

соотношение форм пигментов у *T. officinale* по сравнению с *T. arcticum*: *a/b* уменьшилось до 2.6 ± 0.14 (ССК–61%), соотношение хлорофиллы/каротиноиды, наоборот, увеличилось до 4.7 ± 0.39 (табл. 1), что говорит о влиянии микроклиматических условий на свойства светособирающего комплекса. При антропогенном воздействии, как правило, соотношение хлорофиллов уменьшается, а соотношение хлорофиллы/каротиноиды – увеличивается, что было показано для *T. officinale*, изученного в качестве биоиндикатора при разном уровне антропогенного воздействия в районе г. Тамбова (Shubina, 2011).

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) является интегральным показателем содержания структурных и функциональных элементов мезоструктуры листа. Этот параметр листа отражает адаптацию фотосинтетического аппарата растений к комплексу условий среды. Ключевыми факторами, определяющими этот показатель, являются объем и количество клеток мезофилла, которые через изменения толщины и

Таблица 2. Показатели флуоресценции хлорофилла двух видов рода *Taraxacum* (Западный Шпицберген)
Table 2. Chlorophyll fluorescence indices of two types genus *Taraxacum* (West Svalbard)

Показатели Indices	Освещенность, мкмоль м ⁻² с ⁻¹ Light intensity, μmol m ⁻² s ⁻¹				
	90	190	420	820	1150
<i>T. arcticum</i>					
Y(II)	0.53 ± 0.02	0.52 ± 0.01	0.51 ± 0.03***	0.44 ± 0.02***	0.37 ± 0.07
ETR	20.0 ± 0.8	41.4 ± 0.6**	90.6 ± 5.7*	151.4 ± 9.2*	178.3 ± 34.0
qP	0.75 ± 0.03	0.82 ± 0.01**	0.76 ± 0.03***	0.70 ± 0.04**	0.63 ± 0.11
NPQ	0.27 ± 0.03**	0.40 ± 0.03**	0.62 ± 0.14**	0.73 ± 0.08***	0.87 ± 0.14***
<i>T. officinale</i>					
Y(II)	0.50 ± 0.03	0.50 ± 0.04	0.43 ± 0.02	0.38 ± 0.03	0.34 ± 0.05
ETR	19.0 ± 1.1	39.0 ± 2.4	75.0 ± 4.6	130.4 ± 11.0	165.6 ± 26.6
qP	0.71 ± 0.04	0.75 ± 0.07	0.71 ± 0.02	0.65 ± 0.04	0.60 ± 0.08
NPQ	0.44 ± 0.08	0.64 ± 0.21	0.80 ± 0.10	1.20 ± 0.14	1.27 ± 0.16

Примечание. Y(II) – реальный квантовый выход ФС II, отн. ед., ETR – скорость транспорта электронов, мкмоль м⁻² с⁻¹, qP – коэффициент фотохимического тушения, отн. ед., NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции, отн. ед.

Представлены средние арифметические значения и стандартное отклонение; * – отличия исследуемых параметров между видами достоверны при уровне значимости $p < 0.05$; ** – достоверные отличия при уровне значимости $p < 0.01$; *** – достоверные отличия при уровне значимости $p < 0.001$.

Note. Y(II) – real quantum exit PS II, relative units; ETR – the rate of electron transport, μmol m⁻² s⁻¹; qP – coefficient of photochemical quenching, relative units; NPQ – non-photochemical fluorescence quenching, relative units.

Arithmetic mean and standard deviation are presented. * – significant differences between the parameters of *T. arcticum* and those of *T. officinale* at the level of significance $p < 0.05$; ** – significant differences at the level of significance $p < 0.01$; *** – significant differences at the level of significance $p < 0.001$.

плотности тканей листа, определяют УППЛ (Ivanov et al., 2009). Удельная плотность листа *T. arcticum* в 1.5 раза меньше, чем у *T. officinale* (табл. 1).

Флуоресценция хлорофилла. Потенциальный квантовый выход (Fv/Fm) у обоих видов одуванчиков оказался сходным и варьировал в пределах 0.70–0.77, что свидетельствует об оптимальном состоянии растительного организма. Реальный квантовый выход (Y(II)) у *T. arcticum* при низких освещенностях (90–190 мкмоль м⁻² с⁻¹) составил около 90%, а при высокой освещенности отмечено его снижение до 60%. У *T. officinale* значения реального квантового выхода в широком диапазоне освещенности составили всего 50–60%. Более низкие значения у заносного вида могут быть связаны с меньшей скоростью утилизации АТФ и НАДФН в темновой фазе фотосинтеза (Li et al., 2013).

При изменении освещенности у обоих видов скорость транспорта электронов (ETR) увеличивалась: у *T. arcticum* от 20.0 ± 0.8 (при 90 мкмоль м⁻² с⁻¹) до 178.3 ± 34.0 (при 1150 мкмоль м⁻² с⁻¹), у

T. officinale от 19.0 ± 1.1 (при 90 мкмоль м⁻² с⁻¹) до 165.6 ± 26.6 (при 1150 мкмоль м⁻² с⁻¹). Сходная световая зависимость ETR сопровождалась некоторыми различиями по световой зависимости нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ), единственного показателя, который достоверно отличался у исследованных видов на всех уровнях освещенности (табл. 2). Величина NPQ отражает возможность защиты растения от фотоповреждений, которые могут возникнуть, например, при несогласованности количества поглощенной световой энергии и возможности ее утилизации в фотохимических реакциях при низкой температуре. Так, у *T. arcticum* значение NPQ изменялось в пределах от 0.27 ± 0.03 (при 90 мкмоль м⁻² с⁻¹) до 0.87 ± 0.14 (при 1150 мкмоль м⁻² с⁻¹), а у *T. officinale* значения выше 1 были отмечены уже при освещенности 820 мкмоль м⁻² с⁻¹. Считается, что растения с более низкими значениями NPQ более устойчивы к высокой освещенности и способны к наибольшей эффективности утилизации свето-

вой энергии на круглосуточном полярном дне. Об этом свидетельствуют полученные данные для аборигенного вида *T. arcticum*. Значение коэффициента фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (qP) указывает на эффективность работы реакционных центров ФС II. Достоверные различия значений этого показателя у исследованных видов отмечены в диапазоне освещенностей 190–820 мкмоль м⁻² с⁻¹ (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на значительные отличия морфологических показателей, суммарное содержание хлорофиллов у исследованных видов сопоставимо, что, скорее всего, связано с одинаковым световым режимом в условиях Западного Шпицбергена. Значения фотосинтетически активной радиации (ФАР) во второй половине июля, в ясные солнечные дни с 10 до 17 часов (в периоды измерений) варьировали от 600 до 900 мкмоль м⁻² с⁻¹. В редкие дни величина интенсивности ФАР могла быть и выше. Адаптация видов к режиму освещенности местообитания отражается не столько на общем содержании пигментов пластид, сколько на соотношении их форм. Наибольшие изменения отмечены в соотношении форм хлорофиллов *a/b*. У *T. officinale* адаптационные процессы связаны с изменением светособирающего комплекса, что подтверждает большая доля хлорофилла *b* и, соответственно, большее значение ССК. Для *T. arcticum*, по-видимому, нет потребности в дополнительной защите ФА от высокой инсоляции. Нормализация метаболических процессов осуществляется за счет более активной диссипации избыточной энергии (Lange et al., 1999).

Сопоставление функциональной активности видов по фотохимической составляющей показало, что оба вида по исследуемым показателям достаточно близки. Некоторые различия заметны в чувствительности фотосинтетического аппарата (ФА), который оказался более уязвимым на уровне ФС II у *T. officinale* в условиях высокой освещенности по сравнению с аборигенным видом. Это означает, что потенциальная фотохимическая активность единицы ФА обоих видов высокая и сходная. Однако биомасса *T. arcticum* почти в 10 раз меньше, чем у *T. officinale*, что свидетельствует о разной направленности использования энергии. Два вида одного семейства в условиях Арктики одинаково поглощают и утилизируют световую энергию, а различия связаны только с ее последующей тратой. Известно, что минимизация размеров связана с необходимостью большой траты энергии в условиях Арктики у аборигенных видов на дыхание (Semikhatova et al., 2010), обеспечивающее энергией жизнедеятельность видов в изменчивых условиях среды, часть энергии ухо-

дит на нефотохимическое тушение, которое превращается в тепло. Недостаток тепла у *T. officinale* компенсируется более высокими значениями нефотохимического тушения. В этом же направлении работает и гормональная система, для которой характерен недостаток гормонов и накопление ингибиторов метаболизма (Gamaley, 2004; Vasilevskaya, 2010), так как ростовые показатели у этого вида высокие. Сохранение способности к формированию большой ассимилирующей поверхности у заносного вида связано с его локальными условиями местообитания: произрастание на небольшой территории, ограниченной зданиями, а значит защищенностью от холодных ветров, что обеспечивает, в том числе, и наличие надежного снежного покрова.

Таким образом, представленность исследованных видов на территории Западного Шпицбергена (распространение *T. arcticum* в широком спектре экотопов и абсолютно локальное произрастание *T. officinale*) обусловлена разными путями утилизации световой энергии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Arkticheskaya...] Арктическая флора СССР. Семейства Rubiaceae–Compositae. 1987. Л. С. 264–267.
- [Gamaley] Гамалей Ю.В. 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб. 424 с.
- [Gerasimenko, Shvezova] Герасименко Т.В., Швецова В.М. 1989. Основные итоги эколого-физиологических исследований в Арктике. — В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л. С. 65–114.
- Huner P.A., Oquist G., Sarhan F. 1998. Energy Balance and Acclimation to Light and Cold. — Trends Plant Sci. 3: 224–230.
- [Ivanov et al.] Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А. 2009. Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности. — Доклады Академии наук. 428 (1): 135–138.
- Lange O.L., Leisner J.M.R., Bilger W. 1999. Chlorophyll Fluorescence Characteristics of the Cyanobacterial Lichen *Peltigera rufescens* under Field Conditions. II. Diel and Annual Distribution of Metabolic Activity and Possible Mechanisms to Avoid Photoinhibition. — Flora. 194: 413–430.
- Li Y., Jiao Y., Zhao Q. 2013. Photosynthetic Characteristics of Arctic Plants. — In: Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future: 15th International conference on photosynthesis. P. 633–637.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. — Biochem. Soc. Trans. 11 (5): 591–592.
- [Markovskaya, Shmakova] Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. 2017. Растения и лишайники Западного

- Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск. 270 с.
- Maslova T.G., Popova I.A. 1993. Adaptive properties of the plant pigment systems. — *Photosynthetica*. 29 (2): 195–203.
- Rónning O.I. The Flora of Svalbard. Oslo. 1996. 184 p.
- [Semenov et al.] Семенов А.В., Анциферова А.Р., Давыдов А.А. 2002. Климат Баренцбурга. Изменения основных характеристик за последние 40 лет (по данным наблюдений зональной гидрометеорологической станции “Баренцбург”). — В кн.: Материалы II Международной конференции “Комплексные исследования природы Шпицбергена”. Апатиты. Вып. 2. С. 139–145.
- [Semikhatova et al.] Семихатова О.А., Иванова Т.И., Кирпичникова О.В. 2010. Содержание азота и интенсивность дыхания листьев растений острова Врангеля. — *Физиология растений*. 57 (6): 803–808.
- [Shubina] Шубина А.Г. 2011. Содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) и березы повислой (*Betula pendula* Roth.), растущих в г. Тамбове. — *Вестник ТГУ*. 16 (1): 353–355.
- [Vasilevskaya] Василевская Н.В. 2010. Экология растений Арктики. Мурманск. 183 с.

PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF TWO SPECIES OF THE GENUS *TARAXACUM* (ASTERACEAE) IN WEST SVALBARD

N. Yu. Shmakova^{a,#}, E. F. Markovskaya^{b,##}, O. V. Ermolaeva^{a,###}, and K. V. Morozova^{b,####}

^a FGBUN Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center
Kirovsk, Murmansk reg., 184250, Russia

^b FGBOU VO Petrozavodsk State University
Lenina Ave., 33, Petrozavodsk, 185910, Russia

[#]e-mail: shmanatalya@yandex.ru;

^{##}e-mail: volev10@mail.ru;

^{###}e-mail: olia.ermolik@yandex.ru;

^{####}e-mail: mkv25@bk.ru

The physiological features of two species of the genus *Taraxacum* (native *T. arcticum* and adventive *T. officinale*) in the West Svalbard flora are studied. A similar total chlorophylls content in the studied species was noted. The high potential photochemical activity of a unit of photosynthetic apparatus of both species was shown. In the Arctic, both species equally absorb and utilize light energy; the differences are only related to its subsequent expenditure. The lack of heat in *T. officinale* leads to a higher level of non-photochemical quenching.

Keywords: *Taraxacum arcticum*, *Taraxacum officinale*, pigment content, fluorescence parameters, West Svalbard

REFERENCES

- Arkticheskaya flora SSSR. 1987. [Flora Arctica USSR. Rubiaceae—Compositae]. Leningrad. P. 264–267 (In Russ.).
- Gamaley Ju.V. 2004. Transportnaya sistema sosudistyykh rasteniy [Transport system of vascular plants]. St. Petersburg. 424 p. (In Russ.).
- Gerasimenko T.V., Shvetsova V.M. 1989. Osnovnye itogi ekologo-fiziologicheskikh issledovaniy v Arktike [The main results of ecological and physiological research in the Arctic]. — In: Ekologo-fiziologicheskiye issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rasteniy. Leningrad. P. 65–114 (In Russ.).
- Huner P.A., Oquist G., Sarhan F. 1998. Energy Balance and Acclimation to Light and Cold. — *Trends Plant Sci*. 3: 224–230.
- Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A. 2009. Zakonmernosti izmeneniya udel'noy plotnosti list'yev u rasteniy Evrazii vdol' gradienta aridnosti [Patterns of changes in the specific density of leaves in Eurasian plants along the aridity gradient]. — *Doklady Akademii nauk*. 428 (1): 135–138 (In Russ.).
- Lange O.L., Leisner J.M.R., Bilger W. 1999. Chlorophyll Fluorescence Characteristics of the Cyanobacterial Lichen *Peltigera rufescens* under Field Conditions. II. Diel and Annual Distribution of Metabolic Activity and Possible Mechanisms to Avoid Photoinhibition. — *Flora*. 194: 413–430.
- Li Y., Jiao Y., Zhao Q. 2013. Photosynthetic Characteristics of Arctic Plants. — In: *Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future: 15th International conference on photosynthesis*. P. 633–637.
- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. — *Biochem. Soc. Trans*. 11 (5): 591–592.
- Markovskaya E.F., Shmakova N.Yu. 2017. Rasteniya i lishayniki Zapadnogo Shpitsbergena: ekologiya,

- fiziologiya [Plants and lichens of West Spitsbergen: ecology, physiology]. Petrozavodsk. 270 p. (In Russ.).
- Maslova T.G., Popova I.A. 1993. Adaptive properties of the plant pigment systems. – *Photosynthetica*. 29 (2): 195–203.
- Rónning O.I. The Flora of Svalbard. Oslo. 1996. 184 p.
- Semenov A.V., Antsiferova A.R., Davydov A.A. 2002. Klimat Barentsburga. Izmeneniya osnovnykh kharakteristik za poslednie 40 let (po dannym nablyudeniya zonal'noy gidrometobservatorii "Barentsburg") [The climate of Barentsburg. Changes in the main characteristics over the past 40 years (according to observations of the regional hydrometeorological observatory "Barentsburg")]. – In: *Materialy II Mezhdunarodnoy konferentsii "Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena"*. Apatity. Vyp. 2. P. 139–145 (In Russ.).
- Semikhatova O.A., Ivanova T.I., Kirpichnikova O.V. 2010. Soderzhaniye azota i intensivnost' dykhaniya list'yev rasteniy ostrova Vrangelya [Nitrogen content and respiration rate of leaves of plants of Wrangel Island.] – *Fiziologiya rasteniy*. 57 (6): 803–808 (In Russ.).
- Shubina A.G. 2011. Soderzhaniye khlorofilla i karotinoidov v list'yakh oduvanchika lekarstvennogo (*Taraxacum officinale*) i berezy povisloy (*Betula pendula* Roth.), rastushchikh v g. Tambove [The content of chlorophyll and carotenoids in the leaves of dandelion medicinal (*Taraxacum officinale*) and birches (*Betula pendula* Roth.) growing in Tambov]. – *Vestnik TGU*. 16 (1): 353–355 (In Russ.).
- Vasilevskaya N.V. 2010. Ekologiya rastenii arktiki [Ecology of Arctic plants]. Murmansk. 183 p. (In Russ.).

THOLURNA DISSIMILIS (CALICIACEAE, ASCOMYCOTA) В РОССИИ

© 2021 г. Г. П. Урбанавичюс

Институт проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ КНЦ РАН
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл., 184209, Россия

e-mail: g.urban@mail.ru

Поступила в редакцию 19.11.2020 г.

После доработки 20.12.2020 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Редкий вид мелкокустистого эпифитного лишайника со специфичной экологией *Tholurna dissimilis* обнаружен в России впервые с 1936 года на хр. Саллатунтури в юго-западной части Мурманской области. *Tholurna* поселяется на отмирающих ветках в верхушечной части небольших изолированных деревьев ели, произрастающих выше сплошной границы леса. Приводится информация о всех ранних находках *T. dissimilis* на территории России. Впервые представлено полное описание вида на русском языке, его экология и распространение в России и мире.

Ключевые слова: лишайники, новые находки, распространение, Мурманская область

DOI: 10.31857/S0006813621050069

В ходе мониторинга охраняемых видов лишайников в юго-западной части Мурманской области в 2020 году был найден редкий вид со специфичной экологией – *Tholurna dissimilis* (Norman) Norman. Лишайник встречается исключительно на изолированных деревцах ели, которые растут выше границы хвойного леса – в поясе криволеся или лесотундры, на высоте порядка 500 м над ур. м. (в Мурманской области). Эти ели представляют собой отдельно стоящие невысокие, от 1.5 до 3–4 м высотой, небольшие кустообразные куртины с несколькими, обычно усохшими или отмирающими вершинами (рис. 1). *T. dissimilis* растет на ветвях, не покрытых зимой снегом, часто на высоте 2–3 м над землей. Поэтому для изучения вида приходится внимательно обследовать именно верхние ветви. При этом в Скандинавии отмечают, что обычно такие вершинки и ветви елей являются излюбленным местом обитания птиц (Tibell, 1999). Вероятно, *T. dissimilis* может являться умеренным нитрофилом, получая дополнительное питание в результате жизнедеятельности птиц. В то же время вид оказывается слабым в конкуренции с другими лишайниками, и, после того как вершинка ели отмирает, он уступает место видам родов *Cetraria*, *Hypogymnia*, *Parmelia* и другим, обладающим широкой экологической амплитудой и являющихся фоновыми в северных широтах (Ahlner, 1948). В Норвегии и Швеции этот вид встречается на высоте от 300 до 1100 м над ур. м. (Tibell, 1999). Редко *T. dissimilis* встречается в равнинных условиях и даже на уровне моря, на болотах, где также поселяется на

ветвях одиночно стоящих деревьев ели, как это было отмечено в канадской провинции Ньюфаундленд и Лабрадор (McCarthy et al., 2020).

Впервые образцы *T. dissimilis* были собраны в Норвегии в 1828 году норвежским дерматологом С.В. Воеск, но оставались неопределенными и хранились в гербарии Музея натуральной истории Университета Осло (Lynge, 1921). Повторно вид был найден спустя 32 года, также в Норвегии, ботаником J.M. Norman, который и описал этот вид в 1961 году, сначала как *Podocratera dissimilis* Norman (Norman, 1861a), но чуть позже, на основании этого вида описал новый род *Tholurna* Norman (Norman, 1861b). Долгое время вид считался эндемиком Фенноскандии, пока не был обнаружен в Северной Америке (Otto, 1964) и в Центральной Европе в Альпах (Østhaugen, 1974). Однако еще в 1948 году шведский лишенолог S. Ahlner в своей работе, посвященной фитогеографии эпифитных лишайников хвойных лесов Фенноскандии, указывал, что имеется сообщение шведского лишенолога R. Santesson, который видел в гербарии Müller Argoviensis в Женеве образец *T. dissimilis* из Северной Америки, датированный 1877 годом (Ahlner, 1948). Но, тем не менее, Ahlner оставил открытым вопрос о происхождении этого экземпляра – был ли он действительно из Северной Америки или это был неправильно маркированный старый образец из Норвегии: “Huruvida detta ex. verkligen härrör från Nordamerika eller om en feletikettering av gammalt norskt material föreligger, måste tyvärr lämnas öppet” (Ahlner, 1948: 92). Окончательно удалось доказать проис-



Рис. 1. Местообитание *Tholurna dissimilis* на хр. Саллатунтури.
Fig. 1. Habitat of *Tholurna dissimilis* in the Sallatunturi Ridge.

хождение тех сборов 1877 года с восточного побережья Северной Америки лишь в 2020 году, хотя на западном побережье этот вид был многократно найден во второй половине XX века (McCarthy et al., 2020).

На территории России вид *T. dissimilis* был обнаружен впервые еще более 150 лет назад (Norrlin, 1873) – в 1867 году финским ботаником F. Silén на горе Нуорунен в западной части биогеографической провинции Куусамо (в то время вся Финляндия входила в состав Российской империи). В гербарии Музея эволюции Университета г. Упсала (<http://130.238.83.220/botanic/home.php>) хранится один образец (L-007896), собранный Silén на горе Нуорунен. Вторая находка этого вида в России также пришлась на западную часть Куусамо, когда в 1915 году финский ботаник K. Airaksinen собрал его на горе Аухтиярви (Auhitjägvi) восточнее оз. Аухтиярви (Vainio, 1927; Ahlner, 1948). В августе 1936 года Ahlner, во время экспедиционных работ на севере Финляндии, посвященных исследованию эпифитных лишайников хвойных лесов, обнаружил большую (судя по количеству экзикатов, разосланных во многие гербарии Европы) популяцию *T. dissimilis* на хр. Саллатунтури в западной части провинции Куусамо (Ahlner, 1937, 1948). Тогда же, в конце августа 1936 года Ahlner посетил гору Нуорунен (примерно в 100 км южнее Саллатунтури), где вид *T. dissimilis* был найден за 69 лет до него финским ботаником Silén, и собрал его повторно. После Второй мировой войны территория западной части провинции Куусамо отошла к СССР и в настоящее время местонахождения *T. dissimilis* на хр. Саллатунтури расположены на юго-западе Мурманской области, а на горе Нуорунен и горе Аухтиярви – на северо-западе Республики Карелии. Местонахождение на горе Нуорунен вошло в границы национального парка “Паанаярви” (Fadeeva,

Kravchenko 2015). Местонахождения в Карелии с тех пор ни разу не посещались специалистами, и состояние карельских популяций в настоящее время неизвестно (устное сообщение М. А. Фадеевой, ФИЦ Карельский научный центр РАН).

Несмотря на то, что вид *T. dissimilis* был известен для России еще около 150 лет назад (Norrlin, 1873; Vainio, 1927; Ahlner, 1948), в отечественном Определителе лишайников, посвященном калициоидным лишайникам (Roms, 1975), он отсутствует. Основываясь на изученных образцах и литературных данных, приводим полное описание вида, которое относится и к описанию моновидового рода.

Род *Толурна* – *Tholurna* Norman, Flora (Regensburg) 44: 409 (1861).

Включает только один вид, который и является типовым.

Tholurna dissimilis (Norman) Norman, Flora (Regensburg) 44: 409 (1861). – *Podocratera dissimilis* Norman, Förh. Skand. Naturf. Möte: 726 (1860) [1861].

Первичный таллом чешуйчато-накипной, из которого вырастают полые внутри, неразветвленные, пальцевидные выросты – подеции (рис. 2), (0.75)1–2(2.5) мм выс. и около 0.2–0.4 мм толщ. (редко встречаются коралловидно разветвленные подеции толщиной менее 0.1 мм), которые могут формировать подушкообразные колонии от 0.7–1 до 2–2.5 см шир. и до 5–7 мм выс. Поверхность первичного таллома и подециев от зеленовато-серого, коричневатого-серого до темно-оливкового цвета, на освещенных участках до черноватого. Подеции с неровной, вальковатой, морщинисто-ямчатой поверхностью, на концах увенчаны одиночными апотециями. Апотеции черного цвета, (0.1) 0.2–0.6 мм в диам. и (0.2) 0.4–0.6 мм выс., урновидные, зауженные на основании, с черным

или коричневато-черным мазедем, без налета; эпитеций, эксципул и гипотечий от светло- до темно-коричневого цвета, не амилоидные; парафизы тонкие, простые; сумки узко-булавовидные, цилиндрические, тонкостенные, $50\text{--}70 \times 4.5\text{--}6$ мкм, быстро распадаются на ранней стадии, содержат по 8 спор; споры коричневые, 2-клеточные, $15\text{--}20 \times 8\text{--}10$ мкм, перетянутые по перегородке, с четким орнаментом из спирально ориентированных гребней на поверхности стенок. Пикнидии черные, $0.1\text{--}0.2$ мкм в диам., формируются в основном на стерильных участках первичного таллома, редко на старых подетиях; конидии $3\text{--}5 \times 1\text{--}1.5$ мкм, простые, бесцветные, палочковидные, на одном или двух концах утолщенные. Фотобионт — требуюксидный. Не содержит вторичных лишайниковых веществ.

Местообитания и особенности экологии. *T. dissimilis* обитает на тонких, живых и мертвых веточках одиночных низкорослых елей в поясе криволеся и в лесотундровых сообществах, в высотном диапазоне от 300 до 1110 м над ур. м. — в Северной Европе; на веточках ели, пихты, псевдотсуги, редко на березе, ольхе в диапазоне высот от 0 до 2000 м над ур. м. — в Северной Америке. В изученном нами сообществе вместе с *T. dissimilis* на веточках ели были отмечены такие виды лишайников (в порядке убывания обилия): *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaeer.) Nav., *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach., *Tuckermanopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb., *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco et al., *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M.J. Lai, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold, *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Lecanora circumborealis* Brodo et Vitik., *L. fuscescens* (Sommerf.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor, *Hypogymnia austerodes* (Nyl.) Räsänen, *Frutidella furfuracea* (Anzi) M. Westb. et M. Svensson, *Fuscidea pusilla* Tønsberg, *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid. Все эти сопутствующие виды являются характерными для хвойных лесов северной тайги, практически всегда выступая здесь фоновыми. Большая часть перечисленных видов упоминается также, как сопутствующие *T. dissimilis* в Норвегии и Швеции (Ahlner, 1948). При этом скандинавы указывают на присутствие у них в сообществе еще такого ярко выраженного нитрофильного вида, как *Polycauliona candelaria* (L.) Frödén, Agup et Söchting, характерного для местообитаний, посещаемых птицами (Ahlner, 1948), который в нашем случае не обнаружен. Таким образом, в изученной популяции на хр. Саллатунтури не отмечено ни одного редкого или уникального вида лишайника, который бы мог каким-либо образом подчеркнуть своеобразие сообщества такого редкого и специфического вида, каким является *T. dissimilis*.

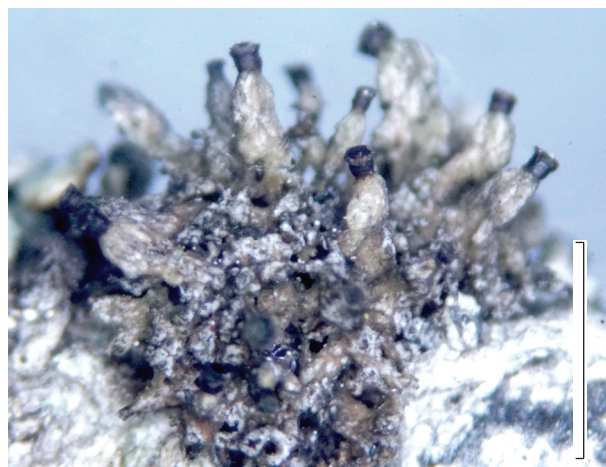


Рис. 2. Подетии с апотециями *Tholurna dissimilis* на веточке ели. Линейка: 3 мм.

Fig. 2. Podetia and apothecia of *Tholurna dissimilis* on a spruce twig. Scale bar: 3 mm.

В то же время, в изученном нами материале выявлена одна особенность, ранее не отмеченная никем из исследователей. Кроме непосредственного произрастания на коре веточек ели, *T. dissimilis* поселяется на талломах лишайников *Cetraria sepincola*, *Hypogymnia tubulosa*, *Platismatia glauca* и *Vulpicida pinastri*.

Распространение. В России известен из Мурманской области и Республики Карелия. В Европе вне России: Норвегия, Швеция, Австрия. В Северной Америке на восточном и западном побережьях: Канада, США (McCarthy et al., 2020).

Выявленные местонахождения в Мурманской области:

1) Хр. Саллатунтури, склон северо-западной экспозиции, 66.89133° с.ш., 29.22076° в.д., 545 м над ур. м., выше верхней границы леса, единичные еловые куртины высотой 1.5–4 м среди кустарниково-лишайниковой тундры, на ветвях ели, 28 VII 2020, Г.П. Урбанавичюс (INER, LE, PTZ).

2) Хр. Саллатунтури, склон западной экспозиции, 66.89222° с.ш., 29.22493° в.д., 555 м над ур. м., выше верхней границы леса, единичные еловые куртины высотой 1.5–3 м среди каменисто-лишайниковой тундры, на ветвях ели, 28 VII 2020, Г.П. Урбанавичюс (INER, LE).

Необходимо отдельно остановиться на природоохранном статусе этого вида. В настоящее время вид *T. dissimilis* внесен в Красные книги Мурманской области — категория 4, неопределенный статус (Red..., 2014) и Республики Карелия — категория 2, сокращающиеся в численности (Red..., 2007). Ввиду ранее полного отсутствия данных о численности и состоянии популяции в Мурман-

ской области и Карелии, было проведено специальное обследование обнаруженной популяции на хр. Саллатунтури. На участке между двумя указанными выше точками, протяженностью примерно 250 м, обнаружено произрастание *T. dissimilis* в пяти куртинах ели, в каждой из которых было от 5 до 10 стволиков ели. В пределах каждой еловой куртины произведен подсчет численности лишайника при помощи лупы с подсветкой. Всего обнаружено порядка 1000 экземпляров. Из-за крайне малых размеров отдельных экземпляров (порой менее 1 мм в высоту), оценка численности дана приблизительно. Предполагаем, что состояние популяции стабильное, и она непрерывно существует в данном местообитании со времени обнаружения впервые в 30-х годах прошлого столетия. Ввиду относительно высокой численности рекомендуется изменить существующую категорию в Красной книге Мурманской области (4 — “Неопределенный статус, по которым нет достаточных данных”; Data Deficient, DD) на категорию 3 — “Редкие, находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому”; Near Threatened, NT. И, хотя состояние популяции на хр. Саллатунтури стабильное, к относительно лимитирующим факторам можно отнести только существенную изолированность (на данном этапе изученности) этой единственно известной в Мурманской области популяции. В настоящее время антропогенное воздействие, как фактор, представляющий угрозу существованию популяции, в изученном местообитании полностью отсутствует, и мы не обнаружили никаких фактов, указывающих на существование их в прошлом. Лесохозяйственная деятельность в поясе криволеся и лесотундры в таких условиях никогда не осуществлялась и не может осуществляться чисто технически и с экономической точки зрения. В данной части Мурманской области, где расположено местонахождение *T. dissimilis*, отсутствуют какие-либо источники аэропромвыбросов. Более того, данное местонахождение расположено в пограничной зоне за системой инженерно-технических сооружений, куда въезд без специального пропуска запрещен.

Оценивая с фитогеографической точки зрения область обитания *T. dissimilis* в регионе, можно предположить, что этот вид будет обнаружен в аналогичных условиях на вершинах “тунтури” (от финского “безлесная гора”), поднимающихся немногим выше границы леса, т.е. в пределах высот 450–600 м над ур. м. Судя по топографическим картам и космоснимкам, в районе между хр. Саллатунтури на севере и горой Нуорунен на юге, встречаются еще 10 подобных горных вершин в Мурманской области и 5 — в Карелии, высотой от 500 до 650 м над ур. м., верхнюю границу леса на которых образуют разреженные ельники, и которые до сих пор не посещались лихенологами. Не-

обходимы специальные полевые исследования, чтобы подтвердить наше предположение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования частично выполнены в рамках государственного задания ФИЦ КНЦ РАН (№ АААА-А18-118021490070-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahlner S. 1937. Flechten aus Nordfinland. — *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicæ* “Vanamo”. 9 (1): 1–47.
- Ahlner S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträds-lavar. — *Acta Phytogeogr. Suec.* 22: 1–257.
- [Fadeeva, Kravchenko] Фадеева М.А., Кравченко А.В. 2015. Роль особо охраняемых природных территорий карельской части Зеленого пояса Фенноскандии в охране лишайников. — В кн.: Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 9-й Международной конференции. Минск. С. 225–228.
- [Red...] Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск. 368 с.
- [Red...] Красная книга Мурманской области. 2014. Кемерово. 584 с.
- Lynge B. 1921. Studies on the Lichen Flora of Norway. — Kristiania: I Kommission hos J. Dybwad. 252 p.
- McCarthy J.W., Clayden S.R., Ahti T. 2020. *Tholurna dissimilis* (Caliciaceae) confirmed as occurring in eastern North America. — *Opuscula Philolichenum.* 19: 1–8. http://sweetgum.nybg.org/imag-es3/3659/437/op19p1_19February2020.pdf
- Norman J.M. 1861a. Om en formeentlig ny Lavslaegt. — *Forhandlinger ved de Skandinaviske Naturforskere* Möde. 8: 726–727.
- Norman J.M. 1861b. Descriptio speciei novae lichenis. — *Flora (Regensburg).* 44: 409.
- Norrlin J.P. 1873. Öfversigt af Tonrea (Muonio) och angränsande delar af Kemi Lappmarkens mossor och lavar. — *Notiser ur Sällsk. pro Fauna et Flora Fennica Förhandlingar.* 13: 271–348.
- Østhaugen H. 1974. The macrolichens *Cladonia luteoalba* and *Tholurna dissimilis* new to Central Europe. — *Norwegian Journal of Botany.* 21: 161–164.
- Otto G.F. 1964. *Tholurna dissimilis* new to North America. — *The Bryologist.* 67(1): 73–75.
- [Roms] Ромс Е.Г. 1975. Сем. Caliciaceae. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л. С. 7–37.
- Tibell L. 1999. Calicioid lichens and fungi. — In: *T. Ahti* (eds). *Nordic Lichen Flora.* 1: 20–94.
- Vainio E.A. 1927. Lichenographica Fennica III. Coniocarpeae. — *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica.* 57: 1–138.

THOLURNA DISSIMILIS (CALICIACEAE, ASCOMYCOTA) IN RUSSIA**G. P. Urbanavichus**

*Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre RAS
Akademgorodok, 14a, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia
e-mail: g.urban@mail.ru*

Tholurna dissimilis, a rare corticolous dwarf fruticose lichen with a specific ecology, was discovered in Russia for the first time since 1936 in the Sallatunturi Ridge in the southwestern part of the Murmansk Region. *Tholurna* has a specialized ecology occurring in extremely exposed habitats, on decaying twigs in the uppermost parts of low spruce trees growing above the tree-line. Information on all early findings of *T. dissimilis* in the territory of Russia is provided. For the first time, a complete description of the species in Russian, its ecology and distribution in Russia and the world are presented.

Keywords: lichens, new finding, distribution, Murmansk Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was partly carried out within the framework of the State Research Program of the Kola Science Centre of RAS (no. AAAA-A18-118021490070-5).

REFERENCES

- Ahlner S. 1937. Flechten aus Nordfinland. — *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Bototanicae Fennicae "Vanamo"*. 9 (1): 1–47.
- Ahlner S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträds-lavar. — *Acta Phytogeogr, Suec.* 22: 1–257.
- Fadeeva M.A., Kravchenko A.V. 2015. The role of protected areas of the Karelian part of the Green Belt of Fennoscandia in the conservation of lichens. — In: *Problems of forest phytopathology and mycology. Proceeding of the 9th International Conference.* Minsk. P. 225–228 (In Russ.).
- Lynge B. 1921. *Studies on the Lichen Flora of Norway.* — Kristiania: I Kommission hos J. Dybwad. 252 p.
- McCarthy J.W., Clayden S.R., Ahti T. 2020. *Tholurna dissimilis* (Caliciaceae) confirmed as occurring in eastern North America. — *Opuscula Philolichenum.* 19: 1–8. http://sweetgum.nybg.org/imag-es3/3659/437/op19p1_19February2020.pdf
- Norman J.M. 1861a. Om en formeentlig ny Lavslaegt. — *Forhandlinger ved de Skandinaviske Naturforskere Møde.* 8: 726–727.
- Norman J.M. 1861b. Descriptio speciei novae lichenis. — *Flora (Regensburg).* 44: 409.
- Norrlin J.P. 1873. Öfversigt af Tonrea (Muonio) och angränsande delar af Kemi Lappmarkens mossor och lavar. — *Notiser ur Sällsk. pro Fauna et Flora Fennica Förhandlingar.* 13: 271–348.
- Østhagen H. 1974. The macrolichen *Cladonia luteoalba* and *Tholurna dissimilis* new to Central Europe. — *Norwegian Journal of Botany.* 21: 161–164.
- Otto G.F. 1964. *Tholurna dissimilis* new to North America. — *The Bryologist.* 67 (1): 73–75.
- Red Data Book of Republic Karelia. 2007. Petrozavodsk. 368 p. (In Russ.).
- Red Data Book of the Murmansk Region. 2014. Kemerovo. 584 p. (In Russ.).
- Roms E.G. 1975. Sem. Caliciaceae. [Fam. Caliciaceae]. — In: *Handbook of the lichens of the U.S.S.R.* Iss. 3. Leningrad. P. 7–37 (In Russ.).
- Tibell L. 1999. Calicioid lichens and fungi. — In: T. Ahti et al. (eds). *Nordic Lichen Flora.* 1: 20–94.
- Vainio E.A. 1927. *Lichenographica Fennica III. Coniocarpeae.* — *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica.* 57: 1–138.

FIRST RELIABLE RECORD OF *DIPHASIASTRUM ISSLERI* (LYCOPODIACEAE) IN SIBERIA

© 2021 г. Yu. A. Ivanenko

Saint Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, 199034, St. Petersburg, Russia
e-mail: st004902@spbu.ru, yury_ivan@mail.ru

Received August 18, 2020; Revised March 09, 2021; Accepted April 07, 2021

Diphasiastrum issleri (Lycopodiaceae) is a species of hybrid origin, and also considered to be an interspecific hybrid. *D. issleri* originated by hybridisation between two species widespread in the temperate regions of Eurasia and North America: *D. alpinum* and *D. complanatum*. Despite the significant overlap of the distributional ranges and partial overlap of ecological niches of the parental species, *D. issleri* has been so far reported mainly from the mountains of Central Europe. A few records from Siberia were based on incorrect identifications of herbarium collections of *D. alpinum* and *D. complanatum* s.lat. Here I describe a specimen of *D. issleri* from the Herbarium of the Botanical Museum of the University of Helsinki (H), collected in 1985 from the Altai Mountains and show that this is the first and only reliable record of this species from Siberia. A Table with a comparison of selected characters of three similar and often confused taxa – *D. alpinum*, *D. issleri*, and *D. complanatum* subsp. *hastulatum* – is presented.

Keywords: Lycopodiaceae, *Diphasiastrum*, hybridogeneous species, floristic novelty, Altai, Siberia

DOI: 10.31857/S0006813621070024

The genus *Diphasiastrum* Holub (Lycopodiaceae P. Beauv. ex Mirb.) contains 20–25 species distributed in the temperate zone of the Northern Hemisphere and in the mountain regions of the tropics and subtropics (Holub, 1975a; Bennert et al., 2011; PPG, 2016). *Diphasiastrum* is recognized by many modern plant taxonomists and other botanists (Ching, 1981; Jermy, 1993; Wagner, Beitel, 1993; Horn, 1997, 2006; Kukkonen, 2000; Zhang, Kung, 2000; Haines, Vining, 2003; Ivanenko, Tzvelev, 2004; Tikhomirov, 2004; Tzvelev, 2005; Pacyna, 2006; PPG, 2016), although some authors still include it in *Lycopodium* s.lat. (Øllgaard, 1987; Christenhusz, Zhang, Schneider, 2011; Christenhusz, Chase, 2014; Christenhusz, Byng, 2016; Criado et al., 2017). The recognition of *Diphasiastrum* as a separate clade within *Lycopodium* s.l. is supported by molecular data (Wikström, Kenrick, 2001).

Interspecific hybridization played an important role in the evolution of *Diphasiastrum*; hybrid origin has been proved or suggested for eight taxa (Wilce, 1965; Øllgaard, 1985; Aagaard et al., 2009a; Schnittler et al., 2019). The hybrid taxa are mostly homoploid, that is, they have the same diploid number of chromosomes as their parent species (Bennert et al., 2011), and this enables backcrossing and introgression gradually erasing the boundaries between parent and hybrid taxa. The presence of backcrossing and introgression

in the genus *Diphasiastrum* was identified in some studies (Aagaard et al., 2009b; Hanušová et al., 2014). This contradicts the findings of M. Schnittler et al. (2019), which analyzed chloroplast microsatellites, two nuclear markers and AFLP of six *Diphasiastrum* taxa from Central Europe – three species (*D. alpinum* (L.) Holub, *D. complanatum* (L.) Holub, *D. tristachyum* (Pursh) Holub) and three hybrids (*D. × issleri* (Rouy) Holub, *D. × oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, K. Horn et Bennert, *D. × zeileri* (Rouy) Holub). Schnittler et al. (2019) concluded that these *Diphasiastrum* hybrid taxa arise as a result of independent acts of crossing of parental species and subsequently do not reproduce sexually and asexually and do not form recent backcrosses, although ancient backcrosses of *D. alpinum* and *D. complanatum* were found. Such individuals are well distinguished from their parental species, reproduce vegetatively and occasionally by aposporia, but are interspecific hybrids, rather than species (Schnittler et al., 2019). Nevertheless, the sporophytes of *Diphasiastrum* hybrids are long-lived; these plants are common in nature and their relationship with the environment is the same as that of reproductively independent species. Here we treat hybrid taxa of the genus *Diphasiastrum* rather as species, not hybrids (cf., Damboldt, 1963; Holub, 1975a; Stoor et al., 1996; Horn, 1997, 2006; Ivanenko, Tzvelev, 2004; Criado et al., 2017).

Eight species of *Diphasiastrum*, including three species of hybrid origin, *D. issleri*, *D. zeileri*, and *D. takedae* Ivanenko, have been recorded from Russia (Ivanenko, Tzvelev, 2004; Ivanenko, 2006). The issue of species taxonomically close to *D. issleri* has been debated: some authors believed that *D. issleri* combined the traits of *D. alpinum* and *D. complanatum* (Lawalrée, 1957) and came from their hybridization (Damboldt, 1962), while others pointed to the fact that *D. issleri* was an intermediate form between *D. alpinum* and *D. tristachyum* (Domin, 1937) and proposed for it the hybrid formula $D. alpinum \times D. tristachyum$ (Wilce, 1965). J. Holub (1975b) noted that the type material of *D. issleri* collected in the Vosges Mountains (Alsace, France) combined the characteristics of *D. alpinum* and *D. complanatum*, which must be its parental species.

Diphasiastrum issleri is found in the mountains of Central Europe (in Austria, Hungary, Germany, Slovakia, the Czech Republic, Switzerland), is known in Western Europe (very rare in Belgium, grows in France in the Vosges, where the locus classicus is located, the Cévennes and the Ardennes), and is distributed in the north of Southern Europe (in northern Italy and Slovenia). In Northern Europe it is reported in the south of Poland (the Sudetenland and the Western Beskids), Norway, Ireland and the United Kingdom, from which it is known by old collections in England and Wales, and old and relatively recent finds in Scotland, and in the Khibiny Mountains of the Kola Peninsula, Russia) (Lawalrée, 1957; Wilce, 1965; Pacyna, 1972; Kramer, 1984; Jermy, 1989; Jessen, 1991; Kukkonen, 2000; Prelli, 2001; Hassler, Schmidt, 2012). In Eastern Europe it is found in the Ukrainian Carpathians (Pacyna, 1972; Protopopova, 1974; Felbaba-Klushina, Votkalchuk, 2015). There is one locality of this species in the Caucasus (Ivanenko, 1991) and one more site in the northeastern United States (Wilce, 1965).

Diphasiastrum issleri is the rarest hybrid species of *Diphasiastrum* in Russia. Indications of the presence of *D. issleri* in Kamchatka and on the Kola Peninsula in the vicinity of Lake Imandra (Ivanenko, 1991) were based on the incorrect identification of specimens, respectively of *D. takedae* and the northern form of *D. complanatum*. Until recently, *D. issleri* was reliably known from a single location in the Khibiny Mountains on the Kola Peninsula (Jessen, 1991). Identification of this plant was confirmed by pteridologists Dr. S. Rauschert and K. Horn.

Diphasiastrum alpinum and *D. complanatum* are found growing together in mountainous regions of the Asian part of Russia, from the Urals to the Sikhotealin, Dzhugdzhur, the Sredinny and Vostochny Ranges of Kamchatka. *D. alpinum* usually grows in alpine meadows and in the subalpine woodlands and at higher altitudes than *D. complanatum* which grows in the forest belt. However, there are intermediate

heights at which both species can meet and cross. For example, in the Tuva mountains *D. alpinum* grows at 1600–2300 m a.s.l., and *D. complanatum* at altitudes of 800–1800 m a.s.l. (Krasnoborov, 2007), so that both species overlap in the 1600–1800 m belt. Russian botanists noted the presence of *D. issleri* in Siberia, but these sightings were unconfirmed.

V.N. Siplivinsky (1973) described a new species *Diphasium hastulatum* Sipliv. from the Barguzinsky reserve (Republic of Buryatia) which, according to the author, arose as a result of hybridization between *Diphasium alpinum* (L.) Rothm. and *D. complanatum* (L.) Rothm. and combined the characteristics of both parental species. Siplivinsky shared the opinion of J. Wilce (1965) that *Lycopodium alpinum* L. and *L. tristachyum* Pursh were the parents of $L. \times issleri$ (Rouy) Domin and therefore, he did not consider *D. hastulatum* to be conspecific with *D. issleri* (Rouy) Holub.

Considering the facts and arguments in favor of the origin of *Diphasiastrum issleri* by means of hybridization between $D. alpinum \times D. complanatum$ some authors suggested that *Diphasium hastulatum* is conspecific with *Diphasiastrum issleri* (Holub, 1975b; Shmakov, Tikhonov, 2005; Dvořáková, 2012). However, a study of the type material of *Diphasium hastulatum* at the Komarov Botanical institute (LE) and its comparison with typical *Diphasiastrum issleri* specimens from Central Europe revealed that the taxon described by Siplivinsky is a deviating form of *D. complanatum*, morphologically transitional between *D. complanatum* subsp. *complanatum* and *D. complanatum* subsp. *montellii* (Kukkonen) Kukkonen (Ivanenko, 1991; Ivanenko, Tzvelev, 2004). It was therefore transferred to *D. complanatum* subsp. *hastulatum* (Sipliv.) Ivanenko et Tzvel. (Ivanenko, Tzvelev, 2004).

D.N. Shaulo was the first to report *Diphasiastrum \times issleri* from the Northern Baikal floristic region of Buryatia in the “Flora of Siberia” (Shaulo, 1988: 37). No synonym was given in the nomenclature quotation of $D. \times issleri$, but, given the data on the distribution of this hybrid, we can safely assume that Shaulo had in mind the location of *D. hastulatum*, considering this species and $D. \times issleri$ to be the same taxon.

I.M. Krasnoborov (2007) cited $D. \times issleri$ in the “Key to Plants of the Republic of Tyva” for the Todzhinsky meadow-taiga and East Tuva natural regions. Unfortunately, no images of $D. \times issleri$ and its morphological and locality details were provided.

A.I. Shmakov and D.V. Tikhonov (2005) mentioned *D. issleri* from the northern part of the Altai Mountains, but did not provide a map of its distribution in this region.

Later Krasnoborov (2012) included $D. \times issleri$ in his treatment of *Lycopodiaceae* for the “Key to plants of the Altai Republic” (Krasnoborov, 2012) presumably taking into account the data of Shmakov and Tikhonov (2005), but only indicating possibility of find-

ing this taxon in the botanical and geographical region of Northern Altai.

A.L. Ebel (2012) cited *D. × issleri* with a question mark in the “Synopsis of Flora of the North-West Part of the Altai-Sayan Province¹” following Shmakov and Tikhonov (2005), but suggested it might be *D. complanatum* subsp. *hastulatum*.

M.M. Silantyeva (2013: 23) cited *D. × issleri* in the “Synopsis of the flora of the Altai Territory” (2013) also following Shmakov and Tikhonov (2005), which is obvious from the nomenclature quotation of this taxon. This publication by Silantyeva exhausts, as far as we know, reports about the presence of *D. issleri* in Siberia.

The aim of our research is to clarify the distribution of *D. issleri* in Russia and describe reliable record of this species from Siberia.

MATERIALS AND METHODS

Collections of *Diphasiastrum* were studied in the Herbaria of the Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia (LE), the Botanical Museum of the University of Helsinki, Finland (H), the Natural History Museum at the University of Oslo, Norway (O), the I.M. Krasnoborov Herbarium of the Central Siberian Botanical Garden, Novosibirsk, Russia (NS), as well as collections of Dr. A.I. Shmakov (Barnaul, Russia) from Altai and our own collections of *D. issleri* made during botanical excursions in Austria in 2003 and Bavaria in 2016. Some specimens were measured and described.

Wilce (1965) concluded that the growth habit of the aerial shoot system, the height of the aerial shoot system, the width of the branchlets, the size and shape of the leaves and, to a lesser extent, the peduncle length are of taxonomic and diagnostic importance for the genus. Large parts of plants, such as whole aerial shoot systems, peduncles and strobili, were measured with millimeter ruler. All measurements of leaves and branchlets width were taken under different types of stereo microscope by dint of an ocular micrometer.

RESULTS AND DISCUSSION

We found the following two herbarium specimens in the I.M. Krasnoborov Herbarium of the Central Siberian Botanical Garden (NS) that were previously identified as *Diphasiastrum × issleri* and collected from the Tuva Republic: specimen NS 46: “Tuva Republic, Todzhinsky District, Azas Nature Reserve, ridge Ulug-Arga, the Kosh-Pesh river valley, northern slope, steepness of 15 degrees, fir-cedar sedge-green-moss forest, a grass-forbs degraded meadow, al. 1650 m a.s.l. 52°28' N, 97°47' E. 17 VII 1997,

D.N. Shaulo, I.D. Shaulo”, NS! and specimen NS 23: “Tuva Republic, Todzhinsky District, the Biy-Khem river valley, the mouth of the river Haral, a grass-forbs degraded meadow. 52°08' N, 96°41' E. 2 VII 1999, D.N. Shaulo”, NS! Dr. V.M. Doronkin, an employee of the Central Siberian Botanical Garden, confirmed that there are no additional specimens of *D. × issleri* in the I.M. Krasnoborov Herbarium except these two (pers. comm., February 25, 2020).

We identified specimen NS 46 as *D. alpinum* and specimen NS 23 as *D. complanatum*. We believe that the *D. × issleri* designation for the Tuva Republic was based on an incorrect identification of these two collections. The specimen “NS 23”, collected in the Todzhinsky administrative district was cited by Krasnoborov (2007) as found in Eastern Tuva natural region.

The three specimens provided by A.I. Shmakov and D.V. Tikhonov were labeled as “Russia, Khakassia Republic, Alan range, northeast branch of mts. Babik, slope of a southeast exposition, between boulders at the timberline, al. 1200–1300 m. a.s.l. 52°56' N, 91°23' E. 29 VII 2005, № 1531, A.I. Shmakov, M.G. Kutzev, S.A. Kostjukov, A.V. Vaganov”. The label of the fourth Shmakov’s specimen differs only in the number indicated as “№ 15316”. These four specimens were not identified previously, but it was assumed that they represent *D. issleri*. Our examination showed that these plants belong to *D. complanatum* subsp. *hastulatum*. This subspecies is poorly segregated from both *D. complanatum* subsp. *complanatum* and *D. complanatum* subsp. *montellii* (Ivanenko, Tzvelev, 2004: 108, 112). We confirm that *D. complanatum* subsp. *hastulatum* was indeed mistaken for *D. issleri*. Moreover, Tikhonov while visiting the Komarov Botanical Institute showed us several specimens from the Altai Mountains he believed to be *D. issleri*. In our opinion, all these specimens presented a form of *D. alpinum* with clearly flattened branches and weakly turned down lateral leaves, the alleged shade form of the species; some plants had strobili on short, less than 5 mm long, peduncles, and thus belonged to a quite rare, but well-known for this species, aberration (Wilce, 1965).

We found one specimen of *D. issleri* at the Botanical Museum of the University of Helsinki. It was collected during an expedition of Finnish botanists to the Altai Mountains (Fig. 1) in 1985. Pentti Alanko, a curator of the Botanical Garden of the University of Helsinki, was a member of the expedition; duplicates of specimens collected in Altai were given to him. The herbarium label of the specimen is as follows: “USSR, Gorno-Altayskaya Avtonomnaya Oblast, Onguday Area, Mt. Sarlyk (Coll. site pr. 27), alpine meadow near too limit of *Pinus sibirica*, al. 1750 m. a.s.l. 51°05' N, 85°42' E, 18 VIII 1985, № 53239a, H 1575428, Pentti Alanko, Arno Kasvi, Risto Murto, Jari Oksanen, Mirja Siuruainen”, H!

¹ It means the Altai-Sayan floristic province according to A.L. Takhtajan (1978).

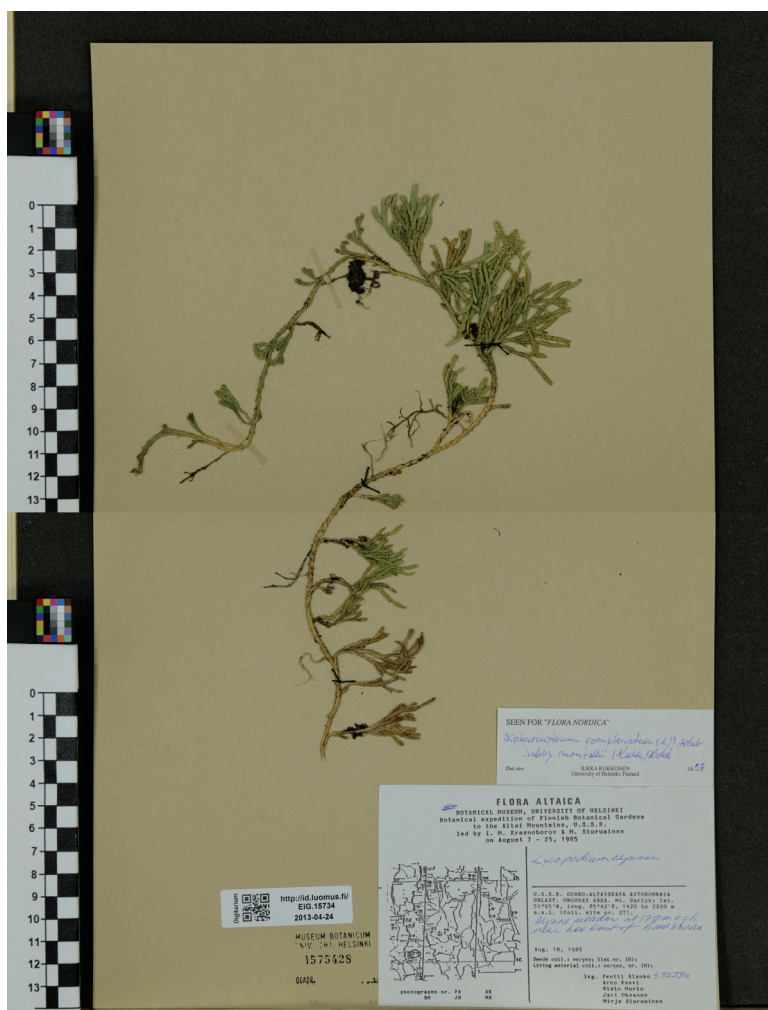


Fig. 1. Photo of the herbarium specimen of *Diphasiastrum issleri* from Mt. Sarlyk, Altai Mts., Siberia; courtesy of Dr. A.N. Sennikov (specimen kept in the Herbarium H).

The specimen H 1575428 was originally identified as *Lycopodium alpinum*, presumably by one of the collectors. In 1992 I. Kukkonen, an employee of the Botanical Museum of the University of Helsinki, studying the herbarium collections of Lycopodiaceae in order to treat this family for Flora Nordica, re-identified the sample collected in Altai as *D. complanatum* subsp. *montellii*. Our study of the Altai plant showed that, despite some similarities with *D. alpinum* or *D. complanatum* subsp. *montellii*, its most important diagnostic characters exactly correspond to *D. issleri*: lateral vegetative branchlets flattened, lower (ventral) leaves without petiole, deltoid, large, somewhat convex on abaxial side and appressed; lateral leaves with moderately broad not revolute or only slightly revolute leaf margin, with gradually tapering falcate or almost straight narrow triangle free blade; solitary strobili sessile or short pedunculated; the shape of sporophylls intermediate between “alpinum”-type and “complanatum”-type (see Wilce, 1965: 76–77, Fig. 14), with

cuneal decurrent base and broadly deltoid and gradually tapering or subovoid and abruptly tapering free blade. This specimen confirms the presence of *D. issleri* in Siberia and indicates the possibility of hybridization between *D. alpinum* and *D. complanatum* in a territory far removed from Central Europe, where the main part of the range of *D. issleri* is located.

Table 1 compares selected characters of *D. issleri* specimen from Mount Sarlyk with European *D. issleri* specimens (from Austria, Germany, Norway, Poland, the Czech Republic), European and North American *D. alpinum* plants, and type specimens of *D. complanatum* subsp. *hastulatum* from the Republic of Buryatia (Russia). The taxa for comparison were chosen on the basis of their distribution in the Altai and similarity with *D. issleri*. According to the data presented in Table 1, the plant from Mount Sarlyk has the same characteristics as with other samples of *D. issleri*, but has lower height of above-ground shoot systems with a strobil and the vegetative part of above-ground shoot

Table 1. Comparison of characters of *D. issleri*, *D. alpinum*, and *D. complanatum* subsp. *hastulatum*

Character	<i>D. issleri</i> from Sarlyk Mountain, Altai, Siberia; from 1 to 20 measurements were made, depending on character	<i>D. issleri</i> from Europe; from 26 to 270 measurements were made, depending on character	<i>D. alpinum</i> (according to Wilce, 1965: 130–131); data on “peduncle length” are our original ones	<i>D. complanatum</i> subsp. <i>hastulatum</i> (type collection); from 10 to 100 measurements were made, depending on character
Growth form	densely fasciculate or tufted green, the lower side of lateral vegetative branchlets is lighter than the upper	shrubby or almost arborescent green, the lower side of lateral vegetative branchlets is lighter than the upper	densely fasciculate or tufted bluish green, bluish tint is especially pronounced in young branchlets	densely fasciculate or shrubby green, the lower side of lateral vegetative branchlets is lighter than the upper
Height of aerial shoot systems including strobili (cm)	7.0–7.1	14.3 (9.1–24.0)	8.4 (6.0–14.0)	11.2 (8.0–17.0)
Height of the vegetative parts of the aerial shoot systems (cm)	5.2–5.6	12.3 (5.6–22.5)	6.7 (4.0–14.0)	9.8 (7.4–16.5)
Width of lateral vegetative branchlets (mm)	2.3 (1.7–2.8)	2.3 (1.4–3.7)	2.5 (1.8–4.0)	2.0 (1.4–2.7)
Lower (ventral) leaves of lateral vegetative branchlets free blades length (mm), and width (mm)	sessile, broadest at the base, triangle, somewhat convex on the abaxial side and adpressed; 1.8 (1.2–2.3) long, 0.65 (0.5–0.7) broad	sessile, broadest at the base, triangle, somewhat convex on the abaxial side and adpressed; 1.9 (1.2–3.2) long, 0.6 (0.4–1.3) broad	with petiole-like narrow bases, trowel-shaped with lanceolate free blades; free blades linear lanceolate, arcuate, deflected from the branchlets, but with the apices directed towards them in shade forms; 2.1 (1.3–3.3) long, 1.0 (0.6–1.3) broad	sessile, broadest at the base, triangle, flat on the abaxial side and adpressed; 1.4 (0.8–1.9) long, 0.6 (0.5–0.8) broad
Lateral leaves of lateral vegetative branchlets	the free blades moderately broad, narrowly triangle, directed forward or obliquely forward, the leaf margin not revolute or slightly revolute	the free blades moderately broad, narrowly triangle, directed forward or incurving, tapering towards acute apices, the leaf margin not revolute or slightly revolute	the free blades broad, triangle, with blunt apices directed forward or slightly curved towards the branchlet, the leaf margin usually revolute to rolled, but flat and spreading in shade forms	the free blades moderately broad, narrowly triangle, directed forward or slightly deflected from the branchlet, narrowing abruptly toward acute apices, the leaf margin not revolute or slightly revolute
Peduncles and strobili. Peduncle length (cm), Strobilus length (cm)	strobili solitary, sessile or pedunculated; 0.0–1.4; 1.3–1.4	strobili 1 (2), sessile or pedunculated; 0.2 (0.0–3.1); 2.4 (1.0–3.4)	strobili solitary, sessile, or short-pedunculated; 0.0–0.3; 1.3 (0.5–3.0)	strobili 1–2 (3) per peduncle, pedunculated or sessile; 0.9 (0.0–2.8); 1.8 (0.8–2.7)

systems, approaching *D. alpinum*. This can be explained by the more severe growing conditions of *D. issleri* in Altai in comparison with Europe.

Our results show that *D. issleri* can only be confirmed from a single Altai locality in Siberia. The rarity of this hybrid species in Asian Russia can be explained by the insufficient study of this vast region and its harsh climate. The opportunities for of gametophyte formation and sexual reproduction are likely limited in there, while the partial ecological isolation and comparative rarity of *D. alpinum* and *D. complanatum* in northern Asia reduce the likelihood of their joint occurrence and interspecific crosses. We consider the accidental dispersal of *D. issleri* spores from Europe or from the Caucasus to Altai as highly unlikely. The search for new sites of *D. issleri* in Altai, in other regions of Siberia, and in the Russian Far East should be continued.

Finally, we give the main synonyms of *Diphasiastrum issleri*, taking it at the rank of species:

Diphasiastrum issleri (Rouy) Holub, 1975, Preslia, 47, 2 : 108; Jessen, 1991, Farnblätter, 23 : 21. — *Lycopodium alpinum* race *issleri* Rouy, 1914, Fl. France, 14: 489. — *Lycopodium issleri* (Rouy) Domin, 1937, Věda Přír. 18 : 204. — *Lycopodium issleri* (Rouy) Lawalrée, 1957, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 90, 1 : 114, isonym. — *Lycopodium alpinum* subsp. *issleri* (Rouy) Chass., 1956, Fl. Auvergne, 1 : 3. — *Lycopodium complanatum* subsp. *issleri* (Rouy) Domin, 1937, Rozpr. Čes. Akad. Věd, Cl. Mat. Natur. 47, 19 : 25. — *Diphasiastrum issleri* (Rouy) Holub, 1960, Preslia, 32 : 432. — *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub subsp. *issleri* (Rouy) Jermy, 1989, Fern Gaz. 13, 5 : 260. — *Lycopodium alpinum* subsp. *kablikianum* Domin, 1937, Rozpr. Čes. Akad. Věd, Cl. Mat. Natur. 47, 19 : 13. — *Diphasiastrum issleri* subsp. *kablikianum* (Domin) T. Wraber, 1962, Bull. Scient. 7, 1–2 : 4. — *Diphasiastrum kablikianum* (Domin) Dostál, 1984, Folia Mus. Rer. Nat. Bohem. Occid., Bot. 21 : 3. — *Diphasiastrum complanatum* subsp. *kablikianum* (Domin) Eb. Fischer et Lobin, 1995, in W. Frey et al. Die Moos- und Farnpflanzen Europas, ed. 6 : 330. — *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub × *D. complanatum* (L.) Holub.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author thanks Dr. A.N. Sennikov (H, LE) and Dr. H. Väre (H) for their help in searching for herbarium specimens and procuring an image of the specimen requested. We thank Dipl.-Biol. K. Horn (Büro für angewandte Geobotanik und Landschaftsökologie, Dormitz, Germany), Apl. Prof. Dr. W.H. Bennert (Ruhr-Universität Bochum, Bochum, Germany), and Dr. R.L.L. Viane (General Co-ordinator of the Group of European Pteridologists, Ghent, Belgium) for inviting us to take part in botanical excursions in Austria, Italy, and Germany. The author thanks Dr. A.I. Shmakov (South-Siberian Botanical Garden, Russia) and D.V. Tikhonov (Barnaul, Russia) for providing herbarium specimens essential for the study and literature.

Advice from Dr. G.L. Gusarova (Natural History Museum of the University of Oslo, Norway) is highly appreciated. The author thanks Dr. V.M. Doronkin (Central Siberian Botanical Garden, Russia) for his help in checking data concerning herbarium collections from the I.M. Krasnoborov Herbarium (NS) and Dr. P. Kenrick (The Natural History Museum, Earth Sciences, London, Great Britain) for the article he shared with me. The author is grateful to Dr. I.V. Sokolova (Komarov Botanical Institute, Russia) for checking a draft version of the text, and PhD Candidate Michael Song (University of California, Berkeley, USA) for a careful editing of the manuscript. Constructive criticism of an earlier draft of this article by reviewer Dr. A.N. Sennikov (H, LE) and Dr. M. Potapova (Academy of Natural Sciences, Philadelphia, USA) is highly appreciated. The support of the curators of the herbaria at H, LE, NS, O is gratefully acknowledged.

REFERENCES

- Aagaard S.M.D., Vogel J.C., Wikström N. 2009a. Resolving maternal relationships in the clubmoss genus *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae). — Taxon. 58: 835–848. <https://doi.org/10.1002/tax.583012>
- Aagaard S.M.D., Greilhuber J., Vogel J.C., Wikström N. 2009b. Reticulate phylogenetic patterns in diploid European *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae). — In: Aagaard S.M.D. (ed.). Reticulate evolution in *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae). Uppsala University, Uppsala PhD thesis.
- Bennert H.W., Horn K., Kauth M., Fuchs J., Bisgaard Jakobsen I.S., Øllgaard B., Schnittler M., Steinberg M., Viane R. 2011. Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European *Diphasiastrum* taxa (Lycopodiaceae, Lycopphyta). — Ann. Bot. 108: 867–876. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr208>
- Ching R.-C. 1981. The taxonomy of Chinese Lycopodiaceae (sen. lat.) I. — Acta Bot. Yunnan. 3 (3): 1–9.
- Christenhusz M.J.M., Byng J.W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. — Phytotaxa. 261 (3): 201–217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Christenhusz M.J.M., Chase M.W. 2014. Trends and concepts in fern classification. — Ann. Bot. 113: 571–594. <https://doi.org/10.1093/aob/mct299>
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. — Phytotaxa. 19: 7–54. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.2>
- Criado G.M. et al. 2017. European Red List of Lycopods and Ferns. Brussels, Belgium: IUNC, iv + 59 p. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2017.ERL.1.en>
- Damboldt J. 1962. *Lycopodium issleri* in Bayern. — Ber. bayer. bot. Ges. 35: 20–22.
- Damboldt J. 1963. Zur Kenntnis der Flächen Bärlappe in Bayern. — Ber. Bayer. Bot. Ges. 36: 25–28.
- Domin K. 1937. On *Lycopodium Issleri* Rouy in Czechoslovakia and on the variability of our Lycopodia of the section *Heterophylla* Spring. — Bull. int. Acad. tchèque Sci. Cl. Sci. Math. Nat. Méd. 38: 131–138.

- Dvořáková K. 2012. Hybridizace a mikroevoluční vztahy u středoevropských zástupců rodu *Diphasiastrum* Holub. Diplomová práce. Praha. 79 s.
- Ebel A.L. 2012. Konspekt flory severo-zapadnoy chasti Altaye-Sayansky provintsii [Synopsis of Flora of the North-West Part of the Altai-Sayan Province]. – Kemerovo. 568 p. (In Russ.).
- Felbaba-Klushina L.M., Votkalchuk K.A. 2015. The state and prospects of preservation of some rare and relic species Lycopodiophyta at southern megaslope of the Ukrainian Carpathians (Transcarpathia). – Chornomors'k. bot. z. 11 (2): 138–145. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.112/1>
- Haines A., Vining Th.F. 2003. The families Huperziaceae and Lycopodiaceae of New England: A taxonomic and ecological reference. Bar Harbor (ME). 100 p.
- Hanušová K., Ekrt L., Vít P., Kolář F., Urfus T. 2014. Continuous morphological variation correlated with genome size indicates frequent introgressive hybridisation among *Diphasiastrum* species (Lycopodiaceae) in Central Europe. – PLoS ONE 9, e99552. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099552>
- Hassler M., Schmidt B. 2012. Checklist of ferns and lycophytes of the world. <https://worldplants.webarchiv.kit.edu/ferns/> (Accessed 15.08.2020).
- Holub J. 1975a. *Diphasiastrum*, a new genus in Lycopodiaceae. – Preslia. 47 (2): 97–110.
- Holub J. 1975b. Notes on some species of *Diphasiastrum*. – Preslia. 47 (3): 232–240.
- Horn K. 1997. Verbreitung, Ökologie und Gefährdung der Flachbärlappe (*Diphasiastrum* spp., Lycopodiaceae, Pteridophyta) in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen. 38. Hannover. 83 S. <https://doi.org/10.13140/2.1.4908.9287>
- Horn K. 2006. *Diphasiastrum* Holub. Flachbärlapp. – In: Flora von Thüringen. Die wildwachsenden Farn- und Blütenpflanzen Thüringens. Jena, Weissdorn-Verlag. S. 34–37.
- Ivanenko Yu.A. 1991. Problema gibridnogo proiskhozhdeniya *Diphasiastrum issleri* (Lycopodiaceae) i rasprostraneniye etogo vida v SSSR [A problem of the hybrid origin of *Diphasiastrum issleri* (Lycopodiaceae) and the distribution of this species in the USSR]. – Bulletin of Leningrad University. Ser. 3. 4: 28–31 (In Russ. with Engl. abstract).
- Ivanenko Yu.A. 2006. Sem. 2. Plaunovyie – Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb. [Fam. 2. Clubmoss Family – Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb.]. – In: Flora of the Russian Far East: Addenda and Corrigenda to “Vascular plants of the Soviet Far East” Vol. 1–8 (1985–1996). P. 16–22 (In Russ.).
- Ivanenko Yu.A., Tzvelev N.N. 2004. On the genus *Diphasiastrum* (Lycopodiaceae) in the Eastern Europe. – Bot. Zhurn. 89 (1): 100–113 (In Russ. with Engl. abstract).
- Jermy A.C. 1989. The history of *Diphasiastrum issleri* (Lycopodiaceae) in Britain and a review of its taxonomic status. – Fern Gazette. 13 (5): 257–265.
- Jermy A.C. 1993. *Diphasiastrum* J. Holub. – In: Flora Europaea. Ed. 2. Vol. 1. Cambridge. P. 4–5.
- Jessen S. 1991. Neue Angaben zur Pteridophytenflora Osteuropas. – Farnblätter. 23: 14–47.
- Kramer K.U. 1984. Gustav Hegi. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Dritte, völlig neubearbeitete Auflage. Band I, 1. Pteridophyta. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg. 310 S.
- Krasnoborov I.M. 2007. Sem. 1. Lycopodiaceae – Plaunovyie. [Fam. 1. Clubmoss Family – Lycopodiaceae]. – In: A key for identification of plants of the Tyva Republic. Novosibirsk: SB RAS. P. 46–48 (In Russ.).
- Krasnoborov I.M. 2012. Sem. 1. Lycopodiaceae – Plaunovyie. [Fam. 1 Club-moss Family – Lycopodiaceae]. – In: A key for identification of plants of the Altai Republic. Novosibirsk: SB RAS. P. 51–52 (In Russ.).
- Kukkonen I. 2000. Fam. Lycopodiaceae. – In: Flora Nordica. 1. Stockholm. P. 1–13.
- Lawalrée A. 1957. Un Lycopode ardennais méconnu, *Lycopodium issleri*. – Bull. Soc. Roy. bot. Belgique. 90: 109–120.
- Øllgaard B. 1985. Observations on the ecology of hybridisation in the clubmosses (Lycopodiaceae). – Proc. R. Soc. 86B: 245–251. <https://doi.org/10.1017/S0269727000008198>
- Øllgaard B. 1987. A revised classification of the Lycopodiaceae s.lat. – Opera Bot. 92: 153–178.
- Pacyna A. 1972. Polskie gatunki rodzaju *Diphasium* Presl. i ich rozmieszczenie w kraju. – Distribution of the genus *Diphasium* Presl. – Fragm. Florist. Geobot. Cracow. 18 (3–4): 309–341.
- Pacyna A. 2006. Taxonomic problems of the genus *Diphasiastrum* in Poland and Central Europe. – Botanical Guidebooks. 29: 7–26.
- PPG, 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – J. Syst. Evol. 54 (6): 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Prelli R. 2001. Les Fougères et les plantes alliées de France et d'Europe occidentale. Paris, Belin. 431 p.
- Protopopova V.V. 1974. Novi dlya Ukrainy vydy rodu *Diphasium* C. Presl [Species of the genus *Diphasium* C. Presl. new for the Ukraine]. – Ukr. bot. zhurn. 31 (6): 690–694 (In Ukr.).
- Schnittler M., Horn K., Kaufmann R., Rimgailė-Voicik R., Klahr A., Bog M., Fuchs J., Bennert H.W. 2019. Genetic diversity and hybrid formation in Central European club-mosses (*Diphasiastrum*, Lycopodiaceae) – New insights from cp microsatellites, two nuclear markers and AFLP. – Molec. Phylogen. Evol. 131: 181–192. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.11.001>
- Shaulo D.N. 1988. Semeystvo 1. Lycopodiaceae – Plaunovyie [Family 1. Lycopodiaceae – Clubmoss Family]. – In: Flora Siberiae: Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae. Novosibirsk. P. 32–37 (In Russ.).
- Shmakov A.I., Tikhonov D.V. 2005. Sem. 2. Lycopodiaceae – Plaunovyie [Fam. 2 Lycopodiaceae – Clubmoss Family]. – In: Flora Altaica. T. 1. Barnaul. P. 127–136 (In Russ. with Engl. preface and data on distribution).
- Silantyeva M.M. 2013. Konspekt flory Altayskogo kraja [Synopsis of the flora of the Altai Territory]. Ed. 2. Barnaul. 520 p. (In Russ.).

- Siplivinsky V.N. 1973. Notulae de flora Baicalensi, 1. — Novosti Syst. Vyssh. Rast. 10: 345–361 (In Russ.).
- Stoor A.M., Boudrie M., Jérôme C., Horn K., Bennert H.W. 1996. *Diphasiastrum oellgaardii* (Lycopodiaceae, Pteridophyta), a new lycopod species from Central Europe and France. — Feddes Repert. 107: 149–157. <https://doi.org/10.1002/fedr.19961070302>
- Takhtajan A.L. 1978. The Floristic Regions of the World. Leningrad. 248 p. (In Russ.).
- Tikhomirov Val.N. 2004. Kriticheskiye zametki o nekotorykh gruppakh vysshikh sporovykh rastenii flory Belarusi [Critical notes on some groups of higher cryptogams of Belorussian flora]. — Vestnik Belorussk. Gosud. Univ. Ser. 2. 3: 36–4. (In Russ. with Engl. abstract).
- Tzvelev N.N. 2005. Conspectus abbreviatus plantarum cryptogamicarum vascularium Europae Orientalis. — Novosti Syst. Vyssh. Rast. 37: 7–32 (In Russ.).
- Wagner W.H.Jr., Beitel J.M. 1993. Lycopodiaceae. — Flora of North America north of Mexico / FNA Editorial Committee (ed.). New York; Oxford. Vol. 2: 18–37.
- Wikström N., Kenrick P. 2001. Evolution of Lycopodiaceae (Lycopsidea): Estimating Divergence Times from rbcL Gene Sequences by Use of Nonparametric Rate Smoothing. — Molec. Phylogen. Evol. 19: 177–186. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0936>
- Wilce J.H. 1965. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium*. — Beih. Nova Hedwigia. 19: 1–233.
- Zhang L.B., Kung H.S. 2000. The reclassification of Lycopodiaceae (s. str.) in China. — Acta Phytotax. Sin. 38 (3): 266–275.

ПЕРВОЕ ДОСТОВЕРНОЕ СООБЩЕНИЕ О *DIPHASIASTRUM ISSLERI* (LYCOPODIACEAE) В СИБИРИ

Ю. А. Иваненко

Санкт-Петербургский государственный университет
 Университетская наб., 7/9, 199034, Санкт-Петербург, Россия
 e-mail: st004902@spbu.ru, yury_ivan@mail.ru

Diphasiastrum issleri (Lycopodiaceae) — это вид гибридного происхождения, который также рассматривается как межвидовой гибрид. *D. issleri* возник вследствие гибридизации между двумя видами, широко распространёнными в умеренных областях Евразии и Северной Америки: *D. alpinum* и *D. complanatum*. Несмотря на значительное перекрытие ареалов и частичное перекрытие экологических ниш родительских видов, *D. issleri* был до сих пор известен главным образом из гор Центральной Европы. Сообщения о наличии этого вида в Сибири были основаны на неверном определении гербарных сборов *D. alpinum* и *D. complanatum* s.lat. Здесь мы описываем гербарный образец *D. issleri* из Гербария Музея естественной истории Университета Хельсинки (Н), собранный в 1985 г. в горах Алтая, и объясняем, почему это первая и единственная достоверная находка данного вида из Сибири. Представлена таблица со сравнением по нескольким избранным признакам трёх похожих таксонов, которые нередко путают при определении: *D. alpinum*, *D. issleri* и *D. complanatum* subsp. *hashtulatum*.

Ключевые слова: Lycopodiaceae, *Diphasiastrum*, гибридогенные виды, флористические новинки, Алтай, Сибирь

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ (2010–2020 гг.)

© 2021 г. С. А. Шереметова^{1,*}, И. А. Хрусталева¹, А. Н. Куприянов¹,
Т. О. Стрельникова¹, Г. И. Яковлева¹, Е. Б. Роткина^{2,**}

¹ Институт экологии человека ФИЦ УУХ СО РАН
Ленинградский пр., 10, Кемерово 650065, Россия

² Кузбасская государственная сельскохозяйственная академия
ул. Марковцева, 5, Кемерово, 650056, Россия

*e-mail: ssheremetova@rambler.ru

**e-mail: k.rot@mail.ru

Поступила в редакцию 18.05.2020 г.

После доработки 01.04.2021 г.

Принята к публикации 07.04.2021 г.

В статье обобщены данные о находках 43 новых видов сосудистых растений за период с 2010 по 2020 г. для Кемеровской области. Из 16 видов, приводимых для области впервые, только 6 относятся к аборигенным. Все материалы хранятся в фондах Гербария Кузбасского ботанического сада (KUZ).

Ключевые слова: сосудистые растения, флористические находки, Кузбасс

DOI: 10.31857/S0006813621070073

Флористические исследования в Кемеровской области на протяжении более чем 300-летней своей истории (Kuminova, 1950; Krasnoborov, 2006; Sheremetova, Sheremetov, 2020) имели периоды как активного подъема, так и относительного застоя. Благодаря инициативе ученых Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН с участием ботаников Кемеровского и Томского университетов к 2001 г. был подготовлен “Определитель растений Кемеровской области”, обобщивший сведения, накопленные в Кузбассе к концу XX в. (Opredelitel’..., 2001). В дальнейшем исследования, проводимые сотрудниками Кузбасского ботанического сада, позволили сделать многочисленные находки новых для области видов. Накопившиеся к 2011 г. данные были опубликованы в статье “Дополнение к флоре Кемеровской области за последние 10 лет (2001–2010 гг.)” (Sheremetova et al., 2011). В данной статье был сделан обзор публикаций, содержащих сведения о флористических находках для Кузбасса за указанный период, включающий 103 вида, впервые отмеченных для региона после выхода “Определителя...” (Opredelitel’..., 2001) и приведены данные о находках 33 новых для области видов.

Следующее десятилетие (2010–2020 гг.) можно отнести к периодам активных флористических исследований, которые дополнили флору области новыми находками. В связи с разрозненно-

стью публикаций и сложностью учета всех данных, полученных за время исследований, в данной работе мы также приводим не только публикацию новых видов для Кузбасса, но и обобщаем всю информацию, накопленную к этому моменту. Настоящая статья является логическим продолжением первого сообщения (Sheremetova et al., 2011) и объединяет данные о флористических находках в Кузбассе, сделанные к 2020 г.

Новые виды, отмеченные для Кемеровской области как находки, и опубликованные к 2020 г. (адвентивные виды помечены символом – “*“):

**Amelanchier spicata* (Lam.): Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Aquilegia vulgaris* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Aster novi-belgii* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Bellis perrenis* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Bidens frondosa* L.: Sheremetova, Sheremetov, 2019.

**Campanula latifolia* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012.

**Cerasus vulgaris* Mill.: Ebel, 2012; ошибочно приводится как *C. avium* (L.) Moench (Kupriyanov, Lazarev, 2012).

Cystopteris sudetica A. Brown et Milde: Ebel, 2012; А.Л. Эбель указывает как очень редкое растение для Горной Шории и как редкое для Салаирского кряжа и северного района Кузнецкого Алатау; для Гурьевского района приводится конкретное местонахождение (Kechaikin et al., 2017).

Dactylorhiza ochroleuca (Wustn. ex Boll.) Holub: Filippov, 2014.

Dactylorhiza sibirica Efimov: Efimov et al., 2016. Образцы, хранящиеся в Гербарии Кузбасского ботанического сада, были просмотрены и переопределены П.Г. Ефимовым в 2020 г. В результате проведенной инвентаризации в коллекции Гербария KUZ на настоящий момент насчитывается 66 листов этого вида. Пальчатокоренник сибирский встречается на сырых лугах вдоль рек и ручьев, довольно часто произрастает в сырых канавах вдоль дорог, отмечены и местонахождения на отвалах угольных разрезов. Сборы охватывают практически всю территорию Кемеровской области. Максимальное число местонахождений отмечено для Кузнецкого Алатау и Кузнецкой котловины.

**Euphorbia stricta* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012. При первом упоминании о находке в Кемеровской области неверно процитирована ссылка на литературный источник распространения в России. На самом деле этот однолетник распространен по долинам, оврагам, зарослям кустарников, пашням, обочинам дорог, преимущественно на сильногумусных (жирных) почвах и как сорное в Молдавии, Запорожье, Крыму (Taliev, 1949), на Кавказе, в Средней Азии, Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье, в качестве заносного в Северной Америке (Prokhanov, 1949).

**Fragaria × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier: Ebel, 2012.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze: образец, хранящийся в Гербарии KUZ под неверным определением *Liparis loeselii*, был переопределен П.Г. Ефимовым (Efimov et al., 2020).

**Helianthus tuberosus* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

Hesperis pseudonivea Tzvel.: А.Л. Эбелем (Ebel, 2012) приводится в качестве подвида *Hesperis sibirica* subsp. *pseudonivea* (Tzvel.) A.L. Ebel для Кузнецкого Алатау.

Krascheninnikovia ceratoides (L.) Gueldenst. в Определителе растений Кемеровской области (2001) вид указывается без конкретных местонахождений как довольно редко встречающийся в Кузнецкой котловине, впервые приводится единственное достоверно известное местонахождение: Sheremetova, Rotkina, 2018.

**Lysimachia punctata* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Mentha × piperita* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Papaver rhoeas* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Phaceolus vulgaris* L.: Kupriyanov, Lazarev, 2012.

**Phalaroides japonica* (Steud.) Czerep.: Kupriyanov, Lazarev, 2012.

Polygonum rectum (Chrtek) H. Scholz: Tupitsyna, 2011.

**Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Populus suaveolens* Fisch.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

**Silene dichotoma* Ehrh.: Ebel, 2012; при первом упоминании вида для Кемеровской области нет детальных сведений о конкретном местонахождении. В фондах Гербария KUZ хранятся следующие образцы: Прокопьевский район, г. Киселевск, разрез Коксовый, отвалы, рекультивированные площади. 14 IX 2010. Т.О. Стрельникова (КЕМ 18921); Кемеровский район, г. Кемерово. Обочина детской ж/д. 26 IX 2011. А.Л. Эбель (КЕМ 01401–01407).

**Xanthoxalis stricta* (L.) Small.: Kupriyanov, Lazarev, 2012; Ebel, 2012.

Таким образом за период с 2010 по 2020 гг. были опубликованы данные о 27 новых для Кузбасса видах сосудистых растений. Из них 7 видов являются аборигенными, а подавляющее большинство (20) – адвентивными. Многие виды исследователи упускали при публикации флористических сводок, относя их к культивируемым растениям. Но, как показывают наблюдения, приведенные виды отмечаются за пределами мест выращивания. Большая часть из них способна длительное время сохраняться в ценозах, формирующихся на заброшенных садовых участках (*Amelanchier spicata*, *Aquilegia vulgaris*, *Aster novibelgii*, *Bellis perrenis*, *Cerasus vulgaris*), или могут внедряться в состав нарушенных естественных сообществ (*Helianthus tuberosus*), или способны к самовозобновлению на мусорных местах вне культуры (*Phaceolus vulgaris* и др.). Три вида появились на территории области в последнее время (начало XXI в.) и они имеют тенденцию к дальнейшему распространению (*Bidens frondosa*, *Silene dichotoma*, *Xanthoxalis stricta*).

НОВЫЕ (РАНЕЕ НЕ ОПУБЛИКОВАННЫЕ) ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Для каждого образца приведен порядковый номер отдела Гербария KUZ – Кемеровская область (КЕМ).

**Amaranthus powellii* S. Wats. – Кемеровский район, г. Кемерово, кучи растительного мусора. Единичные экземпляры. 55.3574543° с.ш., 86.1785861° в.д. 20 IX 2018. А.Н. Куприянов (КЕМ 19779–19781).

Для Западной Сибири этот заносной вид впервые был найден в г. Томске А.Л. Эбелем (Ebel, 2007) на железнодорожной насыпи.

**Anthemis ruthenica* M. Bieb. – Беловский район, окр. с. Каракан, окр. обогатительной фабрики Каскад-2, участок рекультивации (после разбрасывания травяной смеси). 54.384972° с.ш., 86.775929° в.д. 26 VII 2017. Т.О. Стрельникова, И.А. Хрусталева (КЕМ 16482).

Вид собран однажды на участке рекультивации на отвале. В последующие годы на этом участке уже не был найден. Европейско-кавказский вид, распространенный в степной и отчасти лесостепной зонах. Отмечался как заносное для Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) (Tzvelev, 2000). Имеются сведения о нахождении этого вида в Челябинской области (Kulikov, 2010), на Дальнем Востоке (Konspekt..., 2012). В Западной Сибири указан для Новосибирской области (Verkhovina et al., 2020).

Artemisia schrenkiana Ledeb. – Промышленновский район, окр. с. Пушкино, долина речки Сухая. Солонцеватый луг, возле дороги. 54.7521179° с.ш., 85.4907396° в.д. 09 IX 2010. А.Н. Куприянов (КЕМ 19775–19778).

Самая северная точка в Западной Сибири, оторванная от основного ареала.

**Beta vulgaris* L. – Кемеровская область, г. Кемерово, район Шалготарьян. На остатках растительного мусора. 55.3574543° с.ш., 86.1785861° в.д. 07 X 2018. А.Н. Куприянов (КЕМ 19775).

Выращивается в культуре в качестве овощного растения. Для Западной Сибири отмечено на свалках и по обочинам дорог (Ebel, 2012).

**Echinochloa occidentalis* (Wiegand) Rydb. – Кемеровский район, окр. г. Кемерово. 55.3574543° с.ш., 86.1785861° в.д. 05 VI 2002, Т.Е. Буко, Е.А. Кузьмина, О.В. Барышева (КЕМ 01588); там же, 18 VII 2003, С.А. Шереметова (КЕМ 01586); Ленинск-Кузнецкий район, 1 км к северу от с. Чусовитино. 54.8489165° с.ш., 86.335349° в.д. 20 VI 2006, Т.Е. Буко, Г.И. Яковлева (КЕМ 01589); Новокузнецкий район, Кузнецкий Алатау, Красногорский угольный разрез. 53.69812932° с.ш., 87.98615456° в.д. 19 VIII 2007, А.Н. Куприянов, Т.О. Стрельникова,

Ю.А. Манаков (КЕМ 15263); г. Кемерово, микрорайон Серебрянный Бор. Пустырь. 55.4025783° с.ш., 86.129294° в.д. 15 VII 2016. А.Н. Куприянов (КЕМ 19772).

Как правило, встречается по обочинам полей, отвалам угольных разрезов, обочинам технологических дорог, на залежах. В Западной Сибири вид указан для Томска (Ebel, 2012) и Алтайского заповедника (Zolotukhin, 1983).

Elymus viridiglumis (Nevski) Czer. – Таштагольский район, окр. с. Усть-Кабырза, Разнотравно-злаковые луга вдоль р. Пызас. 52.822539° с.ш., 88.3907526° в.д. 07 VII 2008. Е.И. Денисова, Т.А. Платонова (КЕМ 08026); там же. 10 VII 2008. А.Н. Куприянов (КЕМ 08027).

Отмечено, что ареал вида состоит из 3 фрагментов: Средний и Южный Урал, Казахский мелкосопочник (Каркаралинские горы) и юг Западно-Сибирской равнины (Krasnaya..., 2017). В Западной Сибири приводится для Мариинско-Чулымской тайги в Томской области, а указанное местонахождение расположено значительно южнее и относится к территории Горной Шории.

Epilobium nervosum Boiss. et Buhse – Беловский район, Караканский хребет, подножие с-в склона, берег ручья. Сырой луг. 55.358650° с.ш., 86.135968° в.д. 20 VII 2012. А.Н. Куприянов (КЕМ 15917); Кемеровский район, г. Кемерово, Ленинский район, окр. детской железной дороги в районе ул. Терешковой. Территория автомойки. 55.3594031° с.ш. 86.1363298° в.д. 06 IX 2017. С.А. Шереметова, И.А. Хрусталева (КЕМ 16464).

Н.В. Власова (1996) предполагает, что на территории Красноярского края вид является заносным. М.М. Силантьева (Silantyeva, 2006) для Алтайского края, А.Л. Эбель (Ebel, 2012) для Республики Алтай считают этот вид абorigineм. В Кемеровской области требуются дальнейшие исследования для определения статуса вида.

**Euphorbia cyparissias* L. – Кемеровский район, г. Кемерово, газон. 55.4045998° с.ш., 86.1225197° в.д. 08 VI 2015. А.Н. Куприянов (КЕМ 19758).

Выращивается в качестве декоративного растения, но изредка встречается за пределами мест культивирования, например, в Новосибирской области (Shaulo, Zyкова 2013).

Euphorbia microcarpa (Prokh.) Kryl. – Промышленновский район, окр. с. Шипицино, луговая степь. 54.8911681° с.ш., 85.1992743° в.д. 30 V 2011. С.А. Шереметова, Т.Е. Буко, А.Л. Эбель, Н.Н. Лашинский (КЕМ 18885).

Самая северо-западная точка из известных местонахождений данного вида (Baikov, 2007).

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. – Новокузнецкий район, окр. п. Киржацкий, верховья р. Кундель. Пойма. 53.42281° с.ш., 87.48182° в.д. 22 VI 2018. Т.О. Стрельникова (КЕМ 19767–

19768); Новокузнецкий район, окр. п. Киржацкий, у базы. Берег р. Большой Таз. 53.2524° с.ш., 87.2959° в.д. 21 VI 2018. Т. О. Стрельникова (КЕМ 19769–19771).

В Западной Сибири приводится для Тюменской, Курганской и Омской областей (Peshkova, 1990).

Hypericum maculatum Crantz — Чебулинский район, окр. с. Чумай, Бухтай. Галечник. 55.7546359° с.ш., 87.8161623° в.д. 07 VII 2011. А. Н. Куприянов, Е. Башкирцева (КЕМ 06242).

Предполагаем, что возможно обнаружение новых точек этого вида в северных и северо-восточных районах области, т.к. вид указывается как обычный для северо-восточного района Колывань-Томского плато (Ebel, 2012).

**Medicago romanica* Prodan — Промышленновский район, окр. с. Катлышино, Федоровские озера в долине р. Исток, солонцеватый луг. 54.823056° с.ш., 85.152500° в.д. 09 IX 2010. А.Н. Куприянов (КЕМ 13840).

В настоящее время это местонахождение ограничивает северо-восточную часть ареала вида.

**Oberna schottiana* (Schur) Tzvelev — Кемеровский район, г. Кемерово, район Шалготарьян. Территория Кузбасского ботанического сада. 55.36579559° с.ш., 86.19261503° в.д. 09 VIII 2014. А.Н. Куприянов (КЕМ 19782–19783).

Обычно *O. schottiana* объединяли с европейским видом *O. czerei* (Baumg.) Ikonn., от которого он отличается менее крупными размерами, менее вздутой (особенно при плодах) чашечкой, более густым соцветием и семенами со столбиковидно удлиненными бугорками (Tzvelev, 2004). Европейский вид, который в последние десятилетия был найден на Урале и в Казахстане (Kulikov, 2010; Ebel et al., 2015).

**Papaver setigerum* DC. — Прокопьевский район, г. Киселевск, разрез Коксовый, отвалы, рекультивированные площади. 53.97082986° с.ш., 86.62256241° в.д. 14 IX 2010. Т.О. Стрельникова (КЕМ 18906).

На территорию Кемеровской области вид, возможно, попал с семенами культурных растений, использовавшихся при рекультивации, до момента обнаружения несколько лет возобновлялся в месте заноса самосевом.

**Pyrethrum parthenium* (L.) Smith — Кемеровский район, г. Камерово, пр. Октябрьский, заброшенный газон. 55.3555296° с.ш., 86.1654387° в.д. 28 IX 2012. А.Н. Куприянов (КЕМ 14852).

В Западной Сибири приводится как дичающий из культуры вид для Томской (окр. г. Томска) (Ebel, 2012) и Новосибирской (Академгородок г. Новосибирск) областей (Shaulo, Zyкова, 2013).

**Sorghum sudanense* (Piper) Stapf — Ленинск-Кузнецкий район, окр. г. Ленинск-Кузнецкий. 54.6852101° с.ш.; 86.2457007° в.д. 01 IX 2008. А. Н. Куприянов (КЕМ 14317); Кемеровский район, г. Кемерово, жилой комплекс “Серебряный бор”. Пустырь. 55.4025783° с.ш., 86.129294° в.д. 01 IX 2016. А.Н. Куприянов (КЕМ 19774); там же 20 IX 2016. А.Н. Куприянов (КЕМ 19773).

На юге Западной Сибири вид найден в Алтайском крае (Khrustaleva, 2000; Zhikhareva, Silantjeva, 2003) и в окр. г. Томска (Ebel, 2012).

Из 16 видов, приведенных в данной работе впервые для территории Кемеровской области, 10 относятся к заносным. Из 6 аборигенных видов не все были отмечены исследователями в последние годы. Они появились в списке в результате проводимой инвентаризации фондов при подготовке к оцифровке коллекций Гербария Кузбасского ботанического сада (КУЗ).

Анализируя перечень видов, добавленных к списку сосудистых растений Кузбасса за последнее десятилетие, необходимо отметить нарастание доли адвентивных растений. Из 43 перечисленных видов большая часть (30) относится к заносным и только 13 к аборигенным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за ценные консультации и участие в экспедиционных исследованиях А.Л. Эбеля и Н.Н. Лашинского.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-44-420007 р_а. Сбор материалов осуществлялся в рамках государственного задания по теме “Оценка состояния и охрана флористического разнообразия под влиянием антропогенных и техногенных факторов *in situ* и *ex situ*”, регистрационный № АААА-А17-117041410053.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Baikov] Байков К.С. 2007. Молочай Северной Азии. Новосибирск. 362 с.
- [Ebel] Эбель А.Л. 2007. Новые находки адвентивных растений в Томской области. — Бот. журн. 92 (5): 764–774.
- [Ebel] Эбель А.Л. 2012. Конспект флоры Северо-Западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово. 568 с.

- Ebel A.L., Kupriyanov A.N., Khrustaleva I.A., Pyak A.I., Gudkova P.D., Marcin Nobis. 2015. New records to the vascular flora of Kazakhstan (Central Asia). — *Polish Botanical Journal*. 60 (2): 191–195.
- Efimov P.G., Philippov E.G., Krivenko D.A. 2016. Allopolyploid speciation in Siberian *Dactylorhiza* (Orchidaceae, Orchidoideae). — *Phytotaxa*. 258 (2): 101–120. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.258.2.1>
- [Efimov et al.] Ефимов П.Г., Литвинская С.А., Шереметова С.А., Пушай Е.С., Кожин М.Н. 2020. Новые данные о распространении видов семейства Orchidaceae для некоторых регионов России (2). — *Бот. журн.* 105 (10): 1010–1014. <https://doi.org/10.31857/S0006813620100038>
- [Filippov] Филиппов Е.Г. 2014. К вопросу о распространении *Dactylorhiza ochroleuca* (Wustn. ex Boll.) Holub в России. — В кн.: Материалы XIII Международ. науч.-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии”. Барнаул. С. 251–252.
- [Kechaikin et al.] Кечайкин А.А., Смирнов С.В., Шмаков А.И., Шалимов А.П., Ваганов А.В., Баткин А.А., Скапцов М.В., Куцев М.Г., Шауло Д.Н., Мацюра А.В. 2017. Дополнение к флоре Алтая. III. — *Ukrainian Journal of Ecology*. 7 (2): 165–172.
- [Khrustaleva] Хрусталева И.А. 2000. Конспект флоры Кулунды. — В кн.: Ботан. иссл. Сибири и Казахстана. 6: 58–93.
- [Конспект...] Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. 2012. Новосибирск. 640 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Челябинской области: Животные. Растения. Грибы. 2017. М. 504 с.
- [Krasnobogov] Красноборов И.М. 2006. Исследователи флоры Кемеровской области. — В кн.: Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 12: 134–147.
- [Kulikov] Куликов П.В. 2010. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург. 969 с.
- [Kuminova] Кумина А.В. 1950. Растительность Кемеровской области. Новосибирск. 167 с.
- [Kupriyanov, Lazarev] Куприянов А.Н., Лазарев К.С. 2012. Новые и редкие виды во флоре Кемерово. — *Бюлл. Гл. бот. сада*. 198 (3): 30–34.
- [Opredelitel'...] Определитель растений Кемеровской области. 2001. Новосибирск. 477 с.
- [Peshkova] Пешкова Г.А. 1990. *Glyceria* R.Br. — Манник. — В кн.: Флора Сибири. Роасеае (Gramineae). Т. 2. Новосибирск. С. 212–215.
- [Prokhanov] Проханов Я.И. 1949. Род молочай — *Euphorbia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 14. М.-Л. С. 304–495.
- [Shauro, Zyukova] Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю. 2013. Находки адвентивных видов в Новосибирской области. — *Растительный мир Азиатской России*. 1 (11): 37–43.
- [Sheremetova et al.] Шереметова С.А., Эбель А.Л., Буко Т.Е. 2011. Дополнение к флоре Кемеровской области за последние 10 лет (2001–2010 гг.). — *Turczaninowia*. 14 (1): 65–74.
- [Sheremetova, Rot'kina] Шереметова С.А., Роткина Е.Б. 2018. Редкие виды степных сообществ Кемеровской области. — В кн.: Науч. ст. по материалам XVII Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии”. Барнаул. С. 162–166.
- [Sheremetova, Sheremetov] Шереметова С.А., Шереметов Р.Т. 2019. Новая находка синантропного вида *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) в Сибири. — Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского гос. ун-та. Томск. 119: 44–50.
- [Sheremetova, Sheremetov] Шереметова С.А., Шереметов Р.Т. 2020. Бассейн реки Томь (флористические и физико-географические особенности). Новосибирск. 323 с. <https://doi.org/10.17223/20764103.119.5>
- [Silantyeva] Силантьева М.М. 2006. Конспект флоры Алтайского края. Барнаул. 392 с.
- [Taliev] Талиев В.И. 1949. Определитель высших растений европейской части СССР. М. 342 с.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). СПб. 782 с.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2004. Род Хлопушка — *Oberna* Adams. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 11. М. — СПб. С. 229–233.
- [Tupitsyna] Тупицына Н.Н. 2011. Дополнение к флоре Сибири (Polygonaceae Juss.). — *Turczaninowia*. 14 (1): 55–58.
- Verkhovina A.V., Chernysheva O.A., Ebel A.L., Erst A.S., Dorofeev N.V., Dorofeyev V.I., Grebenjuk A.V., Grigorjevskaja A.Ya., Guseinova Z.A., Ivanova A.V., Kharugin A.A., Korolyuk A.Yu., Korznikov K.A., Kuzmin I.V., Mallaliev M.M., Murashko V.V., Murtagaliev R.A., Popova K.B., Safronova I.N., Saksonov S.V., Sarajeva L.I., Senator S.A., Troshkina V.I., Vasjukov V.M., Wang W., Xiangv K., Zibzeev E.G., Zolotov D.V., Zyukova E.Yu. & Krivenko D. A. 2020. Findings to the flora of Russia and adjacent countries New national and regional vascular plant records, 2. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 9 (1): 139–154. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09115>
- [Vlasova] Власова Н.В. 1996. Семейство Onagraceae — Кипрейные. — В кн.: Флора Сибири. Роасеае (Geraniaceae — Cornaceae). Т. 10. Новосибирск. С. 106–120.
- [Zhikhareva, Silantyeva] Жихарева О.Н., Силантьева М.М. 2003. Конспект флоры северных предгорий Алтая. — Флора и растительность Алтая. 8: 5–109.
- [Zolotukhin] Золотухин Н.И. 1983. Адвентивные растения на территории Алтайского заповедника. — *Бот. журн.* 68 (11): 1528–1533.

ADDITIONS TO THE FLORA OF KEMEROVO REGION (2010–2020)

S. A. Sheremetova^{a, #}, I. A. Khrustaleva^a, A. N. Kupriyanov^a,
T. O. Strelnikova^a, G. I. Yakovleva^a, and E. B. Rotkina^{b, ##}^a Institute of Human Ecology SB RAS
Leningradskiy Ave., 10, Kemerovo, 650065, Russia^b FSBEI HE Kemerovo State Agricultural Institute
Markovtseva Str., 5, Kemerovo, 650056, Russia[#]e-mail: ssheremetova@rambler.ru^{##}e-mail: k.rot@mail.ru

The article summarizes data on 43 new species of vascular plants, discovered over the past decade (2010 to 2020) in the Kemerovo Region. 16 species were recorded in the region for the first time, only 6 of them are native. All the materials are stored in the collections of the Kuzbass Botanical Garden Herbarium (KUZ).

Keywords: vascular plants, floristic finds, Kuzbass Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to A.L. Ebel and N.N. Lashchinskiy for valuable advice and participation in field research.

The reported study was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research, research project № 20-44-420007 p_a. The collection of materials was carried out within the framework of the state assignment “Assessment of the state and characteristics of the floristic variety under the influence of anthropogenic and technogenic factors *in situ* and *ex situ*”, № AAAA-A17-117041410053.

REFERENCES

- Baikov K.S. 2007. Molochai Severnoy Azii [*Euphorbia* from North Asia]. Novosibirsk. 362 p. (In Russ.).
- Ebel A.L., Kupriyanov A.N., Khrustaleva I.A., Pyak A.I., Gudkova P.D., Marcin Nobis. 2015. New records to the vascular flora of Kazakhstan (Central Asia). – Polish Botanical Journal. 60 (2): 191–195.
- Ebel A.L. 2007. New records of adventive plants in the Tomsk region. – Bot. Zhurn. 92 (5): 764–774 (In Russ.).
- Ebel A.L. 2012. Konspekt flory Severo-Zapadnoi chasti Altae-Sayanskoi provintsyi [The Conspectus of the flora of the North-West part of Altae-Sayan province]. Kemerovo. 568 p. (In Russ.).
- Efimov P.G., Philippov E.G., Krivenko D.A. 2016. Allopolyploid speciation in Siberian *Dactylorhiza* (Orchidaceae, Orchidoideae). – Phytotaxa. 258 (2): 101–120. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.258.2.1>
- Efimov P.G., Litvinskaya S.A., Sheremetova S.A., Pushai E.S., Kozhin M.N. 2020. New data on distribution of Orchidaceae speciosin several regions of Russia (2). – Bot. Zhurn. 105 (10): 1010–1014 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620100038>
- Filippov E.G. 2014. On the question of *Dactylorhiza ochroleuca* (Wustn. ex Boll.) Holub in Russia. – Proceeding of the 13th International Scientific and Practical Conference “Problems of Botany of South Siberia and Mongolia”. Barnaul. P. 251–252 (In Russ.).
- Kechaikin A.A., Smirnov S.V., Shmakov A.I., Shalimov A.P., Vaganov A.V., Batkin A.A., Skaptsov M.V., Kutsev M.G., Shaulo D.N., Matsyura A.V. 2017. Addition to the flora of Altai. – Ukrainian Journal of Ecology. 7 (2): 165–172 (In Russ.).
- Khrustaleva I.A. 2000. The check-list of flora of Kulunda. – Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana. 6: 58–93 (In Russ.).
- Konspekt flory Aziatskoy Rossii: Sosudistye rasteniya. 2012. [Abstract of the flora of Asian Russia: Vascular plants.]. Novosibirsk. 640 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Chelyabinskoi oblasti 2017. [Red Book of Chelyabinsk region: Animals. Plants. Mushrooms]. Moscow. 504 p. (In Russ.).
- Krasnoborov I.M. 2006. The flora’s investigators of Kemerovo region. – Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana. 12: 134–147 (In Russ.).
- Kulikov P.V. 2010. Opredelitel’ sosudistyx rasteniy Chelyabinskoy oblasti [Key to vascular plants of the Chelyabinsk region]. Ekaterinburg. 969 p. (In Russ.).
- Kuminova A.V. 1950. Rastitelnost’ Kemerovskoy oblasti. [Vegetation of the Kemerovo region]. Novosibirsk. 167 p. (In Russ.).
- Kupriyanov A.N., Lazarev K.S. 2012. New and rare species for the flora of Kemerovo. – Byulleten’ Glavnogo Botanicheskogo Sada. 198 (3): 30–34 (In Russ.).
- Opredelitel’ rasteniy Kemerovskoy oblasti. 2001. [Key to vascular plants of the Kemerovo region]. Novosibirsk. 477 p. (In Russ.).
- Peshkova G.A. 1990. *Glyceria* R.Br. – Mannik. – In: Flora Siberia. Poaceae (Gramineae). T. 2. Novosibirsk. P. 212–215 (In Russ.).
- Prokhanov Ya.I. 1949. Rod Molochay – *Euphorbia* L. – In: Flora SSSR. T. 14. Moscow; Leningrad. P. 304–495 (In Russ.).
- Shaulo D.N., Zykova E.Yu. 2013. Findings of adventive species in the Novosibirsk Oblast’. – Rastitel’nyy Mir Aziatskoy Rossii (Plant Life of Asian Russia) 1 (11): 37–43 (In Russ.).
- Sheremetova S.A., Ebel A.L., Buko T.E. Supplement to the flora of Kemerovo region since 2001 till 2010. – Turczaninowia. 14 (1): 65–74 (In Russ.).

- Sheremetova S.A., Rotkina E.B. 2018. Rare species of steppe communities of the Kemerovo region. — Proceeding of the 17th International Scientific and Practical Conference “Problems of Botany of South Siberia and Mongolia”. Barnaul. P. 162–166 (In Russ.).
- Sheremetova S.A., Sheremetov R.T. 2019. A new record of synanthropic species *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) for Siberia. — Systematic notes on the materials of Krylov Herbarium of Tomsk State University. 119: 44–50 (In Russ.).
- Sheremetova S.A., Sheremetov R.T. 2020. Bassein reki Tom' (floristicheskie i fiziko-geograficheskie osobennosti) [The Tom River Basin (floristic and physical-geographical features)]. Novosibirsk. 323 p. (In Russ.). <https://doi.org/10.17223/20764103.119.5>
- Silantyeva M.M. 2006. Konspekt flory Altaiskogo kraja [The Conspectus of the flora of the Altay Region] Barnaul. 392 p. (In Russ.).
- Taliev V.I. 1949. Opredelitel' vysshikh rastenii Evropeiskoi chasti SSSR [Key to higher plants of the European part of the USSR]. Moscow. 342 p. (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2004. Rod Khlopushka — *Oberna* Adams. — In: Flora of Eastern Europe. T. 11. Moscow; St. Petersburg. P. 229–233 (In Russ.).
- Tupitsyna N.N. 2011. Addition to the Flora of Siberia (Polygonaceae Juss.) Turczaninowia. 14 (1): 55–58 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St. Petersburg. 781 p. (In Russ.).
- Verkhovzina A.V., Chernysheva O.A., Ebel A.L., Erst A.S., Dorofeev N.V., Dorofeyev V.I., Grebenjuk A.V., Grigorjevskaja A.Ya., Guseinova Z.A., Ivanova A.V., Khapugin A.A., Korolyuk A.Yu., Korznikov K.A., Kuzmin I.V., Mallaliev M.M., Murashko V.V., Murtagaliev R.A., Popova K.B., Safronova I.N., Saksonov S.V., Sarajeva L.I., Senator S.A., Troshkina V.I., Vasjukov V.M., Wang W., Xiangv K., Zibzeev E.G., Zolotov D.V., Zykova E.Yu., Krivenko D.A. 2020. Findings to the flora of Russia and adjacent countries New national and regional vascular plant records, 2. — Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 9 (1): 139–154. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09115>
- Vlasova N.V. 1996. Semeistvo Onagraceae — Kipreinye. — In: Flora Siberia. Geraniaceae — Cornaceae. T. 10. Novosibirsk. P. 106–120 (In Russ.).
- Zhikhareva O.N., Silantyeva M.M. 2003. Konspekt flory severnykh predgoriy Altaya [Conspectus flora of the northern foothills of Altai]. — Flora and vegetation of Altai. 8: 5–109 (In Russ.).
- Zolotukhin N.I. 1983. Adventive plants in the Altai Reserve. — Bot. Zhurn. 68 (11): 1528–1533 (In Russ.).

РЕВИЗИЯ *VAUCHERIA* SECT. *TUBULIGERAE* (XANTHOPHYCEAE) В РОССИИ

© 2021 г. В. С. Вишняков

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
пос. Борок, Ярославская обл., 152742, Россия
e-mail: aeonium25@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2020 г.
После доработки 01.04.2021 г.
Принята к публикации 07.04.2021 г.

В настоящей работе представлены новые данные по секции *Tubuligerae* рода *Vaucheria* в России. Объем секции расширен описанием двух новых видов — *V. pseudaversa* sp. nov. и *V. megalaversa* sp. nov. Восстановлено забытое название *V. rostellata* вида, широко известного как *V. aversa*. В России секция представлена 6 таксонами (5 видами и 1 разновидностью), из которых 4 приводятся впервые (*V. megalaversa*, *V. prolifera*, *V. prolifera* var. *reticulospora*, *V. rostellata*), 1 является условно новым (*V. pseudaversa*) и 1 был известен ранее под другими названиями (*V. fontinalis*). Составлены морфологические описания, характеризующие изученные материалы, приведены сведения по синонимике, таксономии, распространению и экологии.

Ключевые слова: *Vaucheria*, новые виды, новые находки, морфология, распространение, Россия

DOI: 10.31857/S0006813621070103

Vaucheria DC. — один из самых крупных родов желтозеленых водорослей (Xanthophyceae), который описан в 1801 г. (Candolle, 1801) и в настоящее время включает ~60 видов, распространенных в морских, пресноводных и влажных наземных местообитаниях. Представители рода во многих случаях легко распознаются невооруженным глазом, однако точное определение требует тщательных микроскопических исследований для обнаружения гаметангиев, признаки которых традиционно используются для описания секций, видов и внутривидовых таксонов.

Настоящая работа нацелена на ревизию таксономического разнообразия секции *Tubuligerae* (Walz) Heering в России. Эта секция традиционно включала виды с сидячими продолговато-цилиндрическими латеральными антеридиями, прорывающимися на вершине неправильной щелью (Walz, 1865; Heering, 1907), но потом была расширена за счет включения видов с коротко-цилиндрическими и почти мешковидными антеридиями, которые ранее следовало относить либо к *Pseudanomalae* Jao et Ley, либо к *Globiferae* (Heidinger) Heering (Entwisle, 1988). Секция объединяет 7–10 видов, у части которых выделены разновидности и формы. За отличительные признаки принимаются расположение гаметангиев, тип симметрии оогониев, форма оогониальной

полости после формирования ооспоры, а в некоторых случаях и скульптура споровых оболочек (в группе *V. prolifera* Dang.). Виды обитают на влажных почвах, отмелях и в водоемах, главным образом пресных, реже солоноватых; но типично морских среди них нет. Для России были известны только *V. fontinalis* (L.) T.A. Chr. (как *V. ornithocephala* C. Agardh) и *V. aversa* Hassall (Zauer, 1977). Наши исследования последних восьми лет привели к обнаружению этих и других видов секции и существенно поменяли представления об их распространении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в основном на сборах, проведенных в 2012–2020 гг. на территории Вологодской, Воронежской, Иркутской, Нижегородской, Ярославской областей, Краснодарского края, Республик Адыгея и Бурятия. На наличие интересных водорослей тщательно осматривались разнотипные водные, гидроморфные и почвенные биотопы. В ряде случаев снимались такие абиотические показатели, как pH и электропроводность воды с помощью портативных анализаторов фирм Hanna Instruments Ltd. и Gain Express Holdings Ltd. Материал собирался в чистые емкости, предотвращающие сдавливание и загрязне-

ние; в наземных биотопах водоросли обычно срезались ножом вместе с верхним слоем грунта. Материал по возможности изучался в живом состоянии и обрабатывался в течение ближайших двух дней, и тогда фиксация проводилась уже после того, как он был разобран и определен. В остальных случаях материал сразу фиксировался во избежание порчи. Для водных форм использовался 4%-ный формалин или 70%-ный этанол, наземные формы высушивались на воздухе или в сушильном шкафу при комнатной температуре, но часть их пропитывалась фиксатором для лучшей сохранности гаметангиев. Материал предварительно исследовался на наличие репродуктивных структур с использованием стереомикроскопа фирмы Opto-Edu Co Ltd. при увеличении до $\times 50$, при этом сухой материал размачивался. При подготовке к микроскопированию на большем увеличении материал тщательно отмывался от частиц грунта и перифитона, проводилось растворение карбонатов. Из каждого образца изготавливалось по 4–10 (до 30) временных водных или полупостоянных глицериновых препаратов, для чего каждый образец опробовался с нескольких мест. Препараты изучались с использованием лабораторного светового микроскопа (Opto-Edu Co Ltd.) в диапазоне увеличений $\times 40$ –1000. Результаты наблюдений документировались микрофотографиями с использованием фотокамер и программы ImageView. Изученные образцы сохранены в коллекции, которая находится в лаборатории альгологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW). Дополнительно изучались гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и IBIW.

Таксономическая обработка материала основана на анализе протоколов названий XIX века (Kützing, 1834; Hassall, 1843, 1845), последующих таксономических работ (Kützing, 1845, 1849, 1856; Walz, 1865; Oltmanns, 1895; Götz, 1897; Birckner, 1912; и др.) и сравнительном изучении морфологии. Кроме того, изучались эталонные образцы – эксикаты серий “*Algarum aquae dulcis Germanicarum*” и “*Algae aquae dulcis exsiccatae*” по изданиям, хранящимся в LE. Во внимание в первую очередь принимались признаки генеративной сферы, дифференциальное значение которых общепризнано для видов: число и размер гаметангиев, их форма и расположение, степень заполнения ооспорой оогония, скульптура спорных оболочек (Entwisle, 1988). Для анализа количественных признаков у каждого образца выполнялось по 10–15 случайных измерений нескольких основных параметров: диаметр вегетативных нитей, длина и ширина (диаметр) антеридиев, оогониев, ооспор, иногда толщина оболочек

ооспор. Измерения параметров гаметангиев и ооспор производились только в тех случаях, когда в профиль четко просматривались их дорсальная и вентральная стороны. У ооспор широко-эллипсоидной формы, анфас круглых, а в профиль эллиптических, точному измерению доступен только диаметр. Измерение ширины (толщины) таких ооспор производилось при легком надавливании на покрывное стекло со сдвигом, когда ооспоры могли занять профильное расположение. Хиатус, или перерыв, признака, выявившийся при сравнении образцов между собой, рассматривался как вероятное свидетельство таксономической неоднородности материала. Невозможность найти носителей промежуточного состояния признака давала основание описать новые виды. Протоколы новых названий составлены по правилам и рекомендациям Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (Turland et al., 2018). Голотипы помещены в коллекцию IBIW, изотипы – в LE.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Vaucheria DC., 1801, Bull. Sci. Soc. Philomath. Paris, 3(51): 20.

Тип (лектотип): *V. disperma* DC. (Silva, 1952: 256).

Sect. *Tubuligerae* (Walz) Heering, 1907, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalten, 24: 132.

≡ *Vaucheria* [без указания ранга, “группа”] *Tubuligerae* Walz, 1865, Univ. Izv., Kiev, 11: 21.

Тип (лектотип): *V. sericea* Lyngb. (Entwisle, 1988: 56).

Виды однодомные. Гаметангии сидячие на нитях, антеридии своими вершинами ориентированы к оогониям. Антеридии трубковидные, латеральные или апикальные. Оогонии обычно птицеголовой формы, сильно расширенные в средней части, с разнообразно ориентированными по отношению к нити клювами, одиночные или в группах, в которых расположены в ряд один за другим. Ооспоры заполняют оогонии полностью, широко эллипсоидные. В России обнаружено 6 таксонов (5 видов и 1 разновидность), из них 2 вида описываются в данной работе как новые. Ниже дается ключ к их определению.

1. Ооспора заполняет оогоний, оставляя периферическую оогонияльную полость 2

– Ооспора заполняет оогоний, оставляя дистальную и(или) проксимальную оогонияльные полости 4

2. Оогонии в числе 1 или 2, резко билатерально-симметричные, клюв оогония крючковидно изогнут в сторону нити и тела оогония 3

– Оогонии обычно в числе 2–5, почти радиально-симметричные, клюв оогония ориентирован косо вверх или горизонтально **1. *V. rostellata***

3. Оогонии 92.5–152.5 мкм дл. (по горизонтальной оси) **2. *V. pseudaversa***

– Оогонии 180–350 мкм дл. **3. *V. megalaversa***

4. Антеридии апикальные, при ооспоре имеется дистальная оогониальная полость 5

– Антеридии латеральные 6

5. Оболочка ооспор в поперечном сечении равномерно слоистая **4. *V. prolifera***

– Оболочка ооспор в поперечном сечении пронизана темными каналами. **5. *V. prolifera* var. *reticulospora***

6. Ооспора плотно контактирует со стенками оогония, оставляя дистальную и проксимальную оогониальные полости, оогонии на коротких ножках **6. *V. fontinalis***

– Ооспора неплотно контактирует со стенками оогония, оогонии сидячие **1. *V. rostellata* (частично)**

1. *V. rostellata* Kütz., 1834, Alg. Aq. Dulc. Germ. Dec., 12: № 117. (рис. 1)

= *V. aversa* Hassall, 1843, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1, 11: 429. ≡ *V. ornithocephala* var. *aversa* (Hassall) Kütz., 1849, Sp. Alg.: 488.

Тип: не обозначен; типовый материал тиражирован в эксикатах. Вид описан из Германии: “In stagnis prope Wurzen, in Saxonia. Martio 1834”.

Морфология части типового материала из LE (рис. 1, 1–3). Нити ровные 80–90 мкм в диам. Антеридии сидячие или на едва заметных ножках, трубковидные, прижатые к нити или приподнимающиеся, 118–130 × 41–43 мкм. Оогонии в группах по 2–5, сопровождаются двумя антеридиями, радиально-симметричные, с коротко оттянутыми верхушками (клювами), ориентированными косо вверх или горизонтально, 165–186 × 105–120 мкм. Ооспоры широко эллипсоидные, в зрелом состоянии красновато-коричневые, 99–124 мкм в диам., ~80 мкм толщ. После образования ооспоры остается периферическая оогониальная полость. Морфология образца из Краснодарского края (рис. 1, 4–7) в целом близка автентичным. Нити 70–100 мкм в диам., антеридии 105–122.5 × 42.5–45 мкм, оогонии 190–220 × 130–141.25 мкм, ооспоры 117.5–132.5 мкм в диам.

Изученные образцы. Россия, Краснодарский край, Туапсинский р-н, р. Нечепсуха в пос. Новомихайловский, у левого берега перед пешеходным мостом, временная протока, в которую разгружаются родники, редко, 23 VII 2019, *Vishnyakov, Belyakov V-469*. Германия, Саксония. In stagnis prope Wurzen, in Saxonia. Martio 1834. Alg. Aq. Dulc. Germ. Dec. 12, 1834, № 117 (LE!).

Размеры оогониев и ооспор в образце из России несколько превышают таковые в автентичных образцах. Эти различия могут быть связаны с небольшими выборками материала, явно недостаточными для полноценных морфометрических исследований. Так, в нашем образце V-469 обилие фертильных нитей интересующего вида было очень низким. Эксикаты в LE были невелики, и, поскольку изучение гербарных образцов *Vaucheria* неизбежно носит деструктивный характер, мы тоже были ограничены в материале. Однако выявленные значения в целом попадают в диапазон ранее известных для *Vaucheria* с такой же морфологией (например, Rieth, 1963 – только данные для образцов из Форгарца; Raida et al., 2020; в обоих случаях как *V. aversa*).

Название *V. rostellata* было обнародовано в 12-й части серии эксикат “Algarum aquae dulcis Germanicarum” (Kützing, 1834). В последующих работах (Kützing, 1845, 1849) описание было изменено, но не сопровождалось рисунками, по которым морфологию вида было бы легче интерпретировать. В 1843 и 1845 гг. были опубликованы работы А.Н. Hassall (Hassall, 1843, 1845), в которых был описан *V. aversa* и приведен рисунок. Рисунки *V. rostellata* впервые были обнародованы только более 20 лет спустя со времени первого описания в литографической серии “Tabulae phycologicae” (Kützing, 1856: 21, fig. 58: 4). На них показаны фрагменты нитей с семью оогониями и одиночными оогониями.

В LE найдены эксикаты “Algarum aquae dulcis Germanicarum” в разобранном состоянии. Они представляют собой разделенные гербарные листы, которые наклеены на картон, либо помещены в конверты, проштампованные сокращением названия серии “Alg. aq. dulc. Germ.”. Все они имеют типографские этикетки нумерованных видовых названий. Два эксиката *V. rostellata* выпуска 1834 г. снабжены одинаковыми этикетками с № 117. Один имеет подпись руки, видимо, самого автора вида: “Saxonia Kützing 1834”, другой, с наклейкой “Herbarium Horti Petropolotani”, снабжен рукописным описанием, дословно соответствующим протологу. Микроскопирование эксикат *V. rostellata* убедило, что содержащиеся в них образцы представляют именно вид с множественными оогониями (наблюдались в группах до 5) почти радиальной симметрии, с ко-

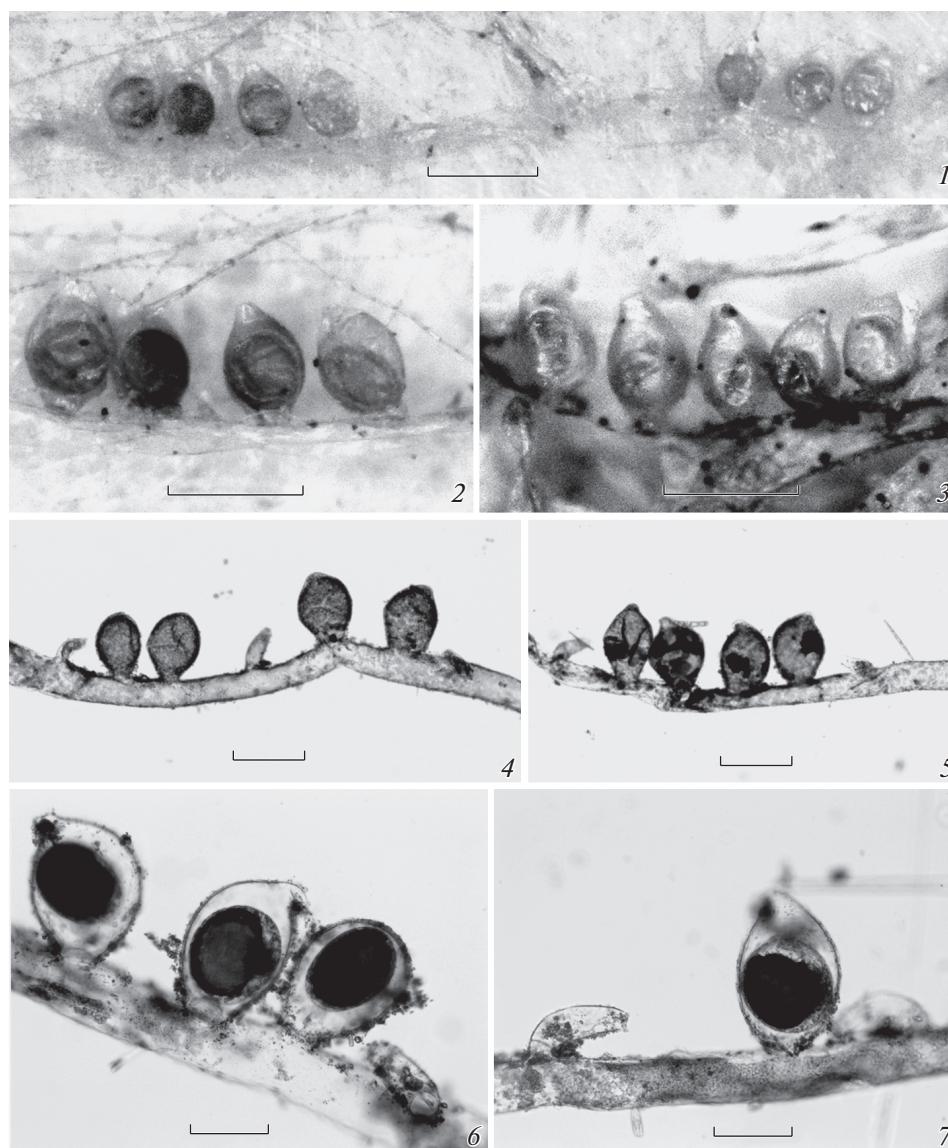


Рис. 1. Морфология *Vaucheria rostellata*.

1–3 – эксикат № 117 Alg. aq. dulc. Germ. 1834, LE; 4–7 – образец из р. Нечепсуха, Краснодарский край, V-469. Масштабные линейки: 1 – 250 мкм, 2–5 – 200 мкм, 6, 7 – 100 мкм.

Fig. 1. Morphology of *Vaucheria rostellata*.

1–3 – exsiccate specimen № 117 Alg. aq. dulc. Germ. 1834, LE; 4–7 – specimen from the Nechepsukha River, Krasnodar Territory, V-469. Scale bars: 1 – 250 μm , 2–5 – 200 μm , 6, 7 – 100 μm .

роткими клювами, ориентированными косо вверх (рис. 1, 1–3). Они хорошо соответствовали рисункам из “*Tabulae phycologicae*” (Kützinger, 1856).

Я.Я. Вальц (Walz, 1865), по-видимому, не знал о существовании эксикат 1834 г., полагая, что *V. rostellata* был описан в 1849 г. в “*Species Algaeum*”; поэтому он свел название *V. rostellata* в синонимы *V. aversa*. Он также первым обратил внимание на неадекватность описания *V. rostellata* в части одиночных оогониев. Критическое сравне-

ние протологов *V. rostellata* и *V. aversa* и позднее опубликованных работ позволяет согласиться с мнением, что это названия одного и того же вида. Мы полагаем, что неадекватность ранних описаний и длительное отсутствие рисунков стали причинами забвения *V. rostellata*, а авторитет работы Вальца – закрепления за видом неприоритетного названия.

Между тем, анализ проблемы определения этого вида показал, что уже с конца XIX века название *V. aversa* стали применять к морфам с била-

терально-симметричными оогониями, длина которых измеряется уже по горизонтальной оси, а клювы в виде коротких хоботков изогнуты в сторону нити и к вентральной стороне оогониев (Oltmanns, 1895; Götz, 1897). Исследователи, в XX веке затрагивавшие проблему таксономии *V. aversa*, были склонны интерпретировать различия по форме оогониев следствием полиморфизма. Удивительно, что форма оогониев не воспринималась как таксономически значимый признак. J.L. Blum (1972) констатировал только два типа оогониев в изученных им американских коллекциях, отмечая, что те или иные образцы являют морфологию только одного типа или обоих вместе. Между тем, конкретные образцы, которые имели бы оогонии сразу двух типов, он не процитировал. Много внимания вопросу полиморфизма у *V. aversa* уделил A. Rieth (1963), который в связи с обнаружением морфы с резко билатеральными оогониями во Внутренней Монголии дополнительно представил результаты своих исследований образцов из Немецкого среднегорья. Им была составлена схема перехода от одного типа оогониев к другому, рисунки для которой получены из различных литературных источников (Rieth, 1963: 291; воспроизведены в: Zauer, 1977: Plate 18). И хотя Rieth отмечал устойчивый характер отличий между разными популяциями по форме оогониев, он посчитал невозможным таксономически поделить этот вид. Между тем, он обратил внимание на то, что морфы с билатерально-симметричными оогониями с загнутыми в сторону нити клювами, какие он наблюдал в Китае и Германии, отличаются от *V. aversa* в понимании его автора. Л.М. Зауер (Zauer, 1977), имея в виду данные этих авторов, тоже поддержал идеи полиморфизма оогониев и возможности встретить их разные типы в одной популяции.

Насколько известно, V. Birckner (1912) был первым, кто указал на морфу с билатерально-симметричными оогониями как на отдельный вид, понимая при этом, что *V. rostellata* и *V. aversa* — это названия одного и того же вида с радиально-симметричными оогониями. Исследовав не только состояние вопроса, но и новые материалы из европейской части России и Сибири, мы находим необходимым поддержать это мнение и восстановить применение приоритетного названия *V. rostellata* только к морфе с радиально-симметричными оогониями; морфы с билатерально-симметричными оогониями описываются ниже как новые виды.

Примечание. *V. rostellata* сходен с *V. fontinalis*, на что ранее обращали внимание (Rieth, 1963). Оба вида характеризуются многочисленными оогониями, сгруппированными в ряд обычно по 2–5. Между тем, эти виды резко отличаются раз-

мерами нитей и оогониев, а также формой последних: у *V. rostellata* они сидячие, широкие в основании, к верхушкам внезапно суженные.

Распространение. Европа (во всех случаях как *V. aversa*): Германия (Rieth, 1963: fig. 4; Heering, 1907: fig. 61, образец из Киля; Krieg et al., 1988: 618, fig. 3), Польша (Krzzyk, 2001: 170, fig. 2: 13, 4: 2; Żelazna-Wieczorek, 2002: 132, fig. 4–6), Украина (Raida et al., 2020), Франция (Heering, 1907: fig. 61, образец из Нормандии), Великобритания (фотографии в AlgaeBase; Guiry, Guiry, 2020); Северная Америка: США — ХанOVER (как *V. aversa*, Blum, 1972: fig. 31: b). Не вызывающие сомнений находки в ряде стран Западной, Центральной Европы и в одном штате США выявляют дизъюнктивный ареал вида, находящийся в умеренных широтах приатлантических регионов. Несмотря на то, что вошерии с названием *V. aversa* неоднократно указывались для России (анализ литературы дан в: Vishnyakov et al., 2020), среди них не было экземпляров с морфологией *V. rostellata*. Таким образом, это новый для России вид, пока известный из единственного местонахождения в Причерноморье.

Экология. Пресные и солоноватые воды. В эстуарии р. Эльба этот вид встречается в пресноводной и олигогалинной зонах прилива (Krieg et al., 1988). Экология вида в континентальных биотопах изучена слабо. Имеющиеся сведения позволяют считать *V. rostellata* характерным для водоемов широкого диапазона минерализации воды. В Польше основными местообитаниями выступают мелкие пресные водоемы, наполняющиеся талыми водами, а также переувлажненные почвы и отмели, на которых он образует плотные частично погруженные в воду маты (Żelazna-Wieczorek, 2002). В новом местонахождении в р. Нечепсуха вид был приурочен к берегу временной протоки, в которую разгружаются мелкие родники. Ближе к основному руслу электропроводность воды составляла 400 мкСм/см, pH — 8.17. Таломы в этих условиях были сильно инкрустированы карбонатами.

2. *V. pseudaversa* Vishnyakov, sp. nov. (рис. 2)

— *V. aversa* auct.

Description. Filaments moderately branched, 30–95 µm in diam. Gametangial group consists of either solitary oogonium and 1 (2, rarely 3) antheridia directed their apices to oogonium, or 2 oogonia turned to the opposite sides and accompanied with 2 antheridia. Antheridia sessile or born on a very short peduncles, appressed to the filament, short-cylindrical, somewhat tapering towards the apex and opening with a wide aperture, 42.5–77.5 × 21.25–30 µm. Oogonia globose in lateral view, bilaterally symmetrical, with apex reflexed towards the filament, 92.5–175 × 93.75–155 µm. Oospores ellipsoidal (round in front

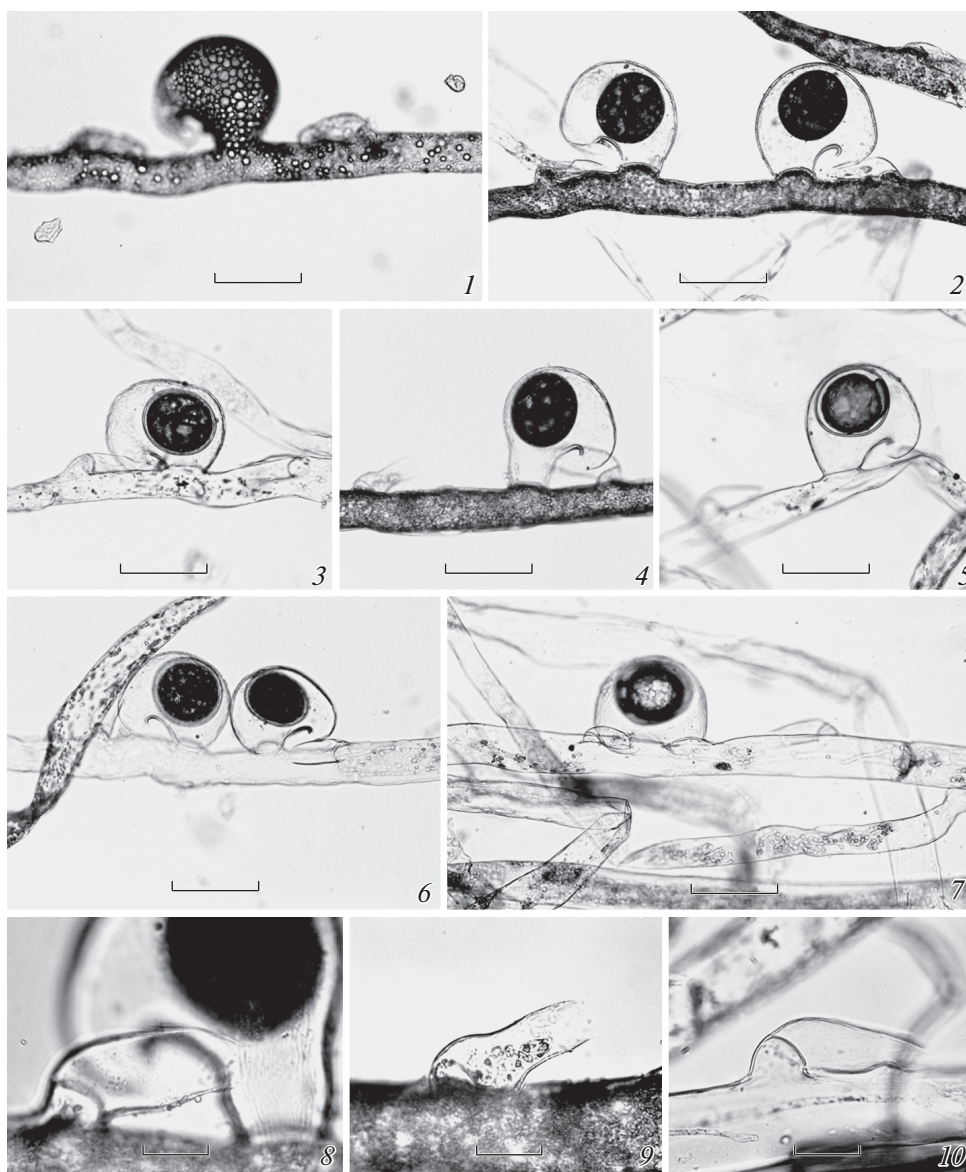


Рис. 2. Морфология *Vaucheria pseudaversa* sp. nov.

1–7 – гаметангиальные группы из 1 (2) оогониев и 2 антеридиев; 8–10 – антеридии. 1 – образец с почвы, Борок, V-336; 2–4, 6, 8, 9 – типовой образец, берег р. Дорогуча, V-322-1; 5, 7, 10 – образец с почвы, Хакусы, V-590. Масштабные линейки: 1–7 – 100 мкм, 8–10 – 30 мкм.

Fig. 2. Morphology of *Vaucheria pseudaversa* sp. nov.

1–7 – gametangial groups consisting of 1 (2) oogonia and 2 antheridia; 8–10 – antheridia. 1 – specimen from soil, Borok, V-336; 2–4, 6, 8, 9 – type specimen, bank of the Dorogucha River, V-322-1; 5, 7, 10 – specimen from soil, Khakusy, V-590. Scale bars: 1–7 – 100 μm , 8–10 – 30 μm .

view, broadly elliptical in lateral view), 67.5–102.5 \times 57.5–87.5 μm , leaving a peripheral oogonial cavity, light brown with scattered spots of red pigment when mature. Oospore wall thin, ~2.5 μm thick, with rugose internal layer. Asexual reproduction unknown.

The new species differs from *V. rostellata* in arrangement of gametangial groups and shape of oogonia. In the latter, oogonia are nearly radially symmetrical, fusiform and weakly reflexed proximally, with

apex directed away from filament; oogonia usually arise in series up to 7 and accompanied with 1 or 2 antheridia.

Type: Russia, Nizhniy Novgorod Region, Vorotynskiy district, upstream of the Dorogucha River near Kuzmiyar, 56.389755°N, 45.474392°E, riverbank, on clayey-sand substrate and wet soil, 5 IX 2018, *Vishnyakov V-322-1*, IBIW. The type presents a part of forma-

lin-fixed gathering. Fertile filaments from the type are depicted in fig. 2, 2–4, 6.

Isotype: *V*-322-2, LE.

Etymology. The species is named after the morphologically similar species, *V. rostellata*, widely known under its heterotypic synonym, *V. aversa*; prefix *pseudo-* means *false*.

Изученные образцы: Россия. Вологодская обл. Верхнее болото у дер. Петряево, *V*-295 (Vishnyakov et al., 2020). Воронежская обл., Новоусманский р-н, болото Клюквенное-1, по краю болота на влажной замшелой ветоши под сабельником и осоками, 15 VIII 2019, *Vishnyakov, Prokina, Eremeev V*-577. Нижегородская обл. Правобережье р. Керженец, *V*-320, *V*-321; там же, Камско-Бакалдинская группа болот, *V*-322, *V*-323 (Vishnyakov et al., 2020). Ярославская обл., Борисоглебский р-н, канава у дороги Углич-Борисоглебск, район д. Павлово, лужа-остаток летнего эфемерного водоема, на сырой глинистой почве под болотником и ситником, 17 IX 2017, *Vishnyakov, Belyakov V*-116; там же, Брейтовский р-н, лес в окр. дер. Бор-Дорки, сырая низина со следами лосей, 14 IX 2018, *Vishnyakov V*-70, *V*-441; там же, Некоузский р-н, ручей (правый приток р. Сутка), около дороги между пос. Волга и пос. Шестихино, на сыром глинистом грунте, 14 VI 2015, *Vishnyakov, Belyakov V*-344; там же, на сырой почве, заросшей *Riccia*, 18 VI 2017, *Vishnyakov, Belyakov V*-424; там же, колеи старой грунтовой дороги к Барскому пруду за прачечной в пос. Борок, на сырой почве, листовом опаде березы и липы и в тонком слое воды, 14 VIII 2017, *Vishnyakov V*-232, *V*-425, *V*-426, *V*-438; там же, на сильно влажной гумусированной почве, 24 V 2018, *Vishnyakov V*-336; там же, колея лесной грунтовой дороги к водохранилищу в пос. Борок (ближе к “Рыбинке”), на сырой слабо замшелой почве, 29 VII 2017, *Vishnyakov V*-230; там же, обводненная колея второй лесной грунтовой дороги к водохранилищу в п. Борок, 29 VII 2017, *Vishnyakov V*-229; там же, местность “Кресты”, берег первого ручья в месте пересечения с дорогой на дер. Кузьма-Демьян, на влажной оголенной почве, мягком аллювии, растительной ветоши, 4 VI 2019, *Vishnyakov, Kuznetsova V*-50, *V*-52; там же, Переславский р-н, южный берег оз. Савельево, “коврики” на нарушенном сыром торфянистом грунте, с молодыми растениями *Ranunculus sceleratus*, 17 IX 2017, *Vishnyakov, Belyakov V*-343, *V*-392. Республика Бурятия, Северо-Байкальский р-н, курорт Хакусы, грунтовая дорога в кедрово-сосновом лесу на спуске к термальному источнику, ниже маленького родника, на влажной нарушенной почве с хвоей, 31 VIII 2019, *Vishnyakov V*-590. Финляндия, Аландские острова. Fenniae in stagno parvo ad Godby in Alandia, 17 IX 1894, Dr. K.E. Hirn, Alg. aq. dulc. exsic. 1903, 33: № 1583 (LE!).

Как и предыдущий, этот вид был широко известен под названием *V. aversa*. Нити умеренно ветвящиеся, 30–95 мкм в диам. Гаметангиальная группа состоит из одиночного оогония и 1 (2, реже 3) антеридиев, обращенных своими верхушками к оогонию; или гаметангиальную группу составляют 2 отвернутых друг от друга оогония, на которые приходится 2 антеридия. Антеридии сидячие или на очень коротких ножках, прижатые к нити, коротко-цилиндрические, несколько сужающиеся по направлению к верхушке, раскрываются широким отверстием, 42.5–77.5 × 21.25–30 мкм. Оогонии сбоку округлые, резко билатерально-симметричные, с загнутым книзу клювом, 92.5–175 × 93.75–155 мкм. Ооспоры эллипсоидные (анфас круглые, сбоку широкоэллиптические), 67.5–102.5 мкм × 57.5–87.5 мкм, оставляют периферическую оогониальную полость; в зрелом состоянии светло-коричневые с рассеянными пятнами красного пигмента. Оболочка зрелых ооспор тонкая, ~2.5 мкм толщ., иногда изнутри заметно морщинистая. Бесполое размножение неизвестно. В отличие от *V. rostellata* оогонии *V. pseudaversa* характеризуются резко проявляющейся дорсивентральностью, их клювы в виде хоботков направлены в сторону нити и тела оогония. Различна также организация гаметангиев: у *V. rostellata*, как правило, оогонии более многочисленны (до семи в ряд), в то время как у *V. pseudaversa* их не бывает больше двух.

Примечание. Типичные для вида признаки – одиночные оогонии, на каждый из которых приходится по два антеридия, и наличие периферической оогониальной полости – узнаются у водоросли, описанной из Уругвая как *V. pulchella* Arechavaleta (Arechavaleta, 1883: 26, fig. 6: 7). P. Magnus (1883) был первым, кто посчитал это название возможным синонимом либо *V. aversa*, либо *V. sericea* (= *V. fontinalis*). Тожественность этого вида *V. aversa* предполагалась и позднее (Heering, 1907; Blum, 1972), однако местонахождение типа *V. pulchella* остается неизвестным, поэтому уверенно понять, что он собой представляет, невозможно.

Распространение. Субкосмополит (во всех случаях приводился как *V. aversa*). Европа: Франция (Corillion, 1953: 66, fig. 5–8), Германия (Behre, 1961: 202, fig. 1: 4; Rieth, 1963: fig. 3), Латвия (Skuja, 1931), Молдавия (Zhilkina, 2008), Финляндия (наст. сообщение); Азия: Индия (Santra, Adhya, 1976: fig. 2), Бангладеш (Islam, 1976: fig. 1–12), Китай (Rieth, 1963: fig. 2; Wang, Bao, 1991: fig. 1: 1), Япония (Yamagishi, 1959: 76, fig. 12, 13); Северная Америка: США (Blum, 1972: fig. 31: a, c; Pecora, 1980: 388, fig. 3; Schneider et al., 1999: 238, fig. 1–3); Австралия и Новая Зеландия (Sarma, 1974: 87, fig. 1, 3, 18, 19; Entwisle, 1988: 57, fig. 105–107).

V. pseudaversa был определен в эксикате № 1583 серии “Algae aquae dulcis exsiccatæ” (Wittrock et

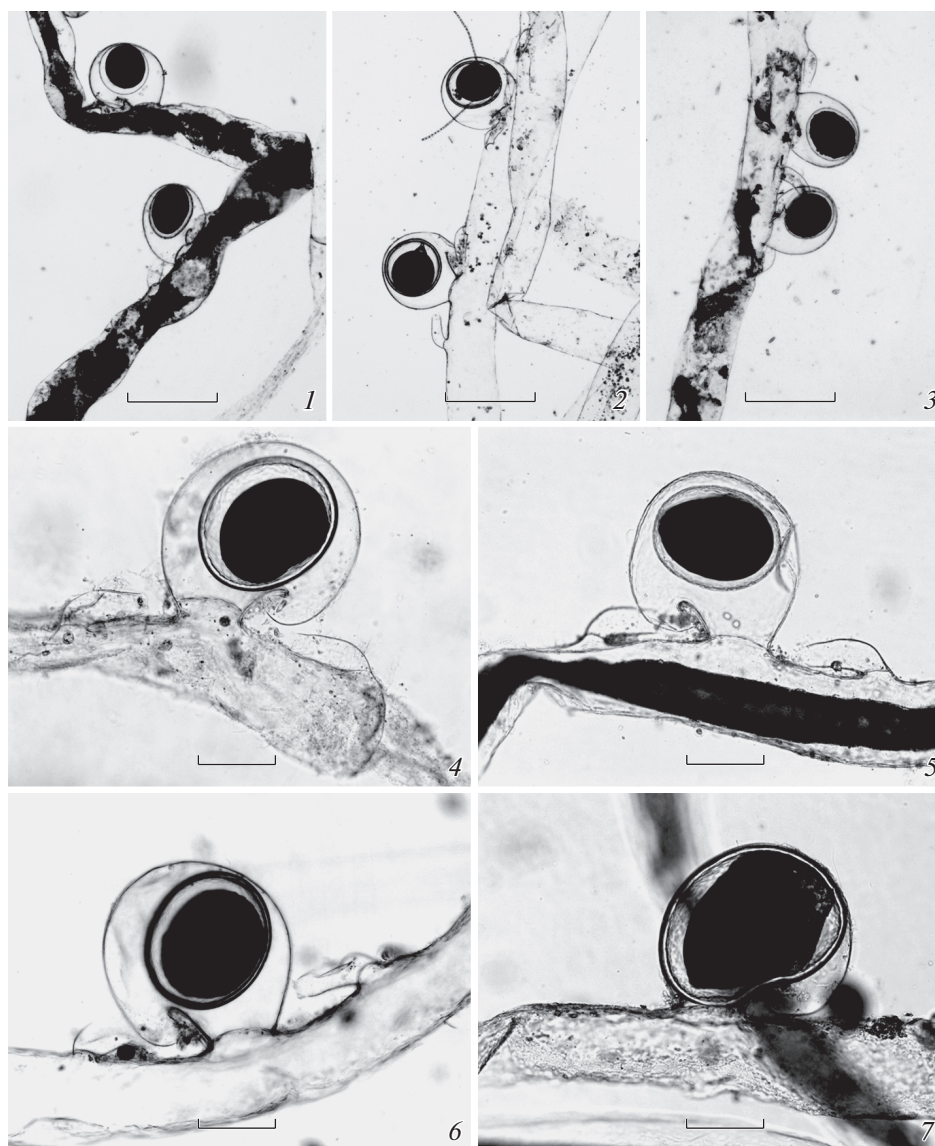


Рис. 3. Морфология *Vaucheria megalaversa* sp. nov.

1–7 – гаметангиальные группы из 1 оогония и 2 антеридиев, ооспоры оставляют периферическую оогонияльную полость, кроме аномальных (7). 1, 2, 5, 7 – типовой образец, р. Бол. Котинка, V-508-1; 3, 4, 6 – образец с той же реки, V-497. Масштабные линейки: 1–3 – 300 мкм, 4–7 – 100 мкм.

Fig. 3. Morphology of *Vaucheria megalaversa* sp. nov.

1–7 – gametangial groups with 1 oogonium and 2 antheridia, oospores leave peripheral oogonial cavity, except abnormal oospores (7). 1, 2, 5, 7 – type specimen, Bolshie Koty River, V-508-1; 3, 4, 6 – specimen from the same river, V-497. Scale bars: 1–3 – 300 μ m, 4–7 – 100 μ m.

al., 1903), материал для которого происходил с Аландских островов Финляндии. К. Hirn, собравший этот материал, определил его изначально как *V. uncinata* Kütz. и *V. dillwynii* (Weber et Mohr) С. Agardh. Однако его основу составляет именно описанный здесь вид лишь с небольшой примесью ооспор другого вида, похожих по форме на те, что известны у *V. racemosa* (Vauch.) DC. Очевидно, по сидячим гаметангиям этот вид был ошибочно принят за *V. dillwynii*. Позднее Hirn (1900: 86) пе-

реопределил этот материал (“*Al. Godby* par Finström: in stagno”) как *V. aversa*, приведя этот вид еще для двух пунктов, в частности, р. Кемь в Карелии (“*Kp. Kem: in lacuna exsiccata*”). Поскольку он не отметил морфологической гетерогенности цитированных сборов, то появляется основание полагать, что все они, включая карельский, содержали вид с билатерально-симметричными резко дорсивентральными оогониями, который описан здесь как новый.

В России вошерии с морфологией *V. pseudaversa* (во всех случаях как *V. aversa*) достоверно указывались из Вологодской, Нижегородской (Vishnyakov et al., 2020), Ленинградской (Zauer, 1963) и Омской областей (Sviridenko et al., 2015), поэтому вид является новым для России условно. Находки в Ярославской, Воронежской областях и в Бурятии публикуются впервые.

Экология. Вид приурочен к влажным почвам, небольшим пресным водоемам и родникам регионов с умеренным и субтропическим климатом. Много находок было в Ярославской обл. в избыточно влажное лето 2017 г., когда вид встречался на нарушенной сырой почве в лесах, по берегам водоемов и в регулярно обводняемых колеях грунтовых дорог. Особого внимания заслуживает выявленная приуроченность вида к сфагновым болотам, загорфованным берегам озер и болотных рек — биотопов, в которых вошерии встречаются исключительно редко. Т.Д. Entwisle (1988) экспериментально показал, что морфа с билатерально-симметричными оогониями, соответствующая *V. pseudaversa*, является галофобной.

3. *V. megalaversa* Vishnyakov, sp. nov. (рис. 3)

— *V. aff. aversa* Hassall (Vishnyakov, 2019).

Description. Filaments moderately branched, 105–250 µm in diam. Gametangial group usually consists of solitary oogonium and 2 antheridia directed their apices to oogonium; rarely, gametangial group consists of 2 oogonia accompanied with 2 antheridia. Antheridia sessile or born on very short pedicels, cylindrical, somewhat tapering toward the apex, open with a wide pore, 87.5–162.5 × 35–62.5 µm. Oogonia sessile or based on short pedicels, globose in lateral view, sharp bilaterally symmetrical, with apex reflexed towards the filament, 180–350 × 157.5–300 µm. Oospores ellipsoidal, 115–268 µm in diameter, 122–165 µm thick, leaving peripheral oogonial cavity, almost black when mature. Oospore wall strongly thickened, 2.5–8.75 µm, with rugose internal layer. Asexual reproduction unknown.

The new species differs from *V. pseudaversa* by larger filaments, gametangia and oospores, although the both are morphologically similar in shape of gametangia and their arrangement.

Type: Russia, Irkutsk Region, Irkutskiy district, Bolshie Koty River, 51.906770°N, 105.073014°E, 5 IX 2012, *Vishnyakov V-508-1*, IBIW. The type presents a part of formalin-fixed gathering. Fertile filaments from the type are depicted in fig. 3, 1, 2, 5, 7.

Isotype: *V-508-2*, LE.

Etymology. The epithet reflects high morphological similarity with the species widely identified as *V. aversa*, which is described above as *V. pseudaversa*;

prefix *megal-* means *large* and it is intended to reflect enormous size of filaments, gametangia and oospores.

Изученные образцы. Иркутская обл., Иркутский р-н. Река Бол. Котинка в пос. Бол. Коты, 300–400 м от устья, 21 VI 2012, *Vishnyakov V-771*; там же, 23 VII 2012, *Vishnyakov V-830*; там же, 500 м от устья, левый короткий приток, 27 VII 2012, *Vishnyakov V-812*; там же, правый короткий приток, 250 м от устья, 26 VII 2012, *Vishnyakov V-739*; там же, 5 IX 2012, *Vishnyakov V-508*; там же, галечник по правому берегу р. Бол. Котинка, 350 м от устья, 27 VII 2012, *Vishnyakov V-497*, *V-754*; там же, ручей Жилище в пос. Бол. Коты, 30 м от устья, рядом с кладбищем, на урезе по берегам и в русле среди валунов, 23 VII 2012, *Vishnyakov V-723*; там же, 12 VII 2017, *Vishnyakov V-499*; там же, р. Черная в окр. пос. Бол. Коты, 150–200 м от устья, в небольшом зарастающем рукаве, 25 VII 2012, *Vishnyakov V-724*; там же, Слюдянский р-н, р. Тибельти в с. Тибельти, на сыром песке под мостом, 24 IX 2013, *Vishnyakov V-641*; там же, р. Мал. Быстрая, в небольшом отмежевавшемся рукаве около моста в месте пересечения трассой на Монды, 24 IX 2013, *Vishnyakov V-506*, *V-507*. Магаданская обл., Ольский р-н, р. Угликанка между пос. Ола и Гадля, на незамерзающем перекате в 4 км от Олы (дальше моста), 19 I 2014, *Mochalova* (IBIW!); там же, правый берег р. Ола, ручей, впадающий в Олу напротив устья Ланковой (“клепкинский прижим”), на каменистом дне на глубине 40–50 см, 9 II 2013, *Mochalova* (IBIW!). Республика Бурятия, Кабанский р-н, хребет Хамар-Дабан, 51°24'08.2"N 104°49'39.7"E, левый приток р. Мамай, недалеко от устья, 4 IX 2018, *Romanov V-318*, LE (дублет), изначально определен Р.Е. Романовым как *Vaucheria cf. aversa*; там же, Тункинский р-н, р. Хабухай в с. Зактуй, в воде у берегов и на сыром грунте под мостом, 22 IX 2013, *Vishnyakov V-511*, *V-776*.

Этот вид с необычайно крупными нитями и гаметангиями ранее определялся как *V. aff. aversa* с признанием потенциальной самостоятельности (Vishnyakov, 2019). Ввиду значительных отличий по важным диагностическим признакам от *V. rostellata* и *V. pseudaversa* он описан здесь как новый. Морфология *V. megalaversa* наиболее полно изучена по материалам из Прибайкалья, где были найдены массовые фертильные популяции. Нити умеренно ветвящиеся, 105–250 мкм в диам. Оогонии одиночные, в группах с двумя антеридиями; редко гаметангиальную группу составляют два оогония, на которые приходится два антеридия. Антеридии ползучие, сидячие или на очень коротких ножках, коротко-цилиндрические, несколько сужающиеся по направлению к верхушке, 87.5–162.5 × 35–62.5 мкм, раскрываются ши-

роким отверстием. Оогонии резко билатерально-симметричные, с загнутыми вниз и в сторону нити клювами, 180–350 мкм дл. (по горизонтальной оси), 157.5–300 мкм выс. Ооспоры эллипсоидные, 115–268 мкм в диам., 122–165 мкм толщ. После формирования ооспоры образуется периферическая оогонияльная полость. Оболочка зрелых ооспор сильно утолщенная, 2.5–8.75 мкм, изнутри морщинистая. Бесполое размножение неизвестно. Образцы из не замерзающих в зимний период рек Магаданской обл. были преимущественно стерильными. Они определены как *V. megalaversa* по крупным нитям (105–165 мкм в диам.), оогониям более 200 мкм в поперечнике (размеры двух оогониев с интактными стенками – 205 и 240 мкм) и ооспорам 165–200 мкм в диам.

Аномалии иногда сопровождают формирование ооспор, которые могут в редких случаях почти полностью заполнять оогонии, и тогда периферическая полость сильно редуцируется до терминальной, остающейся в клюве оогония (рис. 3, 7).

Морфологически наиболее близким видом выступает *V. pseudaversa*, однако от него *V. megalaversa* отличается более крупными нитями и гаметами: количественные значения этих признаков не перекрываются. От *V. rostellata* вид отличается не только размерами нитей и гаметами, но и формой оогониев.

Распространение. Вид пока известен только из Азиатской России: Иркутская обл., Республика Бурятия, Магаданская обл. Вполне возможно, новый вид более широко распространен в биотопах, аналогичных уже известным, в северо-восточной Сибири, Монголии и на Дальнем Востоке. В настоящее время больше всего местонахождений известно в Прибайкалье: в водотоках Приморского хребта в непосредственной близости от Байкала (реки Бол. Котинка, Черная, руч. Жилище), в водотоках бассейна р. Иркут в Тункинской котловине (реки Мал. Быстрая, Тибельти, Хабухай) и в р. Мамай на хребте Хамар-Дабан. Местонахождения компактно расположены рядом с южной оконечностью Байкала и удалены друг от друга по прямой на 57–170 км.

Ввиду того, что ближайшие к Прибайкалью интерпретируемые находки *V. aversa* были известны только в Западной Сибири (Sviridenko et al., 2015), северо-восточном Китае (Rieth, 1963; Wang, Bao, 1991), северной Индии (Santra, Adhya, 1976) и все они должны быть отнесены к *V. pseudaversa*, было высказано предположение, что этот вид (как *V. aff. aversa*; Vishnyakov, 2019) может викарнировать других представителей комплекса “*V. aversa*” в районе Байкала. Однако недавняя находка *V. pseudaversa* в районе Хакусского термального

источника на северо-восточном берегу Байкала (см. выше) изменила это предположение. Теперь показано, что в Байкальский регион заходят оба вида, при этом *V. megalaversa* распространен в водотоках горного типа, а *V. pseudaversa* – на влажной почве, как и в других частях своего обширного ареала.

Распространяется ли ареал *V. megalaversa* на Северную Америку – вопрос, возникающий в связи с находкой довольно крупной и похожей *Vaucheria* в Висконсине, США (как *V. aversa*, Prescott, 1970), для которой даны наибольшие значения основных количественных признаков: нити 65–100 мкм в диам., оогонии 180–250 × 100–125 мкм, ооспоры 80–120 мкм в диам. Однако, изученные нами материалы характеризовались в целом еще большими значениями в части размеров нитей и оогониев, особенно резко выделяясь крупными ооспорами. Хиатус по этому важному признаку между популяциями из Азии и Северной Америки остается незаполненным.

Экология. Вид встречается в водных и избыточно влажных гидроморфных биотопах (отмели с мягкими илистыми грунтами), приурочен к чистым щелочным (рН 8–8.5) маломинерализованным (около 60 мг/л) водотокам горного типа с преимущественно дождевым питанием; к таким относится и типовое местонахождение (Bashenkhaeva et al., 2005). Часто поселяется на участках с замедленным течением, у берегов на сыром грунте и на замшелых галечниках. Образует сообщества, в которых с высоким обилием могут быть встречены *V. bursata* (O.F. Müll.) C. Agardh, *V. nuoljae* (Skuja) Vishnyakov и *V. racemosa*.

4. *V. prolifera* Dang., 1939, C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris, Ser. D, 208 (4): 297, fig. A–E. (рис. 4)

Тип: не обозначен; вид описан из Франции.

Нити редко дихотомически ветвящиеся, вначале тонкие бесплодные, но постепенно расширяющиеся в толстые фертильные, 12.5–32.5 мкм в диам. (рис. 4, 1). Гаметагии возникают на концах нитей или их коротких боковых отростков. Гаметагиальную группу в типичном случае составляют один антеридий и один оогоний, обращенные друг к другу и расположенные на одной стороне нити (рис. 4, 3). В исключительно редких случаях формируются два оогония, и тогда они занимают противоположные стороны. Формирование антеридиев непосредственно на концах нитей временно терминирует их рост, который часто возобновляется рядом, и нарастание нитей продолжается симподиально. Антеридии сидячие или на очень коротких ножках, цилиндрические или раздутые, сильно изгибаются в обратную сторону, оставаясь прижатыми к нити, 28.75–37.5 × 15–17.5 мкм. По-

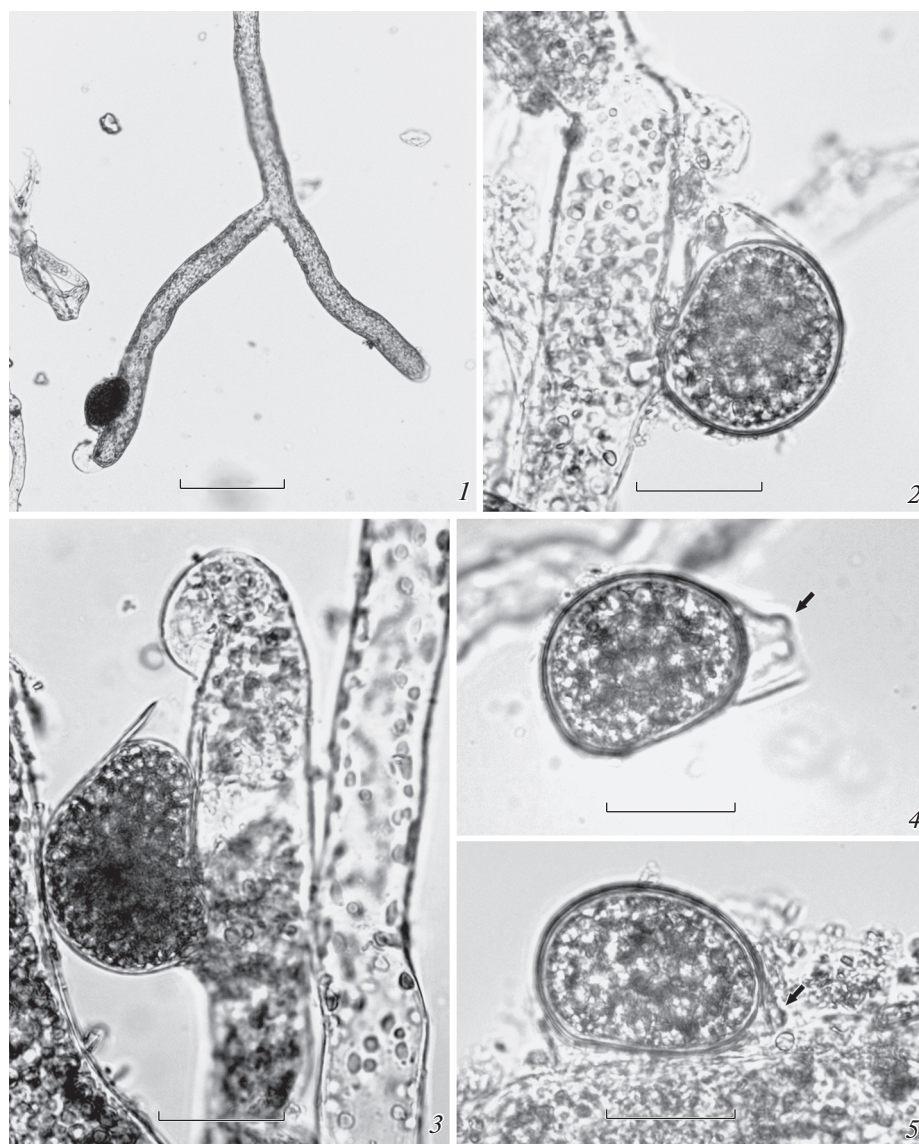


Рис. 4. Морфология *Vaucheria prolifera*.

1–3 – гаметангиальные группы из 1 оогония и 1 антеридия, возникающие на концах нитей, стрелкой (2) показан антеридий с нарушенной стенкой; 4, 5 – зрелые ооспоры, терминальная оогонияльная полость показана стрелками (4, 5). 1–3 – образец V-409; 4, 5 – образец V-176. Масштабные линейки: 1 – 100 мкм, 2–5 – 30 мкм.

Fig. 4. Morphology of *Vaucheria prolifera*.

1–3 – gametangial groups consisting of 1 oogonium and 1 antheridium; 4, 5 – mature oospores, terminal oogonial cavity is indicated by arrows (4, 5). 1–3 – specimen V-409; 4, 5 – specimen V-176. Scale bars: 1 – 100 μm , 2–5 – 30 μm .

сле выхода сперматозоидов оболочка антеридиев быстро разрушается (рис. 4, 2). Оогонии без ножки, возникают на небольшом выступе, резко дорсивентральные (вентральная сторона слабо вогнутая или плоская, дорсальная – резко выпуклая в средней части), с продленной верхушкой, на которой раскрываются широкой порой, вентральной стороной прижаты к нити, 55–70 \times 35–47.5 мкм. Отношение длины оогониев к ширине 1.38–1.83. Ооспоры не полностью заполняют оогонии, оставляя иногда довольно значитель-

ных размеров клев (рис. 4, 4), в зрелом состоянии светло-коричневые с рассеянными пятнами красноватого пигмента, сильнее концентрирующимися в центре, 46.25–57.5(62.5) \times 35–47.5 мкм. Отношение длины ооспор к ширине 1.15–1.62. Оболочка зрелых ооспор тонкая, гладкая, ~2 мкм толщ. По мере созревания ооспоры опадают с нити, оставаясь под оболочкой гаметангия (рис. 4, 4, 5).

Изученные образцы. Вологодская обл., Верховажский р-н, 1.2 км западнее дер. Дресвянка,

вблизи болота Лишкино, 60°23'15"N, 41°38'09"E, лесная дорога, вдоль колеи, заполненных водой, глинистый грунт, 30 VI 2019, *Philippov, Komarova V-293*. Ярославская обл., Некоузский р-н, стенка дренажной канавы по ул. Советская в с. Нов. Некоуз, у парка, на голой сырой глинистой почве, 21 V 2018, *Vishnyakov V-409*; там же, 1 VI 2018, *Vishnyakov V-186, V-402*; там же, высохшая лужа на тропе вдоль ихтиологического канала в пос. Борок, на сыром грунте под разреженными зарослями болотника, 3 VIII 2018, *Vishnyakov V-133*; там же, местечко Андреевское, спуск к Ильди, на утоптанной слабо замшелой почве под лопухом и снытью, 4 VI 2019, *Vishnyakov V-26*. Республика Адыгея, Майкопский р-н, окр. станицы Даховская, дорога к скале Чертов Палец, 44°14'23.0"N, 40°14'03.3"E, в колеях притененной грунтовой дороги, 30 VIII 2020, *Vishnyakov, Prokina, Eremeev V-857*; там же, в месте ближе к Савранской канатной дороге, 44°15'01.0"N 40°12'24.4"E, в колеях притененной грунтовой дороги, 30 VIII 2020, *Vishnyakov, Prokina, Eremeev V-858*.

Объем вида составляют представители *Vaucheria* с гладкой и скульптурированной оболочкой зрелых ооспор, имеющие небольшие различия по форме антеридиев (Rieth, 1969, 1974, 1978). По антеридиям роговидной формы (рис. 4, 1, 3) образцы V-186, V-402, V-409 можно относить к *V. prolifera* f. *corniculata* Rieth. В других образцах морфология антеридиев осталась точно не изученной — их стенки либо деградировали к моменту сбора, либо были сильно повреждены при фиксации.

Распространение. Редкий мультирегиональный вид. Европа: Франция (Dangeard, 1939), Испания — Канарские острова (Linne von Berg, Kowallik, 1996), Великобритания (Johnson, Merritt, 2002), Дания (Christensen, 1952), Австрия (Simons, 1978; Linne von Berg, Kowallik, 1996), Нидерланды (Luykx, 1976), Германия (Rieth, 1974, 1978; Linne von Berg, Kowallik, 1996), Польша (Amirowicz, 1983); Африка: Алжир (Gauthier-Lièvre, 1955), Марокко (Gayral, Sasson, 1959); Северная Америка: США, атлантические штаты (Blum, 1972; Pecoira, 1980), Куба (Rieth, 1969); Австралия (Christensen, 1987; Entwisle, 1988). Фрагменты ареала занимают умеренные и субтропические области. Новый для России вид, найден в Ярославской, Вологодской областях и в Республике Адыгея, встречается очень редко.

Экология. Типичные биотопы — обнажения влажной почвы, притененные травами или деревьями, берега водоемов, местами эпизодического притока пресных или солоноватых вод (вид встречен на маршевых лугах при солености почвенного раствора 4‰ (Pecoira, 1980)). Экспериментально подтверждена толерантность вида к

солености среды в пределах 2–6.5‰ (Entwisle, 1988). Новые местонахождения вида в России — это редко используемые лесные грунтовые дороги или свежевырытые дренажные каналы.

5. *V. prolifera* var. *reticulospora* Rieth, 1978, Arch. Protistenk., 120(3): 284, fig. 1: a–l, Taf. 1: 1–11. (рис. 5)

Разновидность описана из культивируемого образца почвы, который был собран у дорожной лужи в горах Гарца в ноябре 1976 г. (“Hab.: Harz Mountains, near Tanne”, Rieth, 1978), при этом какой-либо фиксированный образец не был специально обозначен в качестве голотипа. В связи с этим возникает вопрос о соответствии названия одному из условий действительного обнародования (Turland et al., 2018: Art. 40.1). Мы полагаем, что обозначению типа удовлетворяет описание единственного сбора (Turland et al., 2018: Art. 40.2), из которого впоследствии был изолирован новый таксон. Отсутствие образцов в GAT, где работал Rieth, а также в JE, где был размещен его альгологический реестр (K. Pistrick, J. Hentschel, личные сообщения), подтверждает наше предположение, что материал, в частности препараты, с которых могли выполняться рисунки, не был подготовлен для длительного хранения и впоследствии утрачен; в JE хранится только папка с карандашными рисунками и записями измерений, сделанными 7–13 марта 1977 г. Вполне вероятно поэтому, что уже ко времени подготовки описания оригинальный материал состоял целиком из иллюстраций, поскольку только они были включены в протокол. В связи с этим, руководствуясь Кодексом (Turland et al., 2018: Art. 9.3, 9.12), мы предлагаем лектотипифицировать название одной из иллюстраций оригинального материала, которая использовалась в протоколе (Rieth, 1978: fig. 1: c); она показывает как признаки вида (характерная композиция апикально возникающих гаметангиев, симподиальное нарастание нити), так и собственный признак разновидности — скульптурированную оболочку зрелой ооспоры. Согласно реестру в JE, в котором она обозначена цифрой “1”, она выполнена 10 марта 1977 г.

Lectotype, designated here (illustration): Rieth, 1978, Arch. Protistenk., 120(3): fig. 1: c.

Морфология *V. prolifera* var. *reticulospora* в целом соответствует типовой разновидности (рис. 5, 1–4). Нити 12.5–31.25 мкм в диам. Антеридии 28–32.5 × 13.75–17.5 мкм. Оогонии 55–72.5 × 40–51.25 мкм. Отношение длины оогониев к ширине 1.21–1.59. Ооспоры частично заполняют оогонии, оставляя небольшую терминальную полость, 48.75–65 × 40–51.25 мкм шир. Отношение длины ооспор к ширине 1.12–1.44. Оболочка зре-

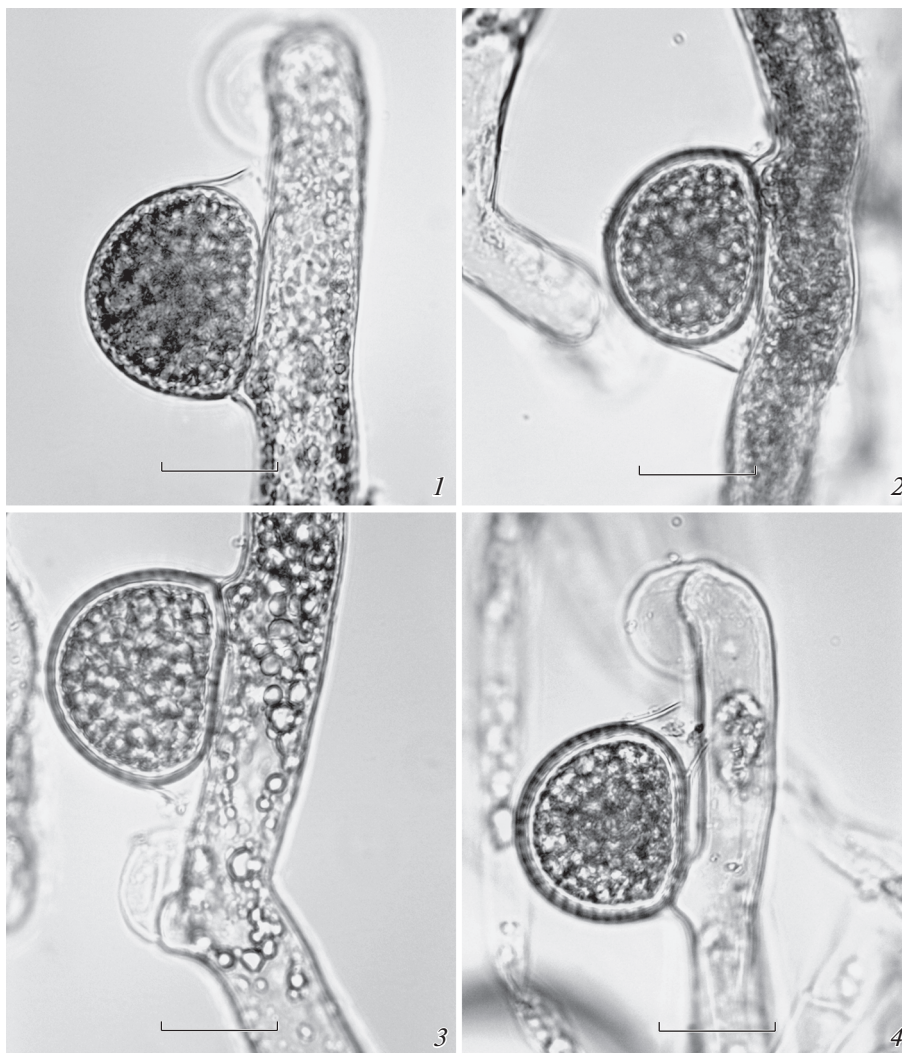


Рис. 5. Морфология *Vaucheria prolifera* var. *reticulospora*.

1–4 – гаметангиальные группы из 1 оогония и 1 антеридия. 1, 3, 4 – почвы пос. Борок, V-336; 2 – почва дер. Дубец, V-440. Масштабные линейки: 30 мкм.

Fig. 5. Morphology of *Vaucheria prolifera* var. *reticulospora*.

1–4 – gametangial groups consisting of 1 oogonium and 1 antheridium. 1, 3, 4 – soils of Borok, V-336; 2 – soil of Dubets, V-440. Scale bars: 30 μ m.

лых ооспор 3–4.9 мкм толщ., в поперечном сечении скульптура оболочки проявляется как темные пронизывающие каналы (рис. 5, 4). Бесполое размножение апланоспорами.

Изученные образцы. Ярославская обл., Брейтовский р-н, лес за полем у дер. Дубец, на затененной грунтовой дороге к водохранилищу, на сырой слабо замшелой почве, 14 IX 2018, *Vishnyakov V-440*; там же, Некоузский р-н, колеи грунтовых дорог к Барскому пруду за прачечной в п. Борок, на сильно влажной гумусированной почве, 24 V 2018, *Vishnyakov V-336*; там же, на влажной нарушенной почве под липой, 13 VII 2019, *Vishnyakov V-313*.

Распространение. Редкая разновидность. Европа: Германия (Rieth, 1978); Северная Америка: США – Миссисипи (Pесога, 1980). Впервые в России обнаружена в трех местонахождениях в Ярославской обл.

Экология. По данным А. Rieth (1980) разновидность можно найти на почве поблизости мелких дождевых водоемов и дорожных луж в сосновых лесах. До некоторой степени сходны условия, в которых она обнаружена в России: избыточно влажная гумусированная или глинистая почва поблизости лужиц в следах от колес в смешанных лиственных лесах с липой и березой. Сборы фертильного *in situ* материала были сделаны весной, летом и осенью, что, таким образом, не подтвер-

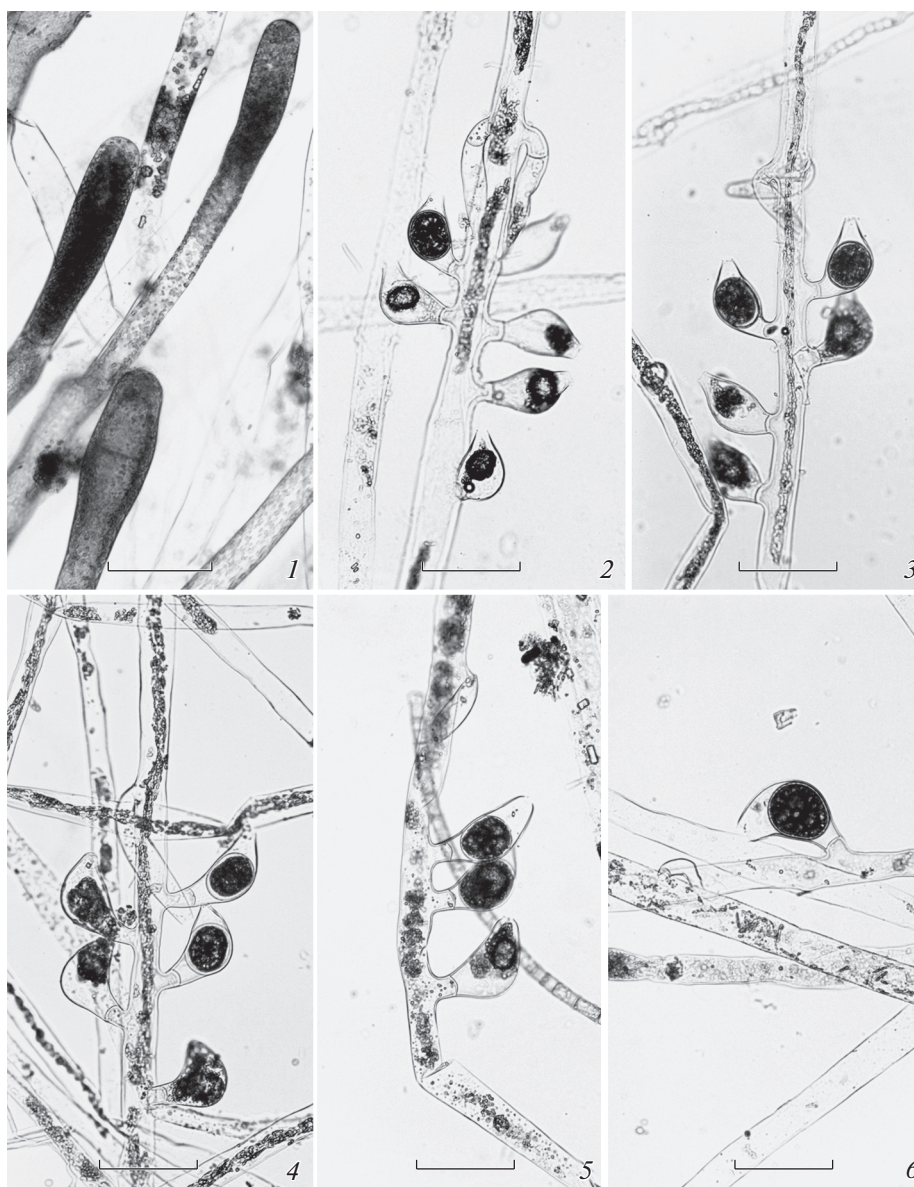


Рис. 6. Морфология *Vaucheria fontinalis*.

1 – зооспорангии; 2–6 – гаметангиальные группы с различным числом оогониев и антеридиев. 1 – р. Шумаровка, V-549; 2–4 – р. Тальцинка, V-485; 5, 6 – р. Кая, V-493. Масштабные линейки: 100 мкм.

Fig. 6. Morphology of *Vaucheria fontinalis*.

1 – zoosporangia; 2–6 – gametangial groups different in numbers of oogonia and antheridia. 1 – Shumarovka River, V-549; 2–4 – Tal'tsinka River, V-485; 5, 6 – Kaya River, V-493. Scale bars: 100 µm.

ждает мнения о *V. prolifera* var. *reticulospora* как о *Vaucheria*, размножающейся половым путем только весной (Rieth, 1980). Разновидность находили на маршевом лугу, но в зоне выше нормального уровня прилива (Ресога, 1980). Таким образом, *V. prolifera* var. *reticulospora* повторяет черты экологии, известные для типовой разновидности.

6. *V. fontinalis* (L.) T.A. Chr., 1968, Brit. Phycol. Bull., 3: 465, fig. 1–4. (рис. 6)

≡ *Conferva fontinalis* L., 1753, Sp. Pl.: 1164.

Лектотип (иллюстрация): Dillenius, 1742: 14, fig. 2: 3 (Christensen, 1968: 465).

= *V. ornithocephala* C. Agardh, 1817, Syn. Alg. Scand.: 49.

= *V. sericea* Lyngbye, 1819, Tent. Hydrophytol. Danicae: 78, fig. 21: B.

= *V. polysperma* Hassall, 1843, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1, 11: 429.

Нити слабо или умеренно ветвящиеся, 17.5–42 мкм в диам. Антеридии одиночные (рис. 6, 4–6)

или парные (рис. 6, 2, 3), в последнем случае нередко расположены на диаметрально противоположных сторонах нити, прижаты или отстоят от нее, почти сидячие или на коротких прямых или горизонтально изогнутых ножках, трубковидные, 62.5–135 × 21.25–30 мкм. Оогонии 65–100 × 40.5–52.5 мкм, сгруппированы по (1)2–8 на одной или противоположных сторонах нити (примерно под углом 180°), на коротких или продленных ножках, каждый раскрывается на верхушке довольно широкой порой. Ооспоры не полностью заполняют оогонии, оставляя полости в проксимальной и дистальной частях, почти шаровидные, 48.75–75.5 × 40.5–52.5 мкм, в зрелом состоянии светло-коричневые с диффузно рассеянными пигментными пятнами. Бесполое размножение синзооспорами. Зооспорангии апикальные, слабо-булавовидные или вздуто-цилиндрические, 172.5–200 × 52.5–55 мкм (рис. 6, 1).

Изученные образцы. Вологодская обл. Реки Кьяма и Шима (IBIW!), р. Вотча, *V-309* (Vishnyakov et al., 2020). Иркутская обл., Ангарский р-н, р. Мегет ниже пруда у дер. Шароны, в русле на быстрине между камнями, 31 VII 2014, *Vishnyakov V-690*; там же, Иркутский р-н, р. Кая за рабочим пос. Маркова, в перифитоне камней около а/м моста, в слабо текущей воде, 1 IX 2015, *Vishnyakov V-493*; там же, р. Большая в рабочем пос. Бол. Речка, под сваей пешеходного моста, в слабо проточной воде, 4 X 2013, *Vishnyakov V-494*; там же, р. Тальцинка в нижнем течении, на камнях на быстрине, 4 X 2013, *Vishnyakov V-485*; там же, Черемховский р-н, ручей Пьяный у дороги на с. Олот, на камнях на быстрине, 27 VII 2014, *Vishnyakov V-701*; там же, Шелеховский р-н, ручей, вытекающий из старицы р. Олха в пос. Бол. Луг, напротив детдома, в бетонной трубе под дорогой, на быстрине, 6 VII 2012, *Vishnyakov V-743*; там же, ручей в с. Олха в окр. ж/д ст. Олха, крупная дернина в застойной воде у берега, 9 V 2013, *Vishnyakov V-734*; там же, правая протока р. Олха в с. Олха ниже деревянного моста, в слабо проточной воде на камнях, 22 V 2015, *Vishnyakov V-770*; там же, ручей на окраине пос. Пионерск около объездной дороги, массовыми скоплениями в углублении перед бетонной трубой, 31 VII 2014, *Vishnyakov V-791, V-792*. Краснодарский край, город-курорт Геленджик, р. Хотецай в хуторе Джанхот, нижнее течение, между камнями в медленно текущей воде, электропроводность 690 мкСм/см, pH 8.3, 22 VII 2019, *Vishnyakov, Belyakov V-461*. Санкт-Петербург. Ручей в г. Сестрорецк, *V-84* (Vishnyakov et al., 2020). Ярославская обл., Некоузский р-н, р. Латка под а/м мостом дороги на с. Лацкое, на камнях в русле, 16 VI 2016, *Vishnyakov V-374*; там же, р. Шумаровка у дороги на Брейтово, на бетонной плите под мостом на стремнине, массово, t =

= 7.2°C, электропроводность 304 мкСм/см, pH 7.84, 7 V 2017 [гаметангии в культуре 22 V 2017], *Vishnyakov V-549*; там же, Рыбинский р-н, р. Карановская у дер. Мартюнино, в месте пересечения с дорогой Рыбинск–Шашково–Тутаев, в воде на бетонных плитах, в трубах под мостом, в местах орошения струями воды, массово, электропроводность 513 мкСм/см, 24 V 2019, *Vishnyakov, Belyakov, Tikhonov V-29, V-30*.

V. fontinalis – очень изменчивый и полиморфный вид. Выделялось до 8 внутривидовых таксонов главным образом на основе формы оогониев и числа последних в составе гаметангиальной группы; все они были описаны в составе *V. ornithocephala* и *V. polysperma* (Guiry, Guiry, 2020). Наблюдения за изменчивостью вида в изученных материалах позволили признать нецелесообразность выделения внутривидовых таксонов у *V. fontinalis*.

Примечание. Критическим для определения является описанный из Китая *V. bilateralis* Jao (Jao, 1936), сходный с *V. fontinalis* по диаметру вегетативных нитей и форме оогониев. За собственный его признак была принята организованность гаметангиев по обе стороны нити. Между тем, в некоторых популяциях *V. fontinalis* этот признак тоже прослеживается (например, Krzyk, 2001: 170, fig. 2: 4–6, fig. 4: 1), и он часто отмечался в изученных материалах, особенно сибирских (рис. 6, 2, 3). С.-С. Jao дал отличительный диагноз своего вида от *V. ornithocephala* (это название впоследствии было установлено синонимом *V. fontinalis*; Christensen, 1968: 463). Между тем, в литературе, существовавшей к моменту описания *V. bilateralis*, расположение гаметангиев по обе стороны нити не акцентировалось, и С.-С. Jao, возможно, просто не учитывал этого. Другим критическим видом можно считать североамериканский *V. jonesii* Prescott (Prescott, 1938), напоминающий *V. fontinalis* по форме и композиции заполняющими оогонии.

Распространение. Довольно редкий мультирегиональный вид, известный в ряде стран Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америк. Распространение вида в России было проанализировано в связи с недавними находками в Вологодской, Иркутской областях и Санкт-Петербурге (Vishnyakov, 2019; Vishnyakov et al., 2020). Вид был достоверно известен из немногих местонахождений на севере европейской части, в Сибири – только из Прибайкалья. Находки в Ярославской обл. и Краснодарском крае публикуются впервые.

Экология. Вид встречается в водоемах и водотоках широкого диапазона минерализации воды. Часто проявляет себя как реофил, обнаруживаясь

в эпилитоне или метафитоне небольших рек и ручьев иногда с очень сильным течением (Whitford, 1943). Крупные по площади сообщества *V. fontinalis* наблюдались на перекатах малых водотоков (реки Тальцинка, Латка, ручей Пьяный), а также в местах искусственного сужения русел, на уступах, где создаются условия, близкие водопадным (реки Шумаровка, Карановская). В застойной воде встречается в виде рыхлых ватообразных скоплений (ручьи в Пионерске, Олхе, р. Кая). *V. fontinalis* выносит сильное затенение и выделяется приуроченностью к биотопам с низкой температурой воды (Johnson, Merritt, 2002). Температурный оптимум вида, оцениваемый по самым высоким значениям скорости фотосинтеза, составляет 10°C (Necchi, 2004), и это значение выявлено в тропической популяции, обнаруженной при более высокой температуре воды *in situ*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе восстановлено забытое название *V. rostellata*, а объем секции *Tubuligerae* расширен описанием двух новых видов, *V. pseudaversa* и *V. megalaversa*. В России секция представлена 6 таксонами (5 видами и 1 разновидностью), из которых 4 приводятся нами впервые (*V. megalaversa*, *V. prolifera* и его разновидность, *V. rostellata*), 1 является условно новым (*V. pseudaversa*) и 1 был известен ранее под другими названиями (*V. fontinalis*). Новые находки расширили представления об ареалах этих таксонов. Между тем, в результате более узкого определения объема таксона в группе морф “*V. aversa*”, ареалы некоторых видов следует считать не такими обширными, как предполагалось ранее. По представленным здесь данным получилось, что *V. rostellata*, или *V. aversa sensu stricto*, — это вид, ограниченный приатлантическими регионами Европы и Северной Америки (в России найден только в Причерноморье). *V. pseudaversa* имеет мультирегиональный ареал, но с большими дизъюнкциями в Азии, а похожий на него *V. megalaversa* распространен только в Сибири и на Дальнем Востоке. Эти особенности географического распространения оставались бы скрытыми, если бы этот комплекс морф традиционно трактовался как один полиморфный вид.

Встречающиеся в России виды секции *Tubuligerae* очень разнообразны по экологическим предпочтениям. Они встречаются в водоемах, разнообразных гидроморфных биотопах и на влажных почвах. Водными видами являются *V. fontinalis* и *V. megalaversa*, только изредка встречающиеся в гидроморфных биотопах; в таких случаях их талломы контактируют с воздухом, оставаясь погруженными в избыточно влажный грунт. Исходя из

литературных данных по экологии *Vaucheria*, имеющих морфологию *V. rostellata* и *V. pseudaversa*, можно заключить, что эти виды способны обитать в более широком спектре биотопов. Однако в России *V. rostellata* известен только из водоема родникового типа, а *V. pseudaversa* встречался главным образом на влажных почвах, реже — на сфагновых болотах или на отмелях водоемов. *V. prolifera* и его разновидность — это наземные таксоны, обитающие на влажных почвах вблизи временных водоемов.

В заключение следует отметить, что один вид секции, *V. pseudaversa*, охраняется в России на региональном уровне. Под названием *V. aversa* он включен в Красную книгу Ленинградской обл. (Красная..., 2018) как уязвимый по причине ограниченности в распространении вид, а в Красную книгу Омской обл. (Красная..., 2015) — как редкий вид с неопределенным статусом. Причиной охраны в обоих случаях послужила высокая степень редкости, оцененная по единичным, а в случае Ленинградской обл., и довольно давним находкам. Между тем, факторы, создающие угрозу его выживанию, остаются доподлинно неизвестными. В рамках этого исследования не было обнаружено оснований для включения видов секции в число охраняемых, однако правильным будет отнесение их к категории “недостаточно данных” (DD).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен к.б.н. Р.Е. Романову, к.б.н. Д.А. Филиппову и А.С. Комаровой за представленные образцы, к.б.н. Е.А. Белякову, к.б.н. К.И. Прокиной, Н.Г. Еремееву, д.б.н. О.А. Тимошкину, д.б.н. В.В. Тахтееву за возможность принять участие в экспедициях, Dr. K. Pistrick и Dr. J. Hentschel за информацию о наследии Альфреда Рита, к.б.н. И.В. Соколовой и к.б.н. А. Н. Сенникову за консультации по вопросам номенклатуры.

Работа выполнена в рамках госзадания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690096-1. В 2016–2017 гг. отдельные результаты были получены при реализации проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 16-34-01139.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amiowicz A. 1983. *Vaucheria* species in the neighborhood of Cracow. — *Fragm. Flor. Geobot.* 29 (3–4): 465–474.
- Arechavaleta J. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. — *Anales del Ateneo del Uruguay.* 4 (17): 18–28.
- [Bashenkhayeva et al.] Башенхаева Н.В., Томберг И.В., Иошиока Т. 2005. Характеристика аллохтонного органического вещества в воде малых притоков за-

- падного побережья оз. Байкал. — В кн.: Фундаментальные проблемы изучения и использования воды и водных ресурсов. Иркутск. С. 393–395.
- Behre K. 1961. Die Algenbesiedlung der Unterweser unter Berücksichtigung ihrer Zuflüsse. — Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven. 7 (2): 71–263.
- Birckner V. 1912. Die Beobachtung von Zoosporenbildung bei *Vaucheria aversa* Hass. — Flora. 104: 167–171. [https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)31525-2](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)31525-2)
- Blum J.L. 1972. Vaucheriaceae. — In: North American flora. Series II. Part 8. New York. 64 p.
- Candolle A.P. de 1801. Extrait d'un rapport sur les conferves. — Bull. Sci. Soc. Philom. Paris. 3 (51): 17–21.
- Christensen T.A. 1952. Studies on the genus *Vaucheria*. I. A list of finds from Denmark and England with notes on some submarine species. — Bot. Tidsskr. 49: 171–188.
- Christensen T.A. 1968. *Vaucheria* types in the Dillenian herbaria. — Brit. Phycol. Bull. 3 (3): 463–469. <https://doi.org/10.1080/00071616800650051>
- Christensen T.A. 1987. Some collections of *Vaucheria* (Tribophyceae) from south-eastern Australia. — Aust. J. Bot. 35: 617–629. <https://doi.org/10.1071/BT9870617>
- Corillion R. 1953. Sur deux *Vaucheria* rares pour le Nord-Ouest de la France. — Bull. Soc. Sci. Bretagne. 28: 65–66.
- Dangeard P.J.L. 1939. Sur les algues *Vaucheria* observées dans la région du Sud-Ouest et sur une nouvelle espèce de ce genre. — C. r. hebdom. Seanc. Acad. Sci., Paris, Ser. D. 208 (4): 297–299.
- Dillenius J.J. 1742 [“1741”]. Historia muscorum. Oxford. 576 p.
- Entwistle T.J. 1988. A monograph of *Vaucheria* (*Vaucheriaceae*, Chrysophyta) in south-eastern mainland Australia. — Aust. Syst. Bot. 1 (1): 1–77. <https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Gauthier-Lièvre L. 1955. Le genre *Vaucheria* en Afrique du Nord. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 46 (7–8): 301–331.
- Gayral P., Sasson A. 1959. Résultats de recherches sur la flore algale d'une mare temporaire du Maroc. — Rev. Alg., Nouv. Sér. 4 (3): 152–160.
- Götz H. 1897. Zur Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. speciell der Arten der Umgebung Basels. — Flora. 83: 88–134.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway: <https://www.algaebase.org>
- Hassall A.H. 1843. Descriptions of British freshwater Confervae, mostly new, with observations on some of the genera. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1. 11: 428–437. <https://doi.org/10.1080/03745484309442466>
- Hassall A.H. 1845. A history of the British freshwater algae, including descriptions of the Desmidiaceae and Diatomaceae. Vol. II. London. 24 p. + pl. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4747>
- Heering W. 1907. Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins und der angrenzenden Gebiete der Freien und Hansestadt Lübeck und des Fürstentums Lübeck mit Berücksichtigung zahlreicher Gebiete bisher nicht beobachteten Gattungen und Arten. 2 Teil: Chlorophyceae (Allgemeines—Siphonales). — In: Mitteilungen aus den Botanischen Staatsinstituten in Hamburg: Beich. zum Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten 24. Hamburg. P. 105–235.
- Hirn K.E. 1900. Finnländische Vaucheriaceen. — Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 26: 85–90.
- Islam A.K.M.N. 1976. Addition to the species of *Vaucheria* in Bangladesh. — The Dacca University Studies, Part B. 24 (1): 59–62.
- Jao C.-C. 1936. Studies on the freshwater algae of China II. Vaucheriaceae from Szechwan. — Sinensia. 7: 730–747.
- Johnson L.R., Merritt R. 2002. Order Vaucheriales. — In: The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge. P. 261–270.
- [Krasnaya...] Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Омской области. 2015. Омск. 636 с.
- Krieg H., Eller T., Kies L. 1988. Verbreitung und Ökologie der *Vaucheria*-Arten (Tribophyceae) des Elbe-Ästuars und der angrenzenden Küste. — Helgoländer Meeresunters. 42 (3): 613–636. <https://doi.org/10.1007/BF02365631>
- Krzyk A. 2001. New localities of several species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Poland. — Polish Bot. J. 46 (2): 169–174.
- Kützing F.T. 1834. Algarum aquae dulcis Germanicarum, collegit Fridericus Traugott Kützing. Decas 11–12. Halle. № 101–120.
- Kützing F.T. 1845. Phycologia germanica. Nordhausen. 340 p.
- Kützing F.T. 1849. Species algarum. Leipzig. 922 p.
- Kützing F.T. 1856. Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange. Vol. VI, fasc. 2. Nordhausen: 35 p. + pl. 50–100.
- Linne von Berg K.-H., Kowallik K.V. 1996. Biogeography of *Vaucheria* species from European freshwater/soil habitats: implications from chloroplast genomes. — Hydrobiologia. 336: 83–91. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0908-8_7
- Luyckx R.W. 1976. *Vaucheria prolifera* Dangeard op de dijk in polder „Het Noorden” op Texel. — Gorteria. 8 (1): 16–19.
- Magnus P. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. By J. Archavaleta. (Aus Anales del Ateneo del Uruguay. 2. Jahrg. T. IV. Nr. 17. 1883. p. 18. Mit 2 col. Tafeln 5 u. 6.). — Bot. Zeit. 38: 627–628.

- Necchi O. 2004. Photosynthetic responses to temperature in tropical lotic macroalgae. — *Phycol. Res.* 52 (2): 140–148.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2004.tb00322.x>
- Oltmanns F. 1895. Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. — *Flora*. 90: 388–420.
- Pecora R.A. 1980. Observations on the genus *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from the Gulf of Mexico. — *Gulf Res. Rep.* 6 (4): 387–391.
<https://doi.org/10.18785/gr.0604.06>
- Prescott G.W. 1938. A new species and a new variety of the algal genus *Vaucheria* De Candolle with notes on the genus. — *Trans. Amer. Micr. Soc.* 57 (1): 1–10.
<https://doi.org/10.2307/3222798>
- Prescott G.W. 1970. Algae of the western Great Lakes area. Dubuque. 977 p.
- [Raida et al.] Райда О.В., Бурова О.В., Ольшанський І.Г. 2020. Нова знахідка *Vaucheria aversa* Hass. (Ochrophyta, Xanthophyceae) в Україні. — *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*. 12 (1): 105–110.
- Rieth A. 1963. Die Algen der chinesisch-deutschen biologischen Sammelreise durch Nord- und Nordostchina 1956 I. Die Vaucheriaceen. I. Teil. — *Limnologica*. 1 (4): 287–313.
- Rieth A. 1969. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen. XV. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard (1939) in Kuba und die Beziehungen dieser Art zu *Vaucheria jaoi* Ley (1944). — *Arch. Protistenk.* 111: 252–263.
- Rieth A. 1974. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen XVII. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939 aus dem Harz. — *Kulturpflanze*. 22: 45–60.
<https://doi.org/10.1007/BF02070662>
- Rieth A. 1978. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceae XIX. Der Formenkreis von *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939. — *Arch. Protistenk.* 120 (3): 278–286.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80003-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80003-7)
- Rieth A. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 4. Xanthophyceae. 2 Teil. Jena. 147 p.
- Santra S.C., Adhya T.K. 1976. Vaucheriaceae of Eastern Himalayas (India). — *Nova Hedw.* 27 (3–4): 655–659.
- Sarma P. 1974. Additions to the freshwater algae of New Zealand II. Some *Vaucheria* from Slipper Island. — *Tane*. 20: 86–100.
- Schneider C.W., Lane C.E., Norland A. 1999. The freshwater species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut. — *Rhodora*. 101: 234–263.
- Silva P.C. 1952. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* 25: 241–323.
- Simons J. 1978. *Vaucheria riethii* nov. spec., *V. undulata* Jao und weitere *Vaucheria*-Funde aus dem Triebental, Österreich. — *Arch. Protistenk.* 120 (4): 393–400.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80030-X](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80030-X)
- Skuja H. 1931. Die Algenflora von Insel Mortizholm im Usmaitensee. — *Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, Neue Folge*. 19: 1–20.
- [Sviridenko et al.] Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Евженко К.С., Ефремов А.Н. 2015. Находка *Vaucheria aversa* Hass. (Vaucheriales, Xanthophyta) на Западно-Сибирской равнине. — *Вестник Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биол.* 1: 66–69.
- Turland N.J., Wiersma J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Glashütten*. 254 p.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- [Vishnyakov et al.] Вишняков В.С., Романов Р.Е., Черемис Е.В., Киприянова Л.М., Чернова А.М., Комарова А.С., Филиппов Д.А. 2020. Новые находки *Vaucheria* (Ochrophyta, Xanthophyceae) в России. — *Нов. сист. низш. раст.* 54 (1): 7–41.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.7>
- [Vishnyakov] Вишняков В.С. 2019. Местонахождения вошерий (*Vaucheria*, Xanthophyceae) в Иркутской области и Республике Бурятия. — *Тр. ИБВВ РАН*. 85/88: 44–58.
- [Walz] Вальц Я.Я. 1865. Морфология и систематика рода *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.). — *Унив. изв. (Киев)*. 11: 1–40.
- Wang Q.-X., Bao W.-M. 1991. A study on Vaucheriaceae from Northeastern China. — *Bull. Bot. Res.* 11 (2): 37–58.
- Whitford L.A. 1943. The fresh-water algae of North Carolina. — *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 59 (2): 131–170.
- Wittrock V., Nordstedt O., Lagerheim G. 1903. Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue Scandinavicae, quas adjec-tis algis marinis chlorophyllaceis et phycochromaceis: Fasc. 33. Lund. № 1551–1600.
- Yamagishi T. 1959. Genus *Vaucheria* in Japan. — *J. Jap. Bot.* 34 (3): 8–21.
- [Zauer] Зауер Л.М. 1963. Новые находки *Vaucheria* в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 48 (2): 264–266.
- [Zauer] Зауер Л.М. 1977. Флора споровых растений СССР. Т. 10: Сифоновые водоросли. Л. 236 с.
- Żelazna-Wieczorek J. 2002. *Vaucheria* species from selected regions in Poland. — *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 71 (2): 129–139.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2002.015>
- [Zhilkina] Жилкина И.Н. 2008. Род *Vaucheria* (Xanthophyceae) в Молдавии. — *Бот. журн.* 93 (8): 1188–1199.

REVISION OF *VAUCHERIA* SECT. *TUBULIGERAE* (XANTHOPHYCEAE) IN RUSSIA

V. S. Vishnyakov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russia
e-mail: aeonium25@mail.ru*

The paper presents new data on the section *Tubuligerae* of the genus *Vaucheria* in Russia. The section is expanded by description of two new species, *V. pseudaversa* sp. nov. and *V. megalaversa* sp. nov. One neglected name, *V. rostellata*, is reinstated for the species widely known as *V. aversa*. In Russia, five species and one variety were identified, including four newly recorded taxa, *Vaucheria rostellata*, *V. prolifera*, *V. prolifera* var. *reticulospora* and *V. megalaversa*. The paper provides morphological descriptions covering the studied specimens, as well as data on synonymy, taxonomy, distributions and ecology.

Keywords: *Vaucheria*, new species, new records, morphology, distribution, Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The author acknowledges Dr. R.E. Romanov, Dr. D.A. Philippov and A.S. Komarova for collecting some samples used in the study. Many thanks due to Dr. E.A. Belyakov, Dr. K.I. Prokina, N.G. Ereemeev, Dr. O.A. Timoshkin, and Dr. V.V. Takhteev for opportunity to participate in expeditions in Siberia and European Russia. Dr. K. Pistrick and Dr. J. Hentschel are specially acknowledged for important information about Alfred Rieth's heritage. The author also acknowledges Dr. I.V. Sokolova and Dr. A.N. Sennikov for helpful discussion on nomenclatural issues. The work was carried out within the framework of the state assignment of the IBIW RAS, theme AAAA-A18-118012690096-1. Some results were obtained during the work supported by the Russian Foundation for Basic Research in 2016–2017, project 16-34-01139.

REFERENCES

- Amirowicz A. 1983. *Vaucheria* species in the neighborhood of Cracow. — *Fragm. Flor. Geobot.* 29 (3–4): 465–474.
- Arechavaleta J. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. — *Anales del Ateneo del Uruguay.* 4 (17): 18–28.
- Bashenkhaeva N.V., Tomberg I.V., Yoshioka T. 2005. Kharakteristika allokhthonnogo organicheskogo veshchestva v vode malykh pritokov zapadnogo poberezh'ya oz. Baikal [Characteristic of allochthonous organic matter in water of small tributaries of western coast of Lake Baikal]. — In: *Fundamental'nye problemy izucheniya i ispol'zovaniya vody i vodnykh resursov. Irkutsk.* P. 393–395 (In Russ.).
- Behre K. 1961. Die Algenbesiedlung der Unterweser unter Berücksichtigung ihrer Zuflüsse. — *Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven.* 7 (2): 71–263.
- Birckner V. 1912. Die Beobachtung von Zoosporenbildung bei *Vaucheria aversa* Hass. — *Flora.* 104: 167–171. [https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)31525-2](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)31525-2)
- Blum J.L. 1972. *Vaucheriaceae*. — In: *North American flora. Series II. Part 8.* New York. 64 p.
- Candolle A.P. de 1801. Extrait d'un rapport sur les conferves. — *Bull. Sci. Soc. Philom. Paris.* 3 (51): 17–21.
- Christensen T.A. 1952. Studies on the genus *Vaucheria*. I. A list of finds from Denmark and England with notes on some submarine species. — *Bot. Tidsskr.* 49: 171–188.
- Christensen T.A. 1968. *Vaucheria* types in the Dillenian herbaria. — *Brit. Phycol. Bull.* 3 (3): 463–469. <https://doi.org/10.1080/00071616800650051>
- Christensen T.A. 1987. Some collections of *Vaucheria* (Triphophyceae) from south-eastern Australia. — *Australian J. Bot.* 35: 617–629. <https://doi.org/10.1071/BT9870617>
- Corillion R. 1953. Sur deux *Vaucheria* rares pour le Nord-Ouest de la France. — *Bull. Soc. Sci. Bretagne.* 28: 65–66.
- Dangeard P.J.L. 1939. Sur les algues *Vaucheria* observées dans la région du Sud-Ouest et sur une nouvelle espèce de ce genre. — *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris, Ser. D.* 208 (4): 297–299.
- Dillenius J.J. 1742 [“1741”]. *Historia muscorum.* Oxford. 576 p.
- Entwisle T.J. 1988. A monograph of *Vaucheria* (Vaucheriaceae, Chrysophyta) in south-eastern mainland Australia. — *Aust. Syst. Bot.* 1 (1): 1–77. <https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Gauthier-Lièvre L. 1955. Le genre *Vaucheria* en Afrique du Nord. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.* 46 (7–8): 301–331.
- Gayral P., Sasson A. 1959. Résultats de recherches sur la flore algale d'une mare temporaire du Maroc. — *Rev. Alg., Nouv. Sér.* 4 (3): 152–160.
- Götz H. 1897. Zur Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. speciell der Arten der Umgebung Basels. — *Flora.* 83: 88–134.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. *AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway:* <https://www.algaebase.org>
- Hassall A.H. 1843. Descriptions of British freshwater Confervae, mostly new, with observations on some of the

- genera. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 1. 11: 428–437.
<https://doi.org/10.1080/03745484309442466>
- Hassall A.H. 1845. A history of the British freshwater algae, including descriptions of the Desmidiaceae and Diatomaceae. Vol. II. London. 24 p. + pl.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.4747>
- Heering W. 1907. Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins und der angrenzenden Gebiete der Freien und Hansestadt Lübeck und des Fürstentums Lübeck mit Berücksichtigung zahlreicher Gebiete bisher nicht beobachteten Gattungen und Arten. 2 Teil: Chlorophyceae (Allgemeines—Siphonales). — In: Mitteilungen aus den Botanischen Staatsinstituten in Hamburg: Beich. zum Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten 24. Hamburg. P. 105–235.
- Hirn K.E. 1900. Finnländische Vaucheriaceen. — Meddeland. Soc. Fauna Fl. Fenn. 26: 85–90.
- Islam A.K.M.N. 1976. Addition to the species of *Vaucheria* in Bangladesh. — The Dacca University Studies, Part B. 24 (1): 59–62.
- Jao C.-C. 1936. Studies on the freshwater algae of China II. Vaucheriaceae from Szechwan. — Sinensia. 7: 730–747.
- Johnson L.R., Merritt R. 2002. Order Vaucheriales. — In: The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge. P. 261–270.
- Krasnaya kniga Leningradskoi oblasti: Obyekty rastitelnogo mira. [Red Data Book of the Leningrad Region]. 2018. St. Petersburg. 848 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Omskoi oblasti [Red Data Book of the Omsk Region]. 2015. Omsk. 636 p. (In Russ.).
- Krieg H., Eller T., Kies L. 1988. Verbreitung und Ökologie der *Vaucheria*-Arten (Tribophyceae) des Elbe-Ästuars und der angrenzenden Küste. — Helgoländer Meeresunters. 42 (3): 613–636.
<https://doi.org/10.1007/BF02365631>
- Krzyk A. 2001. New localities of several species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Poland. — Polish Bot. J. 46 (2): 169–174.
- Kützing F.T. 1834. Algarum aquae dulcis Germanicarum, collegit Fridericus Traugott Kützing. Decas 11–12. Halle. № 101–120.
- Kützing F.T. 1845. Phycologia germanica. Nordhausen. 340 p.
- Kützing F.T. 1849. Species algarum. Leipzig. 922 p.
- Kützing F.T. 1856. Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange. Vol. VI, fasc. 2. Nordhausen. 35 p. + pl. 50–100.
- Linne von Berg K.-H., Kowallik K.V. 1996. Biogeography of *Vaucheria* species from European freshwater/soil habitats: implications from chloroplast genomes. — Hydrobiologia. 336: 83–91.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-0908-8_7
- Luykx R.W. 1976. *Vaucheria prolifera* Dangeard op de dijk in polder „Het Noorden” op Texel. — Gorteria. 8 (1): 16–19.
- Magnus P. 1883. Los *Vaucheria* Montevideanos. By J. Archavaleta. (Aus Anales del Ateneo del Uruguay. 2. Jahrg. T. IV. Nr. 17. 1883. p. 18. Mit 2 col. Tafeln 5 u. 6.). — Bot. Zeit. 38: 627–628.
- Necchi O. 2004. Photosynthetic responses to temperature in tropical lotic macroalgae. — Phycol. Res. 52 (2): 140–148.
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2004.tb00322.x>
- Oltmanns F. 1895. Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. — Flora. 90: 388–420.
- Pecora R.A. 1980. Observations on the genus *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from the Gulf of Mexico. — Gulf Res. Rep. 6 (4): 387–391.
<https://doi.org/10.18785/grr.0604.06>
- Prescott G.W. 1938. A new species and a new variety of the algal genus *Vaucheria* De Candolle with notes on the genus. — Trans. Amer. Microsc. Soc. 57 (1): 1–10.
<https://doi.org/10.2307/3222798>
- Prescott G.W. 1970. Algae of the western Great Lakes area. Dubuque. 977 p.
- Raida O.V., Burova O.V., Olshanskyi I.G. 2020. New finding of *Vaucheria aversa* Hassall (Ochrophyta, Xanthophyceae) in Ukraine. — Scientific herald of Chernivtsi University. Biology (Biological Systems). 12 (1): 105–110 (In Ukr.)
- Rieth A. 1963. Die Algen der chinesisch-deutschen biologischen Sammelreise durch Nord- und Nordostchina 1956 I. Die Vaucheriaceen. 1. Teil. — Limnologica. 1 (4): 287–313.
- Rieth A. 1969. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen. XV. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard (1939) in Kuba und die Beziehungen dieser Art zu *Vaucheria jaoi* Ley (1944). — Arch. Protistenk. 111: 252–263.
- Rieth A. 1974. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen XVII. Über *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939 aus dem Harz. — Kulturpflanze. 22: 45–60.
<https://doi.org/10.1007/BF02070662>
- Rieth A. 1978. Beiträge zur Kenntnis der Vaucheriaceen XIX. Der Formenkreis von *Vaucheria prolifera* Dangeard 1939. — Arch. Protistenk. 120 (3): 278–286.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80003-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80003-7)
- Rieth A. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 4. Xanthophyceae. 2 Teil. Jena. 147 p.
- Santra S.C., Adhya T.K. 1976. Vaucheriaceae of Eastern Himalayas (India). — Nova Hedw. 27 (3–4): 655–659.
- Sarma P. 1974. Additions to the freshwater algae of New Zealand II. Some *Vaucheria* from Slipper Island. — Tane. 20: 86–100.
- Schneider C.W., Lane C.E., Norland A. 1999. The freshwater species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut. — Rhodora. 101: 234–263.
- Silva P.C. 1952. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method. — Univ. Calif. Publ. Bot. 25: 241–323.
- Simons J. 1978. *Vaucheria riethii* nov. spec., *V. undulata* Jao und weitere *Vaucheria*-Funde aus dem Triental, Österreich. — Arch. Protistenk. 120 (4): 393–400.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(78\)80030-X](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(78)80030-X)
- Skuja H. 1931. Die Algenflora von Insel Mortizholm im Us-maitensee. — Arbeiten des Naturforscher-Vereins zu Riga, Neue Folge. 19: 1–20.

- Sviridenko B.F., Sviridenko T.V., Yevzhenko K.S., Efremov A.N. 2015. *Vaucheria aversa* Hass. (Vaucheriales, Xanthophyta) found in the West Siberian plain. — Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya. 1: 66–69 (In Russ.).
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kuster W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Glashütten. 254 p. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Vishnyakov V.S., Romanov R.E., Chemeris E.V., Kipriyanova L.M., Chernova A.M., Komarova A.S., Philipov D.A. 2020. New records of *Vaucheria* (Ochrophyta, Xanthophyceae) in Russia. — Nov. Sist. Nizsh. Rast. 54 (1): 7–41 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.7>
- Vishnyakov V.S. 2019. The localities of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Irkutsk Region and Republic of Buryatia. — Transactions of IBIW. 85/88: 44–58 (In Russ.).
- Walz J.J. 1865. Morfologia i sistematika roda *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.) [Morphology and systematic of the genus *Vaucheria* DC. (*Ectosperma* Vauch.)]. — Univ. Izv. Kiev. 11: 1–40 (In Russ.).
- Wang Q.-X., Bao W.-M. 1991. A study on Vaucheriaceae from Northeastern China. — Bull. Bot. Res. 11 (2): 37–58.
- Whitford L.A. 1943. The fresh-water algae of North Carolina. — J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 59 (2): 131–170.
- Wittrock V., Nordstedt O., Lagerheim G. 1903. Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue Scandinavicae, quas adjec-tis algis marinis chlorophyllaceis et phycochromaceis: Fasc. 33. Lund. № 1551–1600.
- Yamagishi T. 1959. Genus *Vaucheria* in Japan. — J. Jap. Bot. 34 (3): 8–21. (In Japan.).
- Zauer L.M. 1963. New finds of *Vaucheria* in the Leningrad Region. — Bot. Zhurn. 48 (2): 264–266 (In Russ.).
- Zauer L.M. 1977. Siphonophyceae. Flora plantarum cryptogamarum URSS. Vol. 10. Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Żelazna-Wieczorek J. 2002. *Vaucheria* species from selected regions in Poland. — Acta Soc. Bot. Poloniae. 71 (2): 129–139. <https://doi.org/10.5586/asbp.2002.015>
- Zhilkina I.N. 2008. The genus *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Moldova. — Bot. Zhurn. 93 (8): 1188–1199 (In Russ.).

НОВЫЙ ВИД РОДА *ADENOPHORA* (CAMPANULACEAE) ИЗ СИБИРИ

© 2021 г. М. С. Князев

Ботанический сад УрО РАН
ул. 8 Марта, 202б, Екатеринбург, 620144, Россия
e-mail: knyasev_botgard@mail.ru

Поступила в редакцию 13.03.2020 г.
После доработки 01.04.2021 г.
Принята к публикации 07.04.2021 г.

Описан новый для науки вид *Adenophora tuvunica* Knjaz. и разновидность *Adenophora lamarckii* Fisch. var. *hirsuta* Knjaz. *Adenophora tuvunica* устойчиво отличается от схожих видов рода характерным курчавым опушением чашечек, цветоножек, листьев и стеблей в верхней половине побега, формой и размерами зубчиков на листьях, формой венчика и имеет хорошо очерченный ареал.

Ключевые слова: *Adenophora*, Campanulaceae, Сибирь, новый вид, новая разновидность

DOI: 10.31857/S0006813621070048

Род *Adenophora* имеет восточноазиатское происхождение, насчитывая не менее 50 видов, из которых лишь 9–10 произрастают западнее Байкала и только 2 распространены в Европе (Fedotov, 1957). В Приенисейской Сибири насчитывается 9 видов и подвидов: *Adenophora lamarckii* Fisch., *A. coronopifolia* Fisch., *A. golubintzevaeana* Reverd., *A. rupestris* Reverd., *A. stenanthina* (Ledeb.) Kitag., *A. sublata* Kom., *A. tricuspidata* (Fisch. ex Schlecht.) A. DC. (Olonova, 1996), а также недавно описанные (Kurbatsky, 2000; Stepanov, 2005) *A. gmelinii* subsp. *subjenisseensis* Kurbatsky и *A. sajansensis* Stepanov. Находки *A. liliifolia* (L.) DC. в Приенисейской Сибири, на наш взгляд, требуют дополнительных исследований: все они нетипичны и должны быть отнесены к другим видам или их гибридам. Несмотря на заметно меньшее разнообразие *Adenophora* в Приенисейской Сибири по сравнению с Дальним Востоком, местное видообразование *Adenophora* вполне выражено. Недавно описанные виды *Adenophora* из этого региона свидетельствуют, что изученность этого рода в данном регионе еще далека от завершения.

Критическое изучение всего материала по роду, хранящегося в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), позволило выявить еще одну географическую расу, по всей видимости, видового статуса, имеющую вполне устойчивые оригинальные морфологические

особенности и хорошо очерченный ареал с центром обилия в пределах Республики Тыва.

Ниже дано описание нового вида.

***Adenophora tuvunica* Knjaz., sp. nov.**

Caules 30–80 cm alt., pilis brevibus crispato-flexuosis tecti, in tertia parte inferiore glabri, in tertia parte media dense foliosi foliis 3–8 cm lg. et 5–8 mm lt., lanceolatis margine irregulariter dentatis (dentibus in quoque latere 2–6, haud magnis, sat obtusis); superne remote foliosi foliis lineari-lanceolatis, integerrimis; in tertia parte inferior admodum remote foliosi foliis 2–3 cm. lg., lanceolato-spathulatis, integerrimis, ad anthesin saepius arescentibus. Flores 5–15, in racemum subsecundum aut paniculam dispositi. Calyx breviter crispato-pilosus, dentes lanceolati extorsum aut retrorsum arcuate reflexi. Corolla campanulata, coerulea, 1.5–2 cm lg., ad 1/3 longitudine (vel aliquanto profundius) in lobos ovatos, obtusiusculos fissas; stylis inclusis; nectarium breve altitudo sua latitudinis subaequis. (Fig. 1.1). Fl. VII–VIII. – Стебли 30–80 см выс., покрыты короткими курчавыми, извилистыми волосками, в нижней трети голые, в средней трети густо облиственны листьями 3–8 см дл. и 5–8 мм шир., ланцетными, нерегулярно зубчатными (с 2–6 туповатыми, некрупными зубцами с каждой стороны);верху рассеянно облиственны линейно-ланцетными, цельнокрайными листьями; в нижней трети весьма рассеянно облиственны ланцетно-лопчатчатыми цельнокрайными листьями 2–3 см дл., обычно засыхающими ко времени цветения. Цветки в числе 5–15, в несколько однобоких кистях или метелках. Чашечки коротко курчаво-волосистые с ланцетными, дуговидно



Рис. 1. 1 – *Adenophora tuvinnica*; 2 – *A. lamarckii* var. *hirsuta*; 3 – *A. coronopifolia*.

1a – общий вид; 1б, 2б, 3б – средний стеблевой лист; 1в, 2в – чашечка и характер ее опушения. Масштабная линейка – 1 см.

Fig. 1. 1 – *Adenophora tuvinnica*; 2 – *A. lamarckii* var. *hirsuta*; 3 – *A. coronopifolia*.

1a – habit; 1b, 2b, 3b – medium stem leaf; 1v, 2v – calyx and its indumentum. Scale bar – 1 cm.

отогнутыми в стороны и назад зубцами. Венчик колокольчатый, синий, 1.5–2 см дл., до 1/3 длины (или несколько глубже) надрезан на яйцевидные, туповатые лопасти; столбик равен венчику; нектарник короткий, с длиной, равной ширине (рис. 1.1). Цв. VII–VIII.

Типус (тип): “Vallis fluminis Bej-Chem, prope lacum Sary-Kul, 31 VII 1892, № 491, P. Krylov”, fl. – “Долина реки Бей-Кхема, около оз. Сары-Куль, 31 VII 1892, № 491, П. Крылов”, цв. (holotypus – LE 01081346!).

Affinitas (родство). Ab *Adenophorae lamarckii* Fisch. var. *hirsutae* Knjaz. (Fig. 1.2), calyce pilis crispatis dense piloso (nec pilis rectis, patulis sat sparse piloso), dentibus foliorum minoribus, obtusiusculis (nec plus minusve acutis vel acutatis), corolla profundius fissa (pro tertia nec pro 1/4–1/5) differt; ab *A. coronopifoliae* Fisch. (Fig. 1.3) calyce pilis crispatis piloso (nec glabro), foliis latioribus, dentibus foliorum minoribus, obtusiusculis (nec acutatis), corolla profundius fissa (pro tertia nec pro 1/4–1/5) distat. – От *Adenophora lamarckii* Fisch. var. *hirsuta* Knjaz. (рис. 1.2) отличается чашечками, густо опушенными извилистыми волосками (а не рассеянно опушенными прямыми волосками), листьями с более мелкими, туповатыми зубцами (а не более или менее острыми и заостренными), венчиками более глубоко (на треть, а не на 1/4–1/5) надрезанными; от *A. coronopifolia* Fisch. (рис. 1.3) отличается чашечками, опушенными извилистыми волосками (а не голыми), более широкими листьями с более мелкими туповатыми (а не заост-

ренными на верхушке) зубцами, венчиками более глубоко (на треть, а не до 1/4–1/5) надрезанными.

Area geographica et oecologia (Распространение и экология). Tuva (sat communis) haec ad septentrionem rarescit: Krasnojarsk reg. australis – saepius in Sajam Occidentalis. In silvis collucatis montanis et pratis, montium 400–2000 m. s. m. attingit. – Тува (довольно обычно), редко на юге Красноярского края, прежде всего в Западном Саяне и еще реже по правобережью Енисея вниз по течению между Абаканом и Красноярском. В горных редколесьях и по лугам на высоте 400–2000 м над ур. м.

Paratypi (Паратипы). Россия. Республика Тува: N. Mongolia, ad fl. Kemtschik, 1882, Adrianow (LE!); Монголия СЗ, р. Ха-Кхем около Сарыкуль, 20 VII 1907, В. Дорогостайская (LE!); Усинский край и прилегающие части Урянхайских степей, 10 VII 1907, И.А. Шульга (2 листа – LE!); Пий-Хемский р-н, окрестности пос. Хадын, парковый лиственничный лес, 25 VII 1971, Е. Пеньковская, Л. Голошейкина (LE!); Западный Саян, Уюкский хребет, междуречье рек Эжим и Баян-кол, южный склон, опушка лиственничного леса, 12 VII 1975, М. Ломоносова, С. Васильев (LE!); Улуг-Хемский р-н, Западный Саян, Уюкский хребет, окрестности д. Эрбек в 20 км на север, южный склон, выс. 1300 м над ур. м., разнотравный луг, 21 VII 1975, М. Ломоносова, Т. Грушевская (LE!); Пий-Хемский р-н, Западный Саян, Уюкский хребет, долина р. Азют, злаково-разнотравный луг, 3 VIII 1975, М. Ломоносова, Н. Исакова (LE!); Пий-Хемский р-н, Западный Саян, Уюкский

хребет, верховья р. Арзак, северный склон, высота 1250 м над ур. м., березово-лиственничный лес, 1 VIII 1975, М. Ломоносова, Н. Исакова (LE!); Пий-Хемский р-н, окрестности с. Аржан, долина р. Чинжаш, закустаренный разнотравно-злаковый луг, 9 VII 1979, М. Ломоносова, О. Форонова (LE!); северные предгорья хребта Тану-Ола Тандинского р-на в 10–12 км к юго-западу от пос. Балгазын, 50°56' с.ш., 95°04' в.д., около 950 м над ур. м., луг среди тайги, 7 VIII 2002, В.В. Никитин, В.В. Бялт, А.К. Сытин (LE!); граница Кызылского и Каа-Хемского р-нов, водораздел Большого и Малого Енисея, Комтинский перевал и верховья р. Комту, стекающей с хр. Академика Обручева, 51°47'–51°57' с.ш., 95°24'–95°32' в.д., около 1200–2017 м над ур. м., берега реки с лиственничником, альпийские луга, 9 VII 2003, В.В. Никитин, И. Илларионова, Д.Н. Шауло (LE!); Пий-Хемский р-н, Западный Саян, Уюкский хребет, верховья р. Арзак, северный склон, высота 1250 м над ур. м., березово-лиственничный лес, 1 VIII 1975, М. Ломоносова, И. Исакова (LE!); **Красноярский край, Западный Саян:** Усинская котловина, лиственничный лес, 1 VIII 1959, К.И. Голубева, Г.А. Денисова, Т.П. Надеждина, П.К. Красильников, Г.Л. Семидеев, П.Д. Соколов (LE!); Усинский тракт близ ст. Тайга, лиственничный лес, 6 VIII 1959, они же (LE!); **юг Красноярского края по правобережью р. Енисей:** р. Мана, близ устья Нарвы, луг, 5 VIII 1902, Андрианов (2 листа – LE!); каменные склоны на левом берегу р. Маны, участок “Выезжий Лог”, 22 VII 1908, Волков (не вполне типичный – почти все листья цельнокрайные, LE!); Манский р-н, “Выезжий Лог”, 31 VII 1962, Г. Зверева, С. Казаков (LE!).

Описанный выше вид отличается от всех видов *Adenophora* Приенисейской Сибири прежде всего очень своеобразным курчавым опушением из извиленных или серповидных волосков. У прочих видов опушение обычно отсутствует или весьма редкое (иногда лишь по краю средних стеблевых листьев), из прямых или саблевидно изогнутых волосков. Среди материала коллекции БИН РАН (LE) мы выявили один образец *Adenophora lamarckii* Fisch. с довольно густым и равномерным

опушением. Эти растения описываем ниже как особую разновидность.

Adenophora lamarckii Fisch. var. *hirsuta* Knjaz. var. nova.

Ab *Adenophorae lamarckii* Fisch. var. *lamarckii* calyce, caulibus et foliis pilis rectis patulis sat densis pilosis (nec glabris) differt (Fig. 1.2) – От *Adenophora lamarckii* Fisch. var. *lamarckii* отличается чашечками, стеблями и листьями, опушенными довольно густыми прямыми, оттопыренными волосками (рис. 1.2).

Типус (тип): “Jenisej reg., Atchinsk distr., declivitas lapidosum collium ad [fl.] Tchernyj Jus, prope vicum Bolschoj Tojdonov, 20 VII 1913, № 913, S. Ju. Turkevitch”, fl. – “Енисейская губ., Ачинский уезд, каменный склон сопки у [р.] Черного Юса близ улуса Большой Тойдонов, 20 VII 1913, № 913, С. Ю. Туркевич”, цв. (holotypus – LE 01081347!).

Возможно, эта разновидность гибридного происхождения – *Adenophorae lamarckii* Fisch. var. *lamarckii* × *A. tuvinica* Knjaz.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены по теме НИР АААА-А17-117072810011-1 “Исследование и охрана фенотипического и генотипического разнообразия флоры и растительности России”, отчасти при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) в рамках научного проекта № 16-04-00895.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Fedorov] Федоров Ан.А. 1957. Семейство Колокольчиковые – Campanulaceae Juss. – В кн.: Флора СССР. Т. 24. С. 162–449.
- [Kurbatsky] Курбатский В.И. 2000. Новый подвид *Adenophora gmelinii* (Sprengler) Fisch. s.l. с территории Приенисейской Сибири. – Kyrlovia. 2 (1): 129–130.
- [Olopona] Олонова М.В. 1996. Семейство Campanulaceae – Колокольчиковые. – В кн.: Флора Сибири. Т. 12: Solanaceae – Lobeliaceae. С. 148–164.
- [Stepanov] Степанов Н.В. 2005. *Adenophora sajanensis* Stepanov. – В кн.: Красная книга Красноярского края. Растения и грибы. С. 61.

A NEW SPECIES OF THE GENUS *ADENOPHORA* (CAMPANULACEAE) FROM SIBERIA

M. S. Knyazev

Botanical Garden, Ural Branch RAS
Vosmogo Marta Str., 202b, Yekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: knyasev_botgard@mail.ru

The new species *Adenophora tuvinica* Knjaz. from Tuva and West Sayan of the Central Siberia (Russia: Republic of Tuva and Krasnoyarsk Region) and the new variety *Adenophora lamarckii* Fisch. var. *hirsuta* Knjaz. are described.

Keywords: *Adenophora*, Campanulaceae, Siberia, new species, new variety

ACKNOWLEDGEMENTS

The investigation was carried out within the framework of the research project AAAA-A17-117072810011-1, and partly supported by RFBR, project 16-04-00895.

REFERENCES

- Fedorov An.A. 1957. Campanulaceae Juss. – In: Flora USSR. Moscow; Leningrad. Vol. 24. P. 162–449 (In Russ.).
- Kurbatsky V.I. 2000. Novyi podvid *Adenophora gmelinii* (Sprengler) Fisch. s.l. s territorii Prieniseiskoi Sibiri [New subspecies *Adenophora gmelinii* (Sprengler) Fisch. s.l. from Yenisei Siberia]. – Krylovia. 2 (1): 129–130 (In Russ. and Latin).
- Olonova M.V. 1996. Campanulaceae – Kolokol'chikovyе [fam. Campanulaceae]. – Flora of Siberia. Vol. 12: Solanaceae – Lobeliaceae. P. 148–164 (In Russ.).
- Stepanov N.V. 2005. *Adenophora sajanensis* Stepanov. – In: Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraя [The Red Book of Krasnoyarsk region]. P. 61 (In Russ. and Latin).

Указатель новых названий растений
Index to new plant names

Algae

<i>Vaucheria megalaversa</i> Vishnyakov, sp. nov.	711
<i>Vaucheria pseudaversa</i> Vishnyakov, sp. nov.	707

Plantae vasculares

<i>Adenophora lamarekii</i> Fisch. var. <i>hirsuta</i> Knjaz., var. nova	726
<i>Adenophora tuvunica</i> Knjaz., sp. nov.	724

Указатель новых типов
Index to designated types

<i>Vaucheria prolifera</i> var. <i>reticulospora</i> Rieth	714
--	-----