НОВЫЕ РАЗНОВИДНОСТИ *DIPHASIASTRUM ZEILLERI* (ROUY) HOLUB (*LYCOPODIACEAE*)

Ю. А. Иваненко

ФГБОУ Санкт-Петербургский государственный университет (СПбГУ)
Кафедра ботаники
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
y.ivanenko@spbu.ru, yury_ivan@mail.ru

Diphasiastrum zeilleri (Rouy) Holub — гибридогенный вид с родительской формулой *D. complanatum* (L.) Holub × *D. tristachyum* (Pursh) Holub. Промежуточные формы между *D. zeilleri*, *D. complanatum* и *D. tristachyum* встречаются сравнительно редко, что позволяет считать все три таксона самостоятельными видами. *D. zeilleri* не встречается в субарктической зоне Европы и Северной Америки, а его отдаленное сходство с *D. complanatum* subsp. *montellii* Kukk. является конвергентным. К *D. zeilleri* мы относим форму *Lycopodium complanatum* L. f. *polystachyum* H. Lindb. и обнародуем соответствующую комбинацию *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub var. *polystachyum* (H. Lindb.) Ivanenko. Похожие многоколосковые формы встречаются также у *D. complanatum* и *D. tristachyum*.

Описана новая разновидность *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub var. *ramistachyum* Ivanenko, которая отличается от типовой разновидности сидячими стробилами, образующимися в один вегетационный сезон с несущими их фертильными ветвями. Структуру, основание которой является фертильной ветвью, а верхушка стробилом, мы предлагаем называть стробиловидной ветвью. Кроме *D. zeilleri* (Rouy) Holub var. *ramistachyum*, стробиловидные ветви образуются у *D. issleri* (Rouy) Holub, *D. oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, K. Horn et Bennert, изредка у *D. alpinum* (L.) Holub и *D. complanatum*.

Ключевые слова: *Diphasiastrum*, *Lycopodiaceae*, изменчивость, разновидность.

Род *Diphasiastrum* Holub был выделен J. Holub (1975a) из рода *Lycopodium* L. s. l. на основании сплюснутых дорсивентральных боковых веточек с перекрестнопарным расположением чешуевидных листьев (филлоидов) у большинства видов, особого числа хромосом (2n = 46) и своеобразного гаметофита «Complanatum»-типа. *Diphasiastrum* таксономически соответствует секции *Lycopodium* L. sect. *Complanata* Victorin и ряду *Diphasium* C. Presl sensu Rothm. ser. *Complanata* Rothm. В настоящее время род *Diphasiastrum* признается большинством исследователей наряду с родами *Huperzia* Bernh., *Lycopodium*, *Lycopodiella* Holub (Ching, 1981; Jermy, 1993; Wagner, Beitel, 1993; Horn, 1997; Kukkonen, 2000; Tzvelev, 2000, 2005; Zhang, Kung, 2000; Haines, Vining, 2003; Ivanenko, Tzvelev, 2004; Tikhomirov, 2004; Pacyna, 2006; и др.).

Diphasiastrum zeilleri (Rouy) Holub — гибридогенный вид (Damboldt, 1963; Holub, 1975a, b; Horn, Bennert, 2002), рядом авторов понимаемый как межвидовой гибрид (Rothmaler, 1964; Wilce, 1965; Bennert et al., 2011), возникший в результате скрещивания *D. complanatum* (L.) Holub × *D. tristachyum* (Pursh) Holub. Первоначально этот таксон был описан G. Rouy (1913) в ранге расы *Lycopodium complanatum* L. race *zeilleri* Rouy по образцам из Вогез (горного массива на северо-востоке Франции); впоследствии для него были предложены комбинации в родах *Lycopodium*, *Diphasium* и *Diphasiastrum* в ранге разновидности, подвида и вида. Комбинация в ранге вида в роде *Diphasiastrum* обнародована J. Holub (1975a), вслед за которым мы признаем *D. zeilleri* за вид.

