

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
MYOSOTIS PSEUDOVARIABILIS POPOV (BORAGINACEAE)

С.С. Щербина¹, О.Д. Никифорова², А.И. Сысо³

¹Государственный природный заповедник “Центральносибирский”, 663246, Красноярский край,
Туруханский р-н, пос. Бор, ул. Грибная, 1а, Россия; sv-shh@mail.ru

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090,
Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; Nikiforovansk@yandex.ru

³Институт почвоведения и агрохимии СО РАН,
630090, Новосибирск, просп. Акад. Лаврентьева, 8/2, Россия; syso@mail.ru

Рассматриваются биоэкологические особенности *Myosotis pseudovariabilis* Popov из секция *Sylvatica* (Popov ex Riedl) Tzvelev, эндемика бассейна р. Енисей (Красноярский край). Обсуждаются вопросы таксономии, географического распространения, охраны вида, а также морфологические признаки вегетативных и генеративных органов. Проведены оригинальные исследования по элементному составу зеленой массы листьев *M. pseudovariabilis* в зависимости от состава почвы и экологических условий произрастания вида. Впервые изучены фенологические характеристики вида, а также реакция растений на аномальные погодные условия. Отмечено, что небольшие по площади популяции *M. pseudovariabilis* приурочены к зарослям кустарников в долинах рек и ручьев, а большие популяции характерны для лугов природного и антропогенного происхождения. Выявлено сопряженное развитие ценозов с участием *M. pseudovariabilis*, *Hieracium dissectum* Ledeb. и *Cirsium helenioides* (L.) Hill. *M. pseudovariabilis* является эксплерентом, его жизненная стратегия направлена на формирование длинных ползучих эпигеогенных корневищ, они радиально захватывают пространство за счет образования вегетативных розеточных побегов, у которых почки возобновления находятся на поверхности почвы и прикрываются сухими остатками листьев. В настоящее время за счет снижения деятельности человека бывшие сенокосы, пашни и огороды зарастают кустарниками и высокотравьем, что способствует созданию благоприятных условий для произрастания *M. pseudovariabilis* и увеличению числа его популяций, так как основной экологической нишей вида являются луговые кустарниковые сообщества евтрофного сукцессионного ряда растительности.

Ключевые слова: *Myosotis pseudovariabilis*, таксономия, биоэкология, морфология, жизненная стратегия, фенология, сообщества.

Для цитирования: Щербина С.С., Никифорова О.Д., Сысо А.И. 2023. Эколого-биологические особенности *Myosotis pseudovariabilis* Popov (Boraginaceae). Раст. мир Азиатской России. 16(1):13–27 DOI 10.15372/RMAR20230102

ВВЕДЕНИЕ

Myosotis pseudovariabilis Popov – редкий эндемичный вид бассейна р. Енисей. Описан во “Флоре СССР” монографом семейства Boraginaceae М.Г. Поповым (1953). В примечании к новому виду он отметил: “в окрестностях пос. Туруханск [Красноярский край] произрастает интересная незабудка, внешне напоминающая обычную лесную европейскую *M. sylvatica* [Hoffm.] или сибирскую *M. krylovii* Serg. по широким тeneвым листьям и по тонкому ползучему корневищу, сразу от них отличается удлинённой трубкой венчика и длинному столбику, а помимо того, более мелким венчиком. По удлинённой трубке венчика и длинному столбику она параллельна европейской горной *M. variabilis* Angelis и вообще к ней близка, но у *M. variabilis* венчик вдвое превосходит чашечку, и стол-

бик также вдвое длиннее чашечки, отгиб же венчика почти вдвое крупнее” (Попов, 1953: 376).

Эпитет “*pseudovariabilis*” связан с названием реликтовой европейской незабудки *M. variabilis*, характерной особенностью которой является длинная трубка венчика, значительно превышающая чашечку, и выступающий из нее столбик и пыльники. Эти признаки существенно отличают ее от *M. sylvatica*, с трубкой, равной длине чашечки, и коротким столбиком.

Во “Флоре СССР” М.Г. Попов виды родства *M. sylvatica*, в том числе *M. pseudovariabilis*, включил в самостоятельную группу “А – *Eusylvaticae* Popov” ряда *Sylvaticae* Popov (descr. ross.), представления о таксономии и объеме видов которого в последующие годы заметно изменились благодаря работам Т. Vestergren (1938) и J. Grau (1964a,b, 1965,

1970), в систему рода *Myosotis* L. введены новые признаки – форма ареолы эремов и основное число хромосом.

В настоящее время *M. pseudovariabilis* включен в подсекцию *Decumbentes* O.D. Nikif. секции *Sylvaticae*, для видов которой характерно длинное ползучее корневище с рыхло расположенными вегетативными розеточными побегами, длинная трубка венчика и выступающие из нее пыльники и столбик, узкоэллиптические, килеватые эремы с почковидной ареолой и основное число хромосом, $x = 8, 9$ (Никифорова, 2001). Подсекция *Decumbentes* включает восемь видов, которые в основном произрастают в лесах Западной Европы. Исследования морфологии эремов, пыльцевых зерен, а также рылец и папилл *M. pseudovariabilis* (Никифорова, 2002, 2006, 2008; Никифорова, Красников, 2020) показали, что ближайшим родственником *M. pseudovariabilis* является *M. decumbens* Host, произрастающий в горных лесах Скандинавского полуострова, а также анклавами в арктической части Кольского полуострова. У *M. decumbens* венчик крупный, 7–8 мм диам., трубка почти в 1.5 раза превышает длину чашечки, пыльники 0.8–1.2 мм дл., столбик короткий, почти в два раза короче чашечки. *M. pseudovariabilis* имеет более мелкий венчик, 5–6 мм диам., трубка незначительно выступает из чашечки, пыльники 0.9–1.0 мм дл., расположены чуть выше зева, а столбик заметнее длиннее чашечки.

M. pseudovariabilis морфологически близок алтае-саянскому виду *M. krylovii* Serg., от которого

хорошо отличается более длинной трубкой венчика и выступающим из чашечки столбиком.

Всестороннее изучение биологических характеристик *M. pseudovariabilis*, его морфологии, жизненной формы, географии, экологии и фитоценологии имеют важное значение для решения вопросов генезиса бореальных секций рода *Myosotis* и могут быть использованы ботаниками разных специальностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биоэкологические и ценоотические характеристики вида изучались на протяжении вегетационных сезонов 2020–2022 гг. Выявлено 7 популяций, расположенных по берегам Енисея в окрестностях пос. Бор Туруханского р-на Красноярского края и в бассейне нижнего течения Подкаменной Тунгуски (реки Грязная, Б. Лебяжья, Б. Черная). Ниже приведены местонахождения исследованных популяций (рис. 1): 1. Туруханский р-н, высокая пойма на правом берегу р. Енисей в устье р. Подкаменная Тунгуска, злаково-разнотравный луг с фрагментами зарослей *Padus avium* Mill. и *Salix dasyclados* Wimm. 07.07.2021 г., 61°35'19.4" с.ш., 90°08'19.4" в.д.; 2. Туруханский р-н, участок надпойменной террасы на левом берегу р. Енисей в устье р. Подкаменная Тунгуска, в 5 км выше пос. Бор, сенокосный луг. 18.10.2021 г., 61°33'25.6" с.ш., 90°10'47.0" в.д.; 3. Туруханский р-н, участок берегового вала и надпойменной террасы на левом берегу р. Енисей в устье р. Подкаменная Тунгуска, в 2 км выше пос. Бор, некосимый луг с зарослями кустарников. 27.06.2021 г., 61°34'50.7" с.ш., 90°05'59.6" в.д.; 4. Туруханский р-н, долина ручья, впадающего в р. Грязная (правобережный приток р. Подкаменная Тунгуска в 10 км выше устья), ольшаник из *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. 01.07.2021 г., 61°38'06.0" с.ш., 90°09'02.7" в.д.; 5. Туруханский р-н, бассейн р. Б. Лебяжья (приток Подкаменной Тунгуски в 50 км выше устья), затопляемая пойма р. М. Лебяжья в устье, хвойный лес с пологом кустарников. 24.06.2020 г. 61°26'49.2" с.ш., 90°42'07.9" в.д.; 6. Эвенкийский р-н, высокая пойма р. Б. Черная в нижнем течении (левобережный приток р. Подкаменная Тунгуска в 76 км выше устья), ложбина временного стока, в ольховнике. 04.08.2021 г., 61°33'08.2" с.ш., 91°20'24.8" в.д.; 7. Эвенкийский р-н, затопляемая пойма р. Б. Черная в нижнем течении, в черемушнике. 05.08. 2021 г., 61°32'09.8" с.ш., 91°22'55.8" в.д.

Материалом для изучения морфологии и географии *M. pseudovariabilis* послужили гербарные коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK, NS) и Ботанического ин-

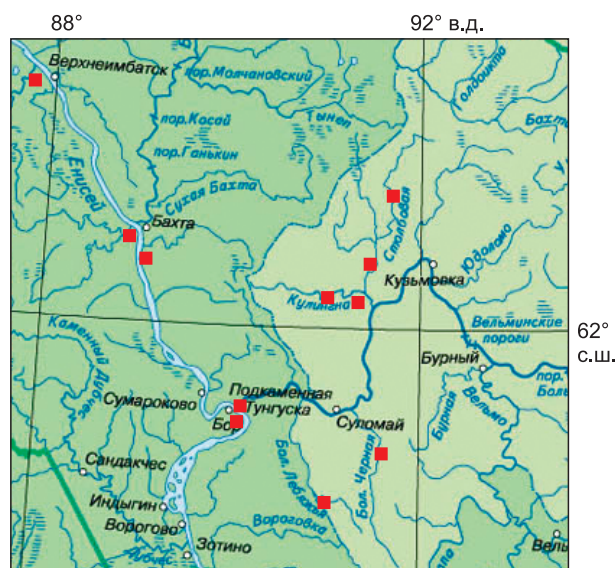


Рис. 1. Местонахождения популяций *M. pseudovariabilis*.

Fig. 1. Locations of the populations of *M. pseudovariabilis*.

ститута им. В.Л. Комарова (LE). Для изучения жизненной формы и морфологии корневищ кроме гербарных образцов были использованы личные сборы С.С. Щербины.

Элементный состав зеленой массы листьев *M. pseudovariabilis* изучался по стандартной методике. После кислотного разложения проб листьев в кислотном растворе содержание общего азота определялось методом Кьельдаля (ГОСТ 13496.4, 2019), фосфора – фотометрическим методом (ГОСТ 26657-97, 1998), металлов (K, Ca, Mg, Zn, Cu, Co, Fe, Mn, Pb, Cd, Cr) – атомно-абсорбционным методом (ГОСТ 30178-96, 2003).

Для данного исследования был использован материал из следующего местонахождения: “Красноярский край, Туруханский р-н, пос. Бор, левобережье в устье Подкаменная Тунгуска, некосимый участок сенокосного луга с *Heracleum dissectum* Ledeb., 14.08.2021. Собр. С.С. Щербина”.

Латинские названия процитированных видов приводятся в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1995), с учетом критических работ по систематике отдельных таксонов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономия

и морфологические особенности вида

Myosotis pseudovariabilis Popov, 1953 во Фл. СССР, 19: 706, 375; Андрулайтис, Водопьянова и др. 1976, Фл. Путорана: 83; Положий, 1977, Фл. Красноярского края, вып. 7–8: 120; Никифорова, 1997, Фл. Сиб., 11: 128; Никифорова, 2005, Конспект фл. Сиб.: 184; Никифорова, 2012, Конспект фл. Азиат. России: 379. – *M. sylvatica* subsp. *pseudovariabilis* (Popov) V.V. Petrovsky 1980 в Аркт. фл. СССР, 8: 234. – **Незабудка ложноизменчивая.**

Holotypus: “Sibiria, prope pagum Turuchansk ad fl. Jenissei inferiorem, in regione subarctica, 30 VI 1902, Ostrovskich” (LE). – “Сибирь, около поселка Туруханск, в нижней части р. Енисей, в субарктическом регионе, 30 VI 1902, Островских” (LE).

M. pseudovariabilis – многолетние, травянистые, мезофитные, длинно-корневищные зеленые растения, 20–30(40) см выс., с рыхло расположенными многочисленными розеточными побегами (рис. 2). Листья розеточных побегов яйцевидные, на верхушке тупые, 2–4(4.5) см дл., 1–2 см шир., суженные в длинный черешок, с обеих сторон негусто опушенные полуприжатыми тонкими волосками. Стебли в числе 1–3, восходящие или прямые, слабые, неветвистые, внизу слабо опушенные оттопыренными прямыми мягкими волосками, вверху обычно прижато-волосистые. Стеблевые листья малочисленные, сидячие, продолговатые

или продолговато-ланцетные, отклоненные от стебля, опушенные с обеих сторон, особенно по жилкам, полуприжатыми б. м. тонкими волосками. Соцветие цимозное – дихазий, состоящее из 2–3 монохазиев (Кузнецова и др., 1992). В начале цветения монохазии находятся в плотных улитко-закрученных завитках, по мере цветения и отцветания и на фазе плодоношения ветви сильно удлиняются, распрямляются, соцветие становится рыхлым, похожим на кисть. Цветение идет в базипетальном направлении: в первую очередь зацветает центральное соцветие, затем боковые. В пределах завитка цветение проходит в акропетальном направлении, причем по мере прохождения этого процесса завиток постепенно выпрямляется, к концу цветения удлиняется до 1/3–1/2 длины растения. Плодоножки тонкие, густоволосистые, 3–6(9) мм дл., косо или почти горизонтально отклоненные от стебля.

Корневище, как и у большинства видов секции *Sylvatica*, длинное тонкое ползучее, эпигеогенное по происхождению. В отличие от других видов секции у *M. pseudovariabilis* корневище радиально разветвленное (рис. 3). Эпигеогенная природа корневища у многолетних видов рода *Myosotis* доказана исследованиями И.П. Игнатьевой (1961) на примере морфогенеза *M. alpestris* F.W. Schmidt. В первый год жизни вытягивание побега идет только в одном направлении – вертикально вниз; с развитием придаточных корней у побегов 3-го порядка происходит распластывание побегов в горизонтальном направлении и последующее вытягивание их вниз, т. е. ясно видно, что корневище начинает свое развитие как фотофильный побег.



Рис. 2. *M. pseudovariabilis*, 19.06.2022. Фото С.С. Щербины.

Fig. 2. *M. pseudovariabilis*, 19. 06. 2022. Photo by S.S. Shcherbina.



Рис. 3. Розеточные побеги *M. pseudovariabilis* в начале октября. *a* – на лугу под пологом травы; *b* – препарированный клон. Фото С.С. Щербины.

Fig. 3. Roseate shoots of *M. pseudovariabilis* in early October. *a* – in a meadow under a canopy of grass; *b* – dissected clone. Photo by S.S. Shcherbina.

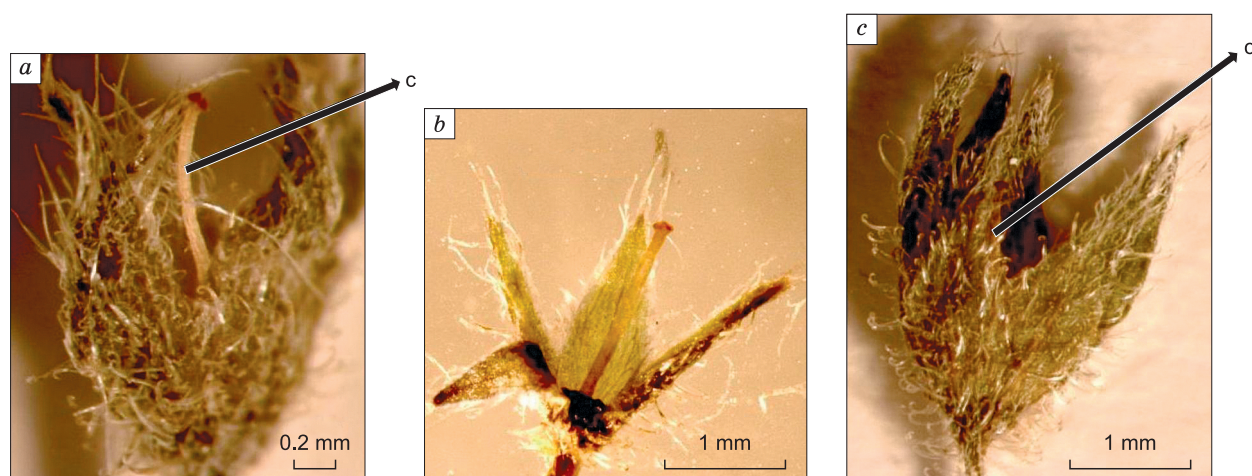


Рис. 4. Форма и опушение чашечки. *a, b* – *M. pseudovariabilis*; *c* – *M. krylovii*. Условные обозначения: *c* – столбик.

Fig. 4. Calyx shape and pubescence. *a, b* – *M. pseudovariabilis*; *c* – *M. krylovii*. Symbols: *c* – style.

Особенности строения цветка *M. pseudovariabilis*

Чашечка колокольчатая, седовато-зеленая, густо опушенная, особенно у основания с многочисленными, б. м. длинными, мягкими, сильно крючковатыми волосками, на долях прямыми прижатыми и оттопыренными. Доли почти до половины сросшиеся, узко-треугольные, в цвету 2–5 мм дл., при плодах увеличивающиеся в размерах (рис. 4).

Признаки чашечки являются определяющими в систематике рода *Myosotis*. Из них особое значение имеют длина и форма волосков, которыми опушена чашечка, а также степень срастания ее долей.

Венчик голубой, брахиморфный, отгиб 5–6 мм диам., трубка венчика заметно длиннее чашечки, в месте перехода трубки в отгиб находятся бархатистые желтоватые сводики (рис. 5).

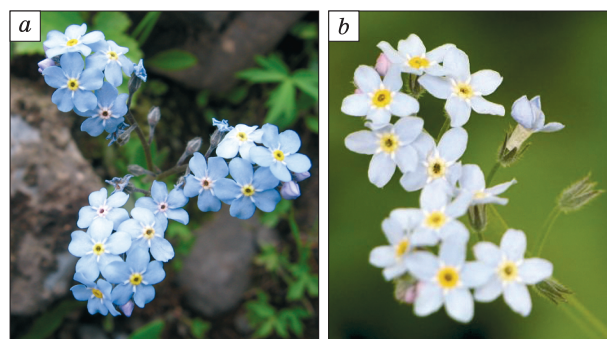


Рис. 5. Соцветие (*a*) и цветок (*b*) *M. pseudovariabilis*. Фото С.С. Щербины.

Fig. 5. Inflorescence (*a*) and flower (*b*) of *M. pseudovariabilis*. Photo by S.S. Shcherbina.

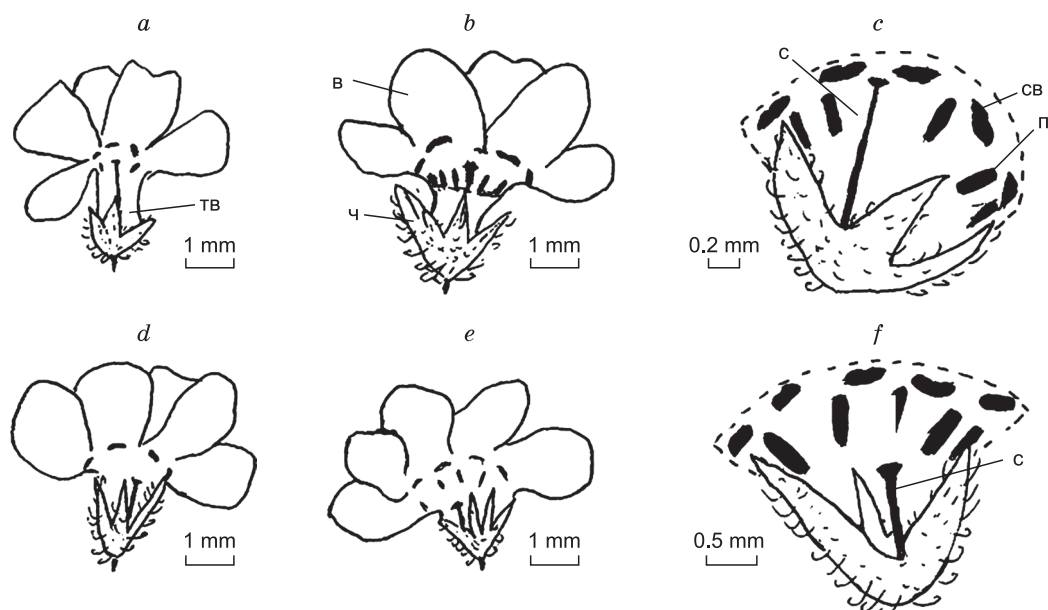


Рис. 6. Схематическое изображение формы венчика цветка. *a, b, c* – *M. pseudovariabilis*; *d, e, f* – *M. krylovii*. Условные обозначения: тв – трубка венчика; в – венчик; ч – чашечка; с – столбик; св – сводик; п – пыльник.

Fig. 6. Schematic representation of the flower corolla shape. *a, b, c* – *M. pseudovariabilis*; *d, e, f* – *M. krylovii*. Symbol: тв – corolla tube; в – corolla; ч – calyx; с – style; св – vault; п – anther.

Столбик и его длина у видов подсекции *Decumbentes* является варьирующим признаком. Так, у европейских видов *M. decumbens* и *M. kernerii* Dalla Torre et Sarnth. столбик короткий и не выставляется из трубки венчика, у *M. variabilis* и *M. terresiana* Sennen, напротив, длинный, значительно выставляющийся. У *M. pseudovariabilis* столбик 1.8–1.9 мм дл., слегка, на 1–2 мм, выставляется из трубки венчика и после отцветания заметно длиннее чашечки. На рисунке показана сравнительная длина столбика у *M. pseudovariabilis* и *M. krylovii* (рис. 6).

Рыльце у *M. pseudovariabilis* маленькое, 0.14 мм шир. и 0.08 мм выс., коричневатое, пирамидальное, двулопастное, со слегка сглаженной верхушкой. Поверхность продольно-бороздчатая, борозды глубокие и резко выступают над поверхностью. Папиллы плотно расположены на поверхности рыльца, по форме их можно отнести к “lageniform”-типу, их ножка короткая, верхняя часть булавовидной формы, на поверхности которой просматриваются бугорки разной величины (Никифорова, Красников, 2020).

Рыльце *M. pseudovariabilis* морфологически близко рыльцу сибирского вида *M. krylovii* из секции *Myosotis*, а не *M. decumbens*, у которого рыльце имеет остропирамидальную верхушку. Как ранее отмечено, у *M. decumbens* столбик короткий, как у видов типовой подсекции, но форма рыльца как у *M. variabilis*, что показывает несомненное родство

M. decumbens с реликтовым видом *M. variabilis*, а не *M. sylvatica*. У *M. pseudovariabilis* наоборот, столбик длинный, как у видов подсекции *Decumbentes*, а форма рыльца как у *M. krylovii* из типовой подсекции.

Морфология пыльцевых зерен

У большинства видов рода *Myosotis* пыльники крупные, до 1.5 мм дл., продуцирующие большое количество пыльцевых зерен (п. з.).

Установлено, что п. з. у *M. pseudovariabilis* равнополярные (изополярные), одиночные (монады), гетерокольпатные, 6-бороздно-3-оровые, гантелевидные (в форме песочных часов), в очертании с полюса округло-шестиугольные, с экватора сильно сжато-эллиптические, полярная ось 6.3–6.6 мкм, экваториальный диаметр в узкой части 2.0–2.6 мкм, в широкой части 3.9–4.5 мкм, псевдоапертура длинная, 5.0–5.2 мкм, оровая борозда короче, ланцетовидная, 4.4–4.6 мкм с одной овальной орой, расположенной по экватору, 0.4 × 0.6 мкм диам. Апертуры с орами чередуются с псевдоапертурами. Мембрана борозд гладкая, по краям зернистая. Экзина 0.3 мкм толщ., гладкая, к полюсам перфорированная. На обоих полюсах имеются дополнительные поровидные участки треугольной или почти округлой формы с зернистой поверхностью (Никифорова, 2002).

Отмечено, что в закрытых бутонах пыльники не вскрываются и п. з. на рыльце отсутствуют, но

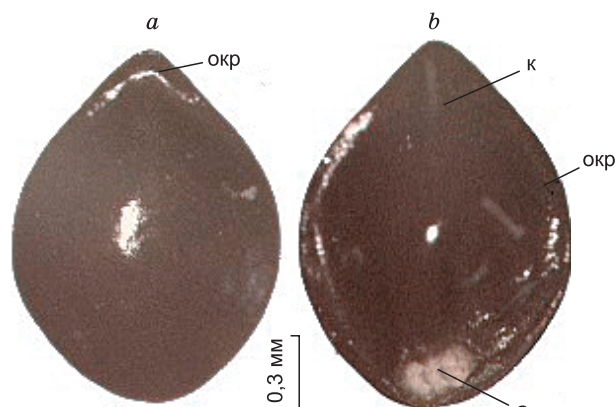


Рис. 7. Морфология эрема у видов рода *Myosotis*: *a* – вид со спинной стороны; *b* – вид с брюшной стороны. Условные обозначения: *a* – ареола; *к* – киль; *окр* – окрыление.

Fig. 7. Morphology of erems in species of genus *Myosotis*: *a* – dorsal view; *b* – ventral view. Symbol: *a* – areola; *к* – carina (keel); *окр* – wing.

уже у частично распутившегося цветка п. з. обволакивают поверхность рыльца, а когда цветок раскрывается полностью, многочисленные п. з. скапливаются на поверхности сводиков и в трубке венчика. Исследование рылец большинства видов рода показало, что форма папилл и их расположение соответствует форме п. з. (Никифорова, Красников, 2020).

Морфологические признаки плода

У видов семейства Boraginaceae плод – ценобий образован двумя плодолистиками, синкарпный, верхний, ложночетырёхгнездный. Односеменные опадающие части эремы крепятся к плоскому гинобазису с помощью площадки, которая называется ареолой. В роде *Myosotis* форма ареолы эремов разнообразна и различается на уровне сек-

ций. У видов секции *Sylvaticae* ареола почковидная (рис. 7, 8).

Эремы 1.6–1.8 мм дл., гладкие, блестящие, темно-коричневые, прямые, эллиптические со слегка вытянутой верхушкой, в сечении плоско-треугольные, с широкой округлой спинкой, с выраженным брюшным килем, а также с узким окрылением по краям, более широким на верхушке. Стенки тонкие, кожистые, хрупкие, даже с помощью СЭМ не обнаружено заметных скульптурных образований. Ареола почковидная (Никифорова, 2006).

Исследования показали, что у большинства видов рода *Myosotis* созревают 2–3 полнозрелых эрема. У *M. pseudovariabilis* чаще развивается всего два полнозрелых эрема. Подсчитано, что на одном цветonoсном побеге в среднем формируется 25–35 цветков, плоды завязываются только у 15–20 цветков, у остальных они отсутствуют, что заметно по плоской чашечке при плодах. Таким образом, один цветonoсный побег может произвести не более 34–50 эремов, но чаще семенная продуктивность значительно ниже и, по всей вероятности, колеблется в зависимости от климатических условий.

Эремы заключены в чашечку и даже после созревания находятся внутри нее. Чашечка опушена крючковатыми волосками, которые при созревании эремов становятся жесткими и цепляющимися. При созревании плодов плодоножка становится хрупкой и чашечка легко может отделяться от стебля, что способствует распространению растений на месте. При этом крючковатые волоски могут цепляться за шерсть мелких животных и птиц, в изобилии живущих в кустарниковых зарослях, способствуя распространению на более дальние расстояния.

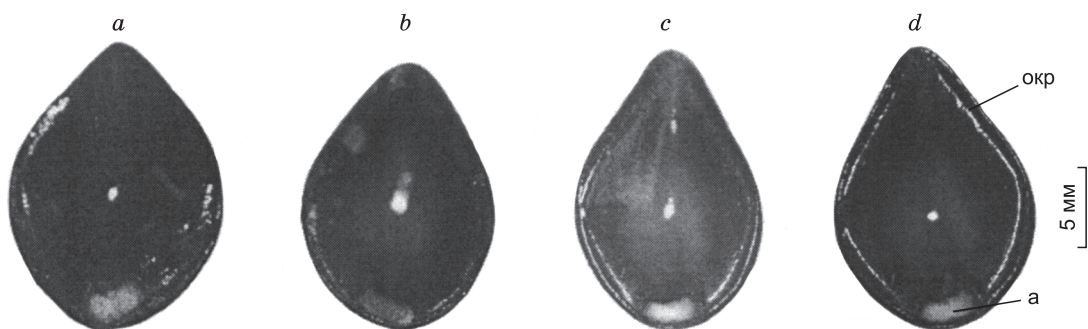


Рис. 8. Форма эремов некоторых видов родства *M. pseudovariabilis*; *a* – ареола; *окр* – окрыление. *a* – *M. decumbens*; *b* – *M. pseudovariabilis*; *c* – *M. krylovii*; *d* – *M. sylvatica*.

Fig. 8. The form of the erems of some species of affinity *M. pseudovariabilis*; Symbol: *a* – areola; *окр* – wing. *a* – *M. decumbens*; *b* – *M. pseudovariabilis*; *c* – *M. krylovii*; *d* – *M. sylvatica*.

Жизненная форма

И.Г. Серебряков (1962) подчеркивал, что многие особенности жизненных форм растений унаследованы от их далеких предков и отражают экологические условия минувших геологических эпох. По его мнению: "...жизненную форму у высших растений мы определяем как своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений, включая их надземные и подземные органы (подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям" (Серебряков, 1962: 69). Как ранее отмечено, *M. pseudovariabilis* сохранился и произрастает в суровых условиях Арктики и Гипарктики, при этом он родствен пребореальным европейским длиннотрубчатым видам подсекции *Decumbentes*, что доказывает форма венчика и выступающий из трубки столбик.

По классификации И.Г. Серебрякова (1964), *M. pseudovariabilis* является многолетним травянистым ползучим поликарпическим растением.

Т.И. Серебрякова (1981) отмечает, что многолетние ползучие травы являются широко распространенной категорией жизненных форм, которые экологически связаны с условиями повышенного увлажнения субстрата. Согласно ее исследованиям, *M. pseudovariabilis* следует отнести к типу "подстилочный вид наземно-ползучих трав", так как у данного вида в подстилочном слое в радиальном направлении формируются многочисленные укореняющиеся побеги с розеткой листьев и почкой возобновления. В фитоценозах наземно-ползучие травы ведут себя как эксплеренты, захватывающие пространство за счет образования удлинённых побегов, которые полегают и укореняются в первый год жизни.

Нами выявлено, что у *M. pseudovariabilis* в июне, в числе 1–3, вырастают облиственные цветonoсные побеги 20–35 см дл., которые к концу лета отмирают. Их остатки в виде коротких пеньков хорошо заметны на корневище. Побеги возобновления среднерозеточные. В июле в пазухах листьев апогеотропной части материнского побега образуются годичные вегетативные анизотропные побеги. К осени происходит укорочение междоузлий и формируется розетка листьев, в пазухах которых закладываются почки. Побеги полегают и укореняются. Верхушечная и почки возобновления зимуют на поверхности почвы, прикрытые

подстилкой. После отмирания листьев годичного побега его осевая плагитотропная часть с почками входит в состав симподиального эпигеогенного корневища, связанного с главным корнем. На следующий год из верхушечной почки побега возобновления разворачивается удлинённая генеративная часть дициклического побега, которая полностью отмирает до апогеотропной розеточной части. Таким образом, в первый год побег вегетативный верхнерозеточный, на второй – генеративный удлинённый. Часть побегов на второй год остается в вегетативном состоянии и зацветает на третий год, часть никогда не переходит к цветению, их верхушечная почка отмирает, а лежащие укорененные оси встраиваются в корневище и приводят к его разветвлению.

Проведенные исследования показали, что жизненная форма вида исторически формировалась под воздействием похолодания климата, что проявилось в изменении формы и размеров корневища и формировании многочисленных укореняющихся побегов, которые радиально располагаются в подстилочном слое почвы. Возможно, такая жизненная форма, как у *M. pseudovariabilis*, характерна и для других видов секции *Sylvaticae*.

Согласно классификации С. Raunkiaer (1934), за основу которой были взяты критерии положения и способа защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого), *M. pseudovariabilis* является пассивным гемикриптофитом.

Ареал *M. pseudovariabilis*

Следуя М.Г. Попову (1953, 1959), мы считаем *M. pseudovariabilis* эндемиком бассейна нижнего Енисея. Вид произрастает в пределах северо-западной части плато Путорана в высотном подпорье горной тайги, до 300–400 м над ур. м. (Куваев, 2006). Наиболее северные местонахождения на береговых откосах и дренированных надпойменных террасах рек указываются около 68–70° с.ш. в Норильско-Хетской лесотундре, у оз. Хантайского, в Туруханском р-не (Андрулайтис и др., 1976; Флора Красноярского края, 1960–1980; Петровский, 1980). В.Б. Куваев отмечал *M. pseudovariabilis* в долине Енисея в приречных лесах с кедром и елью, на сенокосных злаково-разнотравных лугах от бывшего села Мирное до села Алинское и считал, что вид является гипарктическим эндемиком Средней Сибири (Куваев, 2006). Растение неоднократно собиралось с 1989 по 2014 г. в западной части Эвенкийского р-на, на территории ФГБУ ГПЗ "Центральносибирский" (Щербина, 2009) (рис. 9).



Рис. 9. Карта ареала *M. pseudovariabilis*.

Fig. 9. Areal map *M. pseudovariabilis*.

Условия произрастания *M. pseudovariabilis* и особенности почвенного покрова

Район исследования *M. pseudovariabilis* расположен в бассейне р. Енисей между устьями рек Подкаменная Тунгуска и Бахта. Он представляет собой возвышенную полого-холмистую равнину с абсолютными высотными отметками до 290 м по левому берегу и 350 м – по правому, сложенную четвертичными отложениями, наиболее развитыми в приенисейской части (Щербина, 2003). На правобережье Енисея к речной долине подступает Среднесибирское плоскогорье, основание которого состоит из палеозойских терригенно-карбонатных пород и траппов. Поверхность плоскогорья уступами повышается в восточном и северо-восточном направлениях и переходит в низкорослое трапповое плато со столообразными возвышенностями и глубоко врезанными речными долинами. К югу от Подкаменной Тунгуски вдоль Енисея протянулся Енисейский кряж, сложенный разнообразными горными породами, с высотами до 500–800 м над ур. м. и отдельными вершинами до 1104 м. В долине р. Енисей различают до 6 надпойменных террас, сформированных в плейстоцене. Низкая пойма, на левобережье достигающая в ширину нескольких километров, связана с современной деятельностью Енисея. Правый берег Енисея на значительном протяжении обрывист, по нему фрагментами представлена первая надпойменная терраса высотой 18–25 м. Регион расположен в

среднетаежной подзоне лесной зоны Евразии. Эдификаторами лесных сообществ являются *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.

Климат континентальный. По данным метеорологических станций пос. Бор, Бахта, Верхнеимбатское, годовое количество осадков составляет около 600 мм с максимумом выпадения в августе, средняя температура воздуха в январе $-24.6...-25.8^{\circ}\text{C}$, в июле $16.6...16.7^{\circ}\text{C}$, среднегодовая температура отрицательная $-4...-5^{\circ}\text{C}$. Погодные условия долины Енисея характеризуются постоянной повышенной влажностью воздуха и частыми ветрами. Снежный покров появляется в первой декаде октября, исчезает в конце мая и сохраняется в среднем 215 дней в году. Его высота 75–130 см. Регион расположен в зоне островной мерзлоты. Средняя глубина промерзания грунта 1–1.3 м (Справочник..., 1967–1969).

Почвенный покров района формируют зональные подбурье, подзолистые, дерново-буроземные, дерново-карбонатные, таежные глеевые почвы подзоны средней тайги, а также интразональные почвы – болотные и пойменные (Ершов, 1998). Сильное влияние на гидротермический режим почв, развитие торфо- и глееобразования оказывают мерзлотный водоупорный слой в почве и многолетнемерзлые породы, мощностью 20–70 м. Среднегодовая температура на поверхности почв близка к 0 °С. В начале лета почвы оттаивают до 0.2–0.5 м, в начале осени – до 0.7–1.0 м. Мерзлотный слой замедляет миграцию вод и вызывает избыточное увлажнение почв, недостаток кислорода и тепла, что может влиять на подвижность элементов в почвах и минеральное питание растений.

Почвообразование протекает на разных по генезису почвообразующих породах. Подзолы иллювиально-гумусовые формируются на бедных макро- и микроэлементами бескарбонатных ледниковых отложениях, выходах кварцевых песков, песчаников. Почвы развиваются также на продуктах выветривания траппов, сланцев, известняков и других пород и наследуют от них высокое содержание карбонатов, макро- и микроэлементов. В районе имеются природные локальные геохимические аномалии и ореолы с повышенным, но не опасным содержанием Cu, Zn, Co, B, Mo, Ba, Sr, V, Pb, Cr (Москалев и др., 2013). Пойменные (аллювиальные) почвы возникли на аллювиальных отложениях – принесенных речными водами продуктах эрозии разных горных пород и почв водосборного бассейна.

Реакция почвенной среды меняется от средне-кислой до нейтральной (рН 4.7–6.8), грануломет-

рический состав – от супесчаного до легкосуглинистого, содержание органического вещества – от среднего до высокого (3–6 %), а макро- и микроэлементов – от очень низкого до очень высокого.

Элементный состав зеленой массы листьев *M. pseudovariabilis*

В месте отбора пробы листьев *M. pseudovariabilis* (см. раздел “Материал и методы”) концентрация в почве подвижных, доступных растениям форм одних макро- и микроэлементов (Р, К, Са, Mg, Zn, Cu, Со) была в пределах нормы (средних-высоких) для минерального питания большинства сосудистых растений, а других (Fe, Mn, Pb, Cd, Cr, N) – низкая с агрохимических, биогеохимических и санитарно-гигиенических позиций.

Исследования показали высокое содержание сырой золы и золы, не растворимой в 10%-й соляной кислоте. Причиной этого могут быть минеральные частицы, осевшие на поверхности листьев растений в периоды их затопления обогащенными взвесями речных вод. По критериям растительной диагностики обеспеченности растений элементами минерального питания (Церлинг, 1990; Reference..., 2000) уровень концентрации в листьях N, P, K, Ca, Mg, Mn, Zn, Cu находится в пределах нормы. Очень высокой оказалась концентрация Fe и Co, вероятно, из-за указанного загрязнения растений минеральными частицами речных вод. Ниже приведена таблица, в которой в сжатой форме отражены результаты исследования элементного состава растений.

Биотические факторы и их влияние на структуру популяций

В речных долинах вид спорадически встречается под пологом кустарников и трав. При нарушениях кустарниковой растительности – срезании льдом во время паводка – образуются природные луга. Доминантом исследованных лугов является *Heracleum dissectum* – вид естественной флоры. Его ценозы состоят из 2–3 видов, например, *H. dissectum* + *Anthriscus sylvestris* + *Geum rivale* L., или

H. dissectum + *Carex drymophila* Turcz.ex Steud., или *H. dissectum* + *M. pseudovariabilis*. По нашим наблюдениям, *M. pseudovariabilis* является постоянным видом высокотравных сообществ. Под пологом *H. dissectum*, где отсутствуют другие растения, *M. pseudovariabilis* образует большие куртины. Вид проявляет низкую конкурентоспособность, характерную для эксплерентов: в сомкнутом ценозе занимает свободные участки почвы и окна, связанные с микронарушениями.

На сырых участках лугов *M. pseudovariabilis* встречается под пологом *Cirsium helenioides* (рис. 10). Последний вид выдерживает многолетнее сенокосение (Волкова, 2017). На скошенных участках он формирует осенние розетки листьев диаметром около 1 м. Согласно исследованиям в Южной Сибири, для куртин *C. helenioides* характерна “ценотическая замкнутость”: “...сама особь представляет собой более-менее компактную куртину, а по периферии отрастают очередные побеги, и центральная часть становится оголенной. Отмечено, что в пределах этой куртины поселение других видов затруднено. Этому, вероятно, препятствует как сильное одревеснение корневища, расположенного поверхностно, так и затенение со стороны вегетирующих побегов, особенно мощных осенних розеток” (Волкова, 2009: 373). На енисейских сенокосных лугах *M. pseudovariabilis* произрастает в ценозах *C. helenioides* – растение селится внутри куртин бодяка и отрастает после скашивания; осенью розетки оказываются укрытыми слоем зеленых листьев *C. helenioides*. В середине октября 2021 г. эти листья, за исключением самых молодых, были повреждены октябрьскими заморозками (до -7°C), истончились и побурели, а под ними находились осенние розетки *M. pseudovariabilis* без признаков повреждения. По всей вероятности, укрытие из листьев способствует успешному переживанию холодов растениями *M. pseudovariabilis*. Подобные ценотические отношения видов до сих пор слабо изучены и практически не отражены в ботанической литературе.

Содержание золы, макро- и микроэлементов в листьях *Myosotis pseudovariabilis*, собранных в пойме р. Подкаменная Тунгуска

The content of ash, macro- and microelements in leaves of *M. pseudovariabilis*
in the floodplain of the Podkamennaya Tunguska River

Сырая зола	Зола не растворимая в 10 % HCl	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	Co
% в сухом веществе						мг/кг сухого вещества					
18.1 ± 0.7	6.5 ± 0.3	1.7 ± 0.3	0.38 ± 0.07	3.9 ± 0.1	1.2 ± 0.2	0.3 ± 0.1	4522 ± 1628	130 ± 33	34 ± 15	7.5 ± 3.0	1.73 ± 0.73



Рис. 10. Растения *M. pseudovariabilis* в ценозе *Cirsium helenioides*. Фото С.С. Щербины.

Fig. 10. Plants of *M. pseudovariabilis* in the cenose of *Cirsium helenioides*. Foto by S.S. Shcherbina.

Плотность популяций

Небольшие по площади популяции *M. pseudovariabilis* приурочены к зарослям кустарников с эдификаторами *Padus avium*, *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Salix dasyclados* Wimm. В них *M. pseudovariabilis* произрастает в травяном ярусе под пологом папо-

ротников и *Cirsium helenioides*. Эти популяции состоят из небольшого числа особей, образующих локальные скопления (см. рис. 10).

Большие популяции характерны для лугов природного и антропогенного происхождения, где вид отмечается с высоким постоянством, но в малом обилии. Основу травостоя лугов составляют



Рис. 11. Популяция *M. pseudovariabilis* на злаково-борщевиковом лугу. Фото С.С. Щербины.

Fig. 11. Population of *M. pseudovariabilis* in a grass and bushmeat meadow. Foto by S.S. Shcherbina.

Heracleum dissectum, *Dactylis glomerata* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Anthriscus sylvestris*, *Filipendula ulmaria*, видовое богатство сообществ достигает 50 видов на 100 м² (Номоконов, 1959; Куваев и др., 2001).

Сенокосное использование лугов влияет на характер распределения *M. pseudovariabilis*. В результате сенокосения доминанты природных лугов – крупные виды семейства Umbeliferae и *Calamagrostis langsdorffii* сменяются злаками (*Dactylis glomerata* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Festuca pratensis* Huds.) и богатым разнотравьем, усложняется ярусная структура сообществ. В травостое выделяется три хорошо выраженных яруса: эдификаторный, высотой 1.5–2.0 м, второй ярус – до 0.7–0.8 м и третий ярус – 0.3–0.4 м, в котором произрастает *M. pseudovariabilis*. Моховой покров не характерен, но иногда присутствуют зеленые мхи. Распределение *M. pseudovariabilis* равномерное, в густом травостое растение не образует больших куртин.

Особенности развития *M. pseudovariabilis*

На лугах развитие *M. pseudovariabilis* начинается в конце третьей декады мая. Эпигеогенное корневище расположено в рыхлой подстилке, на его конце находится розеточная часть побега с верхушечной почкой. Из перезимовавших почек развиваются 1–3 восходящих генеративных и 5–8 вегетативных побегов. Цветение начинается в июне в условиях полного светового дня. В луговых ценозах наблюдали разные стадии вегетации: с 15–17 июня 2021 г. цветение, созревание плодов и образование вегетативных побегов. В пойменных кустарниково-травяных сообществах те же фенологические фазы наблюдались в период с 5–6 июля 2021 г. В период максимального развития травостоя в первой декаде июля растение находится под сомкнутым травяным пологом. Освещенность в нижнем травяном ярусе падает до минимальных пределов. Цветение заканчивается и продолжается плодоношение. Стебли поникают, созревшие плоды на них немногочисленны, многие отсутствуют, так как при созревании они отламываются вместе с плодоножкой. К середине августа часть листьев вегетативных побегов отмирает, побеги полегают и укореняются. К концу вегетации (сентябрь) многочисленные вегетативные побеги располагаются в радиальном направлении и образуют куртину. На конце побегов сформированы осенние розеточные листья. В начале октября многочисленные розетки укрыты высохшими стеблями трав, а на сенокосных лугах находятся под редким пологом травы. Для особей вида в генеративном

состоянии возможно вегетативное размножение в результате перегнивания эпигеогенного корневища, образуется клон, который может занимать площадь до 350 см².

Отмечается реакция *M. pseudovariabilis* на аномальные погодные условия, в частности на перепады температур и ранние заморозки. Так, в окрестностях пос. Бор в начале октября 2021 г. ночные температуры достигали –7 °С, в дальнейшем ночные температуры повысились до 3...4 °С. Выявлено, что укоренившиеся розетки переносят даже октябрьские заморозки. Оказалось, что листья осенних розеток более толстые, чем летние.

Регулярные слабые морозы –3...–5 °С способствуют закаливанию растений, что предохраняет их от замерзания при более низких температурах (Лархер, 1978).

Биохимические особенности вида

Ю.В. Шинкаренко (2001, 2003) впервые установила, что у видов рода *Myosotis* отсутствуют алкалоиды и катехины, которые встречаются в других родах семейства. В роде *Myosotis* были найдены фенольные соединения (флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты), которые могут служить биохимическими маркерами на уровне секций. Оказалось, что флавоноидные профили *M. pseudovariabilis* и *M. decumbens* (= *M. frigida* (Vestergr.) Czernov) близки, что указывает на родство этих видов. Качественный состав флавоноидов *M. pseudovariabilis* более беден по сравнению с *M. krylovii*. Кроме того, выявлено, что у родственного вида *M. krylovii* низкое содержание сапонинов и среднее значение танинов. Этот факт предполагает их нахождение у *M. pseudovariabilis*. Совместное исследование Ю.В. Шинкаренко и Ю.Л. Якимовой (2006) показало низкую антибактериальную активность масляных экстрактов листьев *M. krylovii* по сравнению с видами других секций рода. Масляный экстракт этого вида воздействовал только на один тип бактерий – *Shigella sonnei*. Вполне возможно допустить, что полученные результаты можно экстраполировать на *M. pseudovariabilis*.

К вопросу охраны популяций *M. pseudovariabilis*

У видов секции *Sylvaticae* рода *Myosotis*, в том числе у *M. pseudovariabilis*, сохранились признаки конституции, свойственные предковым пребореальным лесным формам, которые обитали в условиях мягкого микроклимата высокотравных ценозов: гигро- или мезофитность, раннее цветение, ползучее корневище, ортотропные генеративные побеги, поверхностное расположение почек возобновления и слабая зимостойкость. У ряда видов

развилась способность формировать вегетативные побеги, компенсирующие недостаточный уровень фотосинтеза в нижнем ярусе травостоя и обеспечивающие эффективное возобновление и вегетативную подвижность.

Большая часть видов секции *Sylvaticae* произрастает в европейских горных лесах, которые, по мнению Р.В. Камелина с соавторами (Камелин и др., 1999), являются “реликтовым наследием широколиственных лесов”.

Ценотические связи незабудок с представителями рода *Heracleum* прослеживаются в Западной, Средней и Северной Европе, Средней Сибири и на Дальнем Востоке. Так, в описаниях с участием европейских реликтовых видов *Myosotis decumbens*, *M. teresiana* Sennen присутствует западно-палеарктический *Heracleum sphondylium* L. В описаниях с участием *M. florentina* Grau указывается палеарктический вид *H. sibiricum* L. s.l. Как ранее указано, в описаниях, где присутствуют виды *M. krylovii* и *M. pseudovariabilis*, обычно встречается восточно-палеарктический вид *H. dissectum*, а в описаниях с *M. sachalinensis* М. Рор. – дальневосточно-североамериканский *H. lanatum* Michx. (Смирнов, 2002).

Доминант луговой ассоциации в бассейне нижнего Енисея *H. dissectum* входит в кладу близкородственных видов, распространенных в Евразии, таких как *H. sphondylium* L., *H. sibiricum* L., *H. pyrenaicum* Lam., *H. carpaticum* Porc., а также несколько восточноазиатских видов (Logacheva et al., 2008; Yu et al., 2011).

Как ранее отмечено, *M. pseudovariabilis* успешно произрастает на используемых и неиспользуемых лугах и часто отмечается в кустарниковых сообществах речных долин, где происходит интенсивное зарастание низкой и средней поймы кустарниками. Из-за отсутствия высоких паводков сократилось количество нарушений растительности, способствующих образованию природных лугов. Одновременно с этим в последние десятилетия в долине р. Енисей снизилось влияние человеческой деятельности: бывшие сенокосы, пашни и огороды зарастают кустарниками и высокотравьем, которые являются экологической нишей для популяций *M. pseudovariabilis*. Несмотря на данные обстоятельства, реликтовый вид *M. pseudovariabilis* уязвим в пределах крупных населенных пунктов, особенно на участках возле г. Норильска. В настоящее время местообитания вида находятся под охраной только на территории ФГБУ ГПЗ “Центральносибирский”. Рекомендуем организовать наблюдения за видом в заповеднике, а также придать виду охранный статус и включить в региональные Красные книги.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН по проекту АААА-А21-121011290024-5.

В работе использованы научные коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (УНУ 440537, Гербарий NS, NSK).

Выражаем благодарность д.б.н., проф. В.А. Черемушкиной за консультации по описанию жизненной формы *Myosotis pseudovariabilis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Андрюлайтис С.Ю., Водопьянова Н.С., Иванова М.М. 1976. Состав флоры Путорана. Флора Путорана. Новосибирск: 40-162. [Andrulaitis S.Y., Vodopjanova N.S., Ivanova M.M. 1976. Flora Putorana. Novosibirsk: 40-162. (in Russian)]
- Волкова Л.В. 2009. Особенности биологии доминантов травяного яруса в черневых лесах Западной Сибири. *Бот. журн.* 94(3):368-382. [Volkova L.V. 2009. Peculiarities of biology of dominant grasses in the black forests of Western Siberia. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 94(3):368-382. (in Russian)]
- Волкова Л.В. 2017. Ценотическая структура и механизм стабильности лесных высокотравных лугов на Салаирском кряже. *Раст. мир Азиатской России*. 1(25):19-33. [Volkova L.V. Cenotic structure and stability mechanism of forest high grass meadows in the Salair Ridge. *Rastytel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 1(25):19-33. (in Russian)]
- ГОСТ 26657–97. 1998. Корма, комбикорма, кормовое сырье. Методы определения содержания фосфора. Минск. 12 с. [GOST 26657–97. 1998. Fodder, mixed fodder, feed raw materials. Methods of determination of phosphorus content. Minsk. 12 p. (in Russian)]
- ГОСТ 30178–96. 2003. Сырье и продукты пищевые. Атомно-абсорбционный метод определения токсичных элементов. ИПК Издательство стандартов, 2003. 12 с. [GOST 30178–96. 2003. Raw materials and food products. Atomic-absorption method of determination of toxic elements. Publishing house of standards. 2003. 12 p. (in Russian)]
- ГОСТ 13496.4–2019. 2019. Корма, комбикорма, кормовое сырье. Методы определения содержания азота и сырого протеина. М.: Стандартинформ, 2019. 19 с. [GOST 13496.4–2019. 2019. Fodder, mixed fodder, feed raw materials. Methods of determination of nitrogen and crude protein content. Moscow: Standartinform, 2019. 19 p. (in Russian)]
- Ершов Ю.И. 1998. Почвенно-географическое районирование Красноярского края. *География и природ. ресурсы*. 2:110-118. [Ershov Y.I. 1998. Soil-geographical zoning of Krasnoyarsk region. *Geografiya i Prirodnye Resursy = Geography and Natural Resources*. 2:110-118. (in Russian)]

- Игнатьева И.П. 1961.** Морфогенез незабудки альпийской. *Бот. журн.* 46(8):1194-1202. [Ignatjeva I.P. 1961. Morphogenesis of the alpine forget-me-not. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 46(8):1194-1202. (in Russian)]
- Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. 1999.** Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь. 82 с. [Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Shilova S.I. Nemoral elements in the floras of the Urals and Siberia. 1999. Perm. 82 p. (in Russian)]
- Куваев В.В. 2006.** Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М. 566 с. [Kuvaev V.B. 2006. Flora of subarctic mountains of Eurasia and altitudinal distribution of its species. Moscow. 566 p. (in Russian)]
- Куваев В.В., Куваев А.В., Роденков А.Н., Шахин Д.А. 2001.** Конспект сосудистой флоры (Tracheophyta) окрестностей Енисейской экологической станции Мирное (Средний Енисей). Изучение, сохранение и восстановление биоразнообразия экосистем на Енисейском экологическом трансекте. М. 65-121. [Kuvaev V.B., Kuvaeva A.V., Rodenkov A.N., Schahin D.A. 2001. A vascular flora (Tracheophyta) spectrum in the vicinity of the Yenisei ecological station Mirnoe (Middle Yenisei). Study, conservation and restoration of ecosystem biodiversity in the Yenisei Ecological Transect. Moscow. 65-121. (in Russian)]
- Кузнецова Т.В., Прякина Н.И., Яковлев Г.П. 1992.** Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. 126 с. [Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. 1992. Inflorescences. Morphological classification. St. Petersburg. 126 p. (in Russian)]
- Лархер В. 1978.** Экология растений. М. 382 с. [Larcher V. 1978. Ecology of plants Moscow. 382 p. (in Russian)]
- Москалев В.А., Варганов А.С., Комаров В.В. 2013.** Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:200 000. Серия Тунгусская. Лист Р-47-XXXIII (Ошарово). Объяснительная записка. М. МФ ВСЕГЕИ. [Moskalev V.A., Varganov A.S., Komarov V.V. et al. 2013. State Geological Map of the Russian Federation. Scale 1:200 000. Tunguskaia series. Sheet R-47-XXXIII (Osharovo). Explanatory note. M. MF VSEGEI (in Russian)]
- Никифорова О.Д. 2001.** Система рода *Myosotis* (Boraginaceae). *Бот. журн.* 86(12):77-86. [Nikiforova O.D. 2001. System of the genus *Myosotis* (Boraginaceae). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 86(12):77-86. (In Russian)]
- Никифорова О.Д. 2002.** Палиноморфологическое исследование рода *Myosotis* (Boraginaceae) и некоторых родственных ему родов. *Бот. журн.* 87(3):44-53. [Nikiforova O.D. 2002. Palynomorphological study of the genus *Myosotis* (Boraginaceae) and some related genera. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 87(3):44-53. (in Russian)]
- Никифорова О.Д. 2006.** Особенности ультраскульптуры поверхности эремов родов *Myosotis*, *Trigonotis*, *Trigonocaryum* (Boraginaceae). *Бот. журн.* 91(9):77-81. [Nikiforova O.D. 2006. Peculiarities of ultrasculpture of the surface of Eremis of the genera *Myosotis*, *Trigonotis*, *Trigonocaryum* (Boraginaceae). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 91(9):77-81. (in Russian)]
- Никифорова О.Д. 2008.** Морфологические особенности плодов в трибах *Myosotideae* и *Trigonotideae* (Boraginaceae). В: Материалы международной конференции, посвященной памяти Р.Е. Левиной. Ульяновск. 172-179. [Nikiforova O.D. 2008. Morphological features of fruits in the tribes *Myosotideae* and *Trigonotideae* (Boraginaceae). In: Proceedings of a conference dedicated to the memory of R.E. Levinoy. Ulyanovsk. 172-179. (in Russian)]
- Никифорова О.Д., Красников А.А. 2020.** Таксономическая значимость признаков рыльца видов рода *Myosotis* s. str. и родственных ему родов трибы *Myosotideae* (Boraginaceae). *Turczaninowia*. 23(1):65-86. DOI 10.14258/turczaninowia.23.1.7 [Nikiforova O.D., Krasnikov A.A. 2020. Taxonomic significance of stigma characters of species of the genus *Myosotis* s. str. and related genera of the tribe *Myosotideae* (Boraginaceae). *Turczaninowia*. 23(1):65-86. DOI 10.14258/turczaninowia.23.1.7 (in Russian)]
- Номоконов В.Н. 1959.** Пойменные луга Енисея. М. 349 с. [Nomokonov V.N. 1959. Floodplain meadows of the Yenisei. Moscow. 349 p. (in Russian)]
- Петровский В.В. 1980.** Род *Myosotis* L. – Незабудка. Арктическая флора СССР. Т. 8. Л. 231-236. [Petrovsky V.V. 1980. Genus *Myosotis* L. – Forget-me-not. Arctic Flora of the USSR. Vol. 8. Leningrad. 231-236. (in Russian)]
- Попов М.Г. 1953.** Семейство Boraginaceae. Флора СССР. Т. 19. М., Л. 97-691. [Popov M.G. 1953. Boraginaceae. In: Flora SSSR [Flora of the USSR]. V. 19. Moscow, Leningrad. 97-691. (in Russian)]
- Попов М.Г. 1959.** Флора Средней Сибири. Т. 2. М.; Л.: 559-914. [Popov M.G. 1959. Flora of Medium Siberia. V. 2. Moscow, Leningrad. 559-914. (in Russian)]
- Серебряков И.Г. 1962.** Экологическая морфология растений и их изучение. М. 378 с. [Serebryakov I.G. 1962. Ecological morphology of plants and their study. Moscow. 378 p. (in Russian)]
- Серебряков И.Г. 1964.** Жизненные формы высших растений. Полевая ботаника. М., Л. 3:146-205. [Serebryakov I.G. 1964. Life forms of higher plants. Field botany. Moscow, Leningrad. 3:146-205. (in Russian)]
- Серебрякова Т.И. 1981.** Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. В: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. 161-179. [Serebryakova T.I. 1981. Life forms and patterns of shoot formation in terrestrial creeping perennial grasses. In: Vital forms:

- structure, spectra and evolution. Moscow. 161-179. (in Russian)]
- Смирнов А.А. 2002.** Распространение сосудистых растений на острове Сахалин. Южно-Сахалинск. 243 с. [Smirnov A.A. 2002. Distribution of vascular plants on Sakhalin Island. Yuzhno-Sakhalinsk. 243 p. (in Russian)]
- Справочник по климату СССР. 1967–1969.** Красноярский край и Тувинская АССР. Вып. 21. Л. Части 2–5. [Handbook on the Climate of the USSR. 1967–1969. Krasnoyarsk Krai and Tuva ASSR. Iss. 21. Leningrad. Pts 2–5. (in Russian)]
- Флора Красноярского края. 1960–1980.** Под ред. В.В. Ревердатто и др. Т. 1–10. Томск, Новосибирск. [Reverdatto et al. (Eds.). 1960–1980. Flora of Krasnoyarsk Krai. Iss. 1–10. Tomsk, Novosibirsk. (in Russian)]
- Церлинг В.В. 1990.** Диагностика питания сельскохозяйственных культур: Справочник. М. 235 с. [Zerling V.V. 1990. Diagnostics of crop nutrition: Handbook. Moscow. 235 p. (in Russian)]
- Черепанов С.К. 1995.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с. [Cherepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR). St. Petersburg. 992 p. (in Russian)]
- Шинкаренко Ю.В. 2001.** Изменчивость состава и содержания флавоноидов в некоторых видах рода *Myosotis* L. секции *Sylvaticae*. В: Исследования молодых ботаников Сибири: Тезисы докладов 1-й молодежной конференции. Новосибирск. 95 с. [Shinkarenko Y.V. 2001. Variability in composition and content of flavonoids in some species of the genus *Myosotis* L. of the section *Sylvaticae*. In: Research of young botanists of Siberia: Theses of reports of the 1 youth conference. Novosibirsk. 95 p. (in Russian)]
- Шинкаренко Ю.В. 2003.** Состав и содержание флавоноидов в видах рода *Myosotis* L. (Boraginaceae Juss.) из различных мест произрастания. Сиб. экол. журн. 10(1):79-84. [Shinkarenko Yu.V. 2003. The composition and content of flavonoids in species of the genus *Myosotis* L. (Boraginaceae Juss.) from different localities. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal* = *Siberian Journal of Ecology*. 10(1):79-84. (in Russian)]
- Шинкаренко Ю.В., Якимова Ю.Л. 2006.** Изучение антибактериальных свойств некоторых видов семейства Boraginaceae Juss. В: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы 5-й международной научно-практической конференции. Барнаул. 321-324. [Shinkarenko Yu.V., Yakimova Y.L. 2006. Study of antibacterial properties of some species of the family Boraginaceae Juss. In: Problems of botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of the 5th International Scientific and Practical Conference. Barnaul. 321-324. (in Russian)]
- Щербина С.С. 2003.** Эколого-географическая структура флоры западной окраины Среднесибирского плоскогорья. Бюллетень МОИП. Отд. биол. 108(4):45-52. [Shcherbina S.S. 2003. Ecotopological structure of flora of the western margin of the Central Siberian Plateau. *Bul. Moskovskogo Obshchestva Ispyt. Prirody* = *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biol. ser.* 108(4):45-52.
- Щербина С.С. 2009.** Флора сосудистых растений Центральносибирского государственного биосферного заповедника и сопредельных территорий. *Turczaninowia*. 12(1-2):71-241. [Shcherbina S.S. 2009. Flora of vascular plants of the Central Siberian State Biosphere Reserve and adjacent territories. *Turczaninowia*. 12(1-2):71-241. <http://www.ssbg.asu.ru/turczaninowia.php?pages=npctom&tom=t12v1> (in Russian)]
- Grau J. 1964a.** Die Cytotaxonomie der *Myosotis alpestris* und der *Myosotis sylvatica* Gruppe in Europa. *Osterr. Bot. Zeitschr.* 111(5):561-617.
- Grau J. 1964b.** *Myosotis decumbens* Host ssp. *decumbens*. *Bayern. Ber. Bayer. Bot. Ges.* 37:105-106.
- Grau J. 1965.** Karyotypphylogenie bei *Myosotis*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77:99-101.
- Grau J. 1970.** Cytotaxonomische Bearbeitung der Gattung *Myosotis* L. IV. *Mitt. Bot. Staatssam. Munchen.* 8:127-136.
- Logacheva M.D., Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G. 2008.** Asian *Heracleum* species and related taxa of Umbelliferae–Tordylieae W.D.J. Koch, with notes on evolution of their psbA-trnH sequences. *Plant Systematics and Evolution*. 270(3-4):139-157.
- Raunkiaer C. 1934.** The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford. 632 p.
- Reference sufficiency ranges for plant analysis in the southern region of the United States. 2000.** Southern Cooperative Series Bulletin. #394. 134 p. URL: www.ncagr.gov/agronomi/saaesd/scsb394.pdf
- Vestergren T. 1938.** Systematische Beobachtungen über *Myosotis sylvatica* (Ehrh.) Hoffm. und verwandte Formen. *Ark. Bot.* 29A(8):1-39.
- Yu Y., Downie S.R., He X.J., Deng X.L., Yan L. 2011.** Phylogeny and biogeography of Chinese *Heracleum* (Apiaceae Tribe Tordylieae) with comments on their fruit morphology. *Plant Systematics and Evolution* 296(3):179-203.

ECOLOGO-BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *MYOSOTIS PSEUDOVARIABILIS* POPOV (BORAGINACEAE)

Svetlana S. Shcherbina¹, Olga D. Nikiforova², Aleksandr I. Syso³

¹Central Siberian State Biosphere Reserve, Krasnoyarsk Territory, Turukhansk district, pos. Bor, Russia; sv-shh@mail.ru

²Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia; Nikiforovansk@yandex.ru

³Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russia; syso@mail.ru

The bioecological features of *Myosotis pseudovariabilis* Popov from the section *Sylvaticae* (Popov ex Riedl) Tzvelev, an endemic of the lower reaches of the Yenisei river (Krasnoyarsk Territory) are considered. Taxonomy, geographical distribution, species protection, and morphological characters of vegetative and generative organs are discussed. Original researches on element composition of green mass of leaves of *M. pseudovariabilis* in connection with soil composition and ecological conditions of species existence are carried out. Phenological characteristics of the species as well as plant response to abnormal weather conditions were studied for the first time. It has been noted that small populations of *M. pseudovariabilis*, *Heracleum dissectum* Ledeb. are confined to shrub thickets in river and stream valleys, while large populations are characteristic of meadows of natural and anthropogenic origin. The conjugate development of cenoses with participation of *M. pseudovariabilis* and *Cirsium helenioides* (L.) Hill was revealed. Plant communities *M. pseudovariabilis* is an exuberant; its life strategy is aimed at the formation of long creeping epigeogenic rhizomes that radially take up space due to vegetative rosette shoots, which have buds of regeneration on the ground surface and are covered by dry leaf debris. At present, due to the reduction of human activity, former hayfields, arable lands and vegetable gardens are overgrown with shrubs and tall grasses, which contributes to creation of favorable conditions for growth of *M. pseudovariabilis* and increase of its populations, since the main ecological niche of the species is meadow shrub communities of the eutrophic successional vegetation series.

Key words: *Myosotis pseudovariabilis*, taxonomy, bioecology, morphology life strategy, phenology, communities.

For citation: Shcherbina S.S., Nikiforova O.D., Syso A.I. 2023. Ecologo-biological characteristics of *Myosotis pseudovariabilis* Popov (Boraginaceae). *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 16(1):13–27. DOI 10.15372/RMAR20230102

Acknowledgements. We express our gratitude to Prof. V.A. Cheremushkina, Doctor of Biology, for her consultations on the life form *Myosotis pseudovariabilis*.

The work was carried out as part of the state task of the Central Siberian Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences under the project AAAA–A21–121011290024–5. Scientific collections of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS (USU 440537, Herbarium NS, NSK) were used in the work.

ORCID ID

S.S. Shcherbina 0000-0001-6930-7826

O.D. Nikiforova 0000-0001-7818-7061

A.I. Syso 0000-0003-4954-4052

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 28.08.2022

Принята к публикации / Accepted for publication 29.11.2022