При описании морфологических признаков видов *Diphasiastrum* мы в значительной мере используем термины, предложенные в монографии J. Wilce (1965). *D. zeilleri* — многолетнее длиннокорневищное кустарничковидное вечнозеленое растение (Naumenko, Ivanenko, 1999; Naumenko, 2008). Кустарничковидные плауны не являются травянистыми растениями, поскольку их удлиненные ортотропные побеги не отмирают в завершение первого вегетационного периода (Serebriakov, 1964). В то же время кустарничковидные плауны не являются древесными растениями, но подобны кустарничкам из покрытосеменных, поскольку имеют невысокие многолетние надземные скелетные оси. Погруженное в грунт (обычно в песок) светло-желтое гипогеогенное корневище *D. zeilleri* местами выходит на поверхность земли и тогда зеленеет. Корневище несет придаточные корни и ветвится, вследствие чего образуются боковые ветви корневища и надземные системы фотосинтезирующих и несущих стробилы побегов. В результате ветвления корневищ и отмирания их старых частей формируются клоны, возраст которых может достигать нескольких сотен лет (Kukkonen, 1994). Наличие корневищ у *D. zeilleri*, так же как и у *D. tristachyum*, позволяет этим видам переживать лесные пожары, к чему не способен *D. complanatum* с его ползучим побегом, расположенным в лесной подстилке или моховой подушке.

Исходящие от корневищ надземные системы побегов можно назвать парциальными кустами по аналогии с подобными структурами вегетативноподвижных кустарничков, например *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. (Serebriakov, 1964). Парциальные кусты характеризуются, как правило, «древовидным» габитусом: имеют прямостоячую главную ось, несущую расположенные в двух рядах системы боковых вегетативных дорсивентральных заметно сплюснутых веточек и менее сплюснутые фертильные ветви. Термин «фертильная ветвь» мы принимаем в значении, предложенном Wilce (1965: 67): «The fertile branch, the axis which produces either strobilus or a strobilus-bearing peduncle, is usually a lateral branch of the main upright axis». Фертильные ветви обычно впервые образуются на 3-й год роста парциального куста, а затем каждый год. На фертильных ветвях на следующий год после их появления формируются расположенные на ножках стробилы[1]. По большей части парциальные кусты переходят к спороношению на 4-й год развития, реже на 3-й или 5-й год. Продолжительность жизни большинства парциальных кустов *D. zeilleri* не превышает 6 лет.

D. zeilleri сочетает признаки родительских видов, весьма различных между собой. По некоторым признакам *D. zeilleri* занимает промежуточное положение между родительскими видами, по другим уклоняется к *D. complanatum* или к *D. tristachyum* (табл.).

D. zeilleri распространен в умеренных областях Северного полушария, главным образом на территории, где перекрываются или перекрывались в прошлом ареалы родительских видов: восток Северной Америки, континентальная Европа (Центральная Европа, Фенноскандия, Восточная Европа), юг Западной Сибири (Holub, 1975b; Wagner, Beitel, 1993; Jermy, 1993; Naumenko, Ivanenko, 1999; Naumenko, 2008). Экологически *D. zeilleri* занимает промежуточное положение между родительскими видами (Holub, 1975b) и, по нашим наблюдениям, обычно растет в более сухих и светлых хвойных лесах по сравнению с *D. complanatum*, но в более влажных и тенистых сравнительно с *D. tristachyum*. В Ленинградской обл. мы чаще всего находим *D. zeilleri* в зеленомошных сосновых борах. Однако *D. zeilleri* не изолирован экологически от *D. complanatum* и *D. tristachyum* и нередко встречается в одних местообитаниях с ними (Procházka, Harčarik, 1999; Kukkonen, 2000).

Число хромосом *D. zeilleri* такое же, как у обоих родительских видов — 2n = 46 (Damboldt, 1963). Наличие у *D. zeilleri* двух наборов хромосом, полученных от хорошо морфологически различающихся родительских видов, теоретически может вызвать нарушения в про-

[1] В литературе стробилы плаунов называют также колосками или спороносными колосками (Tzvelev, 2000; Shmakov, Tichonov, 2005; и др.). Ниже мы используем то или иное название спорангиеносных структур или производные от них слова (например, «многоколосковый») в соответствии с их устоявшимся применением.

Таблица

Сравнение морфологических признаков *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *D. zeilleri* (Rouy) Holub и *D. tristachyum* (Pursh) Holub

Признаки	*D. complanatum*	*D. zeilleri*	*D. tristachyum*
Плагиотропные побеги	Ползучие побеги, обычно погруженные в мох или лесную подстилку	Корневища, погруженные в грунт и лишь изредка выходящие на поверхность земли	Корневища, погруженные в грунт
Расположение систем боковых ветвей	Веерообразно распростертые, горизонтально отклоненные или поникающие	От косо вверх направленных, широко-обратноконусовидных (световая форма) до почти отклоненных и веерообразно распростертых (теневая форма)	Косо вверх направленные, обратноконусовидные
Ширина боковых вегетативных веточек вместе с боковыми листьями	1.8–3.5(5.0) мм	1.2–2.5 мм	(1.0)1.2–1.8(2.0) мм
Форма боковых листьев	С б. м. широкой обратнотреугольной низбегающей частью и треугольной свободной пластинкой, ухообразно расширенной в основании и внезапно заостренной к верхушке; заостренный кончик листа отставлен или изогнут к оси веточки	С узкой обратнотреугольной низбегающей частью и серповидной свободной пластинкой, изогнутой к оси веточки и равномерно суженной к верхушке; в конце годичного прироста веточки свободная пластинка узкотреугольная и прямая; острый или заостренный кончик листа изогнут к оси веточки, реже параллелен ей	С узкой обратнотреугольной низбегающей частью и узкотреугольной свободной пластинкой, прямой или слабо изогнутой к оси веточки; свободная пластинка равномерно сужена к верхушке; острый или слабо заостренный кончик листа обычно параллелен оси веточки

Окончание табл.

Признаки	*D. complanatum*	*D. zeilleri*	*D. tristachyum*
Низбегающее основание нижнего (брюшного) листа	Не выражено или слабо выражено	От слабо до хорошо выраженного	Очень хорошо выражено
Цвет боковых ветвей живых растений	Верхняя сторона темно-зеленая, нижняя светло-зеленая, без сизоватого оттенка	Верхняя сторона темно-зеленая, нижняя светло-зеленая, обычно без сизоватого оттенка; редко молодые ветви (в особенности фертильные) сизоватые	Ветви зеленые, с сизоватым оттенком, в особенности хорошо выраженным у приростов последнего года
Расположение ножек со стробилами	На боковых фертильных ветвях	На боковых фертильных ветвях и (примерно у 50 % надземных систем побегов) на верхушке главной оси парциального куста	На боковых фертильных ветвях и на верхушке главной оси парциального куста
Число стробилов на одной ножке	1–4(5)	(1)2–5(6)	2–6(8)

хождении мейоза при формировании спор и привести к снижению фертильности гибридного таксона. Действительно, доля недоразвитых спор у *D. zeilleri* больше по сравнению с родительскими видами (Wilce, 1965; Kukkonen, 1967; Pacyna, 1972). Однако в исследованных образцах из Финляндии обычно имелось не менее 50 % нормально развитых спор, поэтому гибридогенный вид сохраняет фертильность, по крайней мере частичную (Kukkonen, 1967, 2000). A. Pacyna (1972) исследовала 15 образцов спор *D. zeilleri* из Польши. У 10 из них имелось 51–100 % нормально развитых спор. Степень фертильности *D. zeilleri*, возможно, отличается у европейских и североамериканских растений. У исследованных гибридных таксонов *Diphasiastrum* из Северной Америки, в том числе у *D. zeilleri*, мейоз протекает нормально (Hersey, Britton, 1981; Wagner, Smith, 1993).

Поскольку *D. zeilleri* фертилен, то при внутривидовых скрещиваниях возможно его расщепление с образованием форм, морфологически сходных с родительскими видами. Явных экологических или цитологических барьеров, препятствующих обратному скрещиванию *D. zeilleri* с *D. complanatum* и *D. tristachyum*, не существует. Потенциально все три таксона способны свободно скрещиваться между собой и, вследствие обратных скрещиваний и расщепления гибридов, границы между ними должны быть размыты в большей или меньшей степени. Однако в литературе не наблюдается единодушия по вопросу об устойчивости *D. zeilleri* и четкости его границ. Одни авторы указывают на наличие ряда переходных форм между *D. zeilleri* и его родительскими видами, что свидетельствует об интрогрессивной гибридизации (Kukkonen, 1967, 1994; Pacyna, 1972; Hanušová et al., 2014), другие же не находят признаков интрогрессивной гибридизации между видами *Diphasiastrum* (Bennert et al., 2011).

По мнению немецкого птеридолога K. Horn (личн. сообщ.), растения *D. zeilleri* из тенистых местообитаний (теневая форма) отчасти похожи на растения *D. complanatum*, тогда как экземпляры *D. zeilleri* из открытых местообитаний (световая форма) морфологически приближаются к *D. tristachyum*. Наши наблюдения над изменчивостью *D. zeilleri* в природе в Ленинградской обл. (Россия) и Баварии (Федеративная Республика Германия) в 2003 и 2012 гг. подтверждают отмеченную K. Horn закономерность. Однако вряд ли изменчивость *D. zeilleri* является только экологической. Световые формы *D. zeilleri* отличаются от теневых главным образом более узкими и косо вверх направленными боковыми вегетативными веточками, формирующими обратноконусовидные системы, а также меньшим углом расхождения веточек при ветвлении, что придает надземным системам побегов более компактный (пучковатый) облик. Такие формы являются модификациями. Другие признаки *D. zeilleri*, например форма листьев боковых вегетативных веточек и наличие ножки со стробилами на верхушке главной оси надземной системы побегов, в большей степени контролируются генетически и характерны для растений из различных местообитаний.

Среди гербарных сборов *D. zeilleri* из Европейской России встречаются отдельные образцы, уклоняющиеся по своим признакам к *D. complanatum* или, реже, к *D. tristachyum*, что затрудняет их точное определение. Мы полагаем, что не все эти промежуточные формы являются экологическими; вероятно, обратное скрещивание и расщепление гибридных растений, ведущие к интрогрессии признаков, тоже имеют место. Тем не менее, *D. zeilleri* является, на наш взгляд, весьма устойчивым, поскольку число переходных к родительским видам форм невелико по сравнению с типичной, промежуточной между *D. complanatum* и *D. tristachyum*, формой. Кроме того, *D. zeilleri* широко распространен и в пределах своего ареала встречается заметно чаще, чем *D. tristachyum* (Kukkonen, 2000; Ivanenko, Tzvelev, 2004). Поэтому мы считаем *D. zeilleri* видом гибридного происхождения, а не межвидовым гибридом.

Устойчивость *D. zeilleri* не означает отсутствия у него внутривидовой изменчивости. Из двух его родительских видов *D. complanatum* считают весьма изменчивым, тогда как *D. tristachyum* морфологически более однороден (Wilce, 1965; Kukkonen, 2000). Можно ожидать, что *D. zeilleri*, происходящий от двух весьма различающихся видов, должен отличаться высокой степенью изменчивости. Pacyna (1972: 281, 293) на основе анализа диаграмм признаков делает вывод, что *D. zeilleri* более изменчив, чем его родительские виды.

Обсуждая проблему внутривидовой дифференциации *D. zeilleri*, Holub (1975b) предположил, что этот вид распространен не только в области наложения ареалов родительских видов, но и севернее, в субарктической зоне Европы и Северной Америки, где *D. tristachyum* не произрастает. Holub считает, что *D. zeilleri* образует там особую расу с собранными в пучки короткими веточками и короткими ножками, несущими по 1–2 стробила, и отождествляет ее с описанным I. Kukkonen (1970) подвидом *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. subsp. *montellii* Kukk. Мы не согласны с точкой зрения Holub на распространение *D. zeilleri* и считаем, что северные границы его ареала проходят в Северной Америке через Ньюфаундленд, Онтарио, Квебек и Манитобу (Wilce, 1965), а в Европе по южной Фенноскандии и далее на восток через Европейскую Россию и Урал до Новосибирской и Томской обл. приблизительно вдоль параллели 56° с. ш. По нашему мнению, Kukkonen (1970; Hämet-Ahti, Kukkonen, 1984) правильно отнес упомянутую субтильную северную расу к *Diphasiastrum complanatum*, а такие черты сходства *D. complanatum* subsp. *montellii* и *D. zeilleri*, как сравнительно узкие боковые вегетативные веточки, собранные в густые пучки, и хорошо выраженное, выпуклое основание вентральных листьев этих веточек, возникли конвергентно и не свидетельствуют о близком родстве этих таксонов (Miniaev, Ivanenko, 1986).

В Фенноскандии и на Северо-Западе Европейской России встречается особая многоколосковая форма *D. zeilleri*, произрастающая совместно с типичной. H. Lindberg (1906) впервые выделил ее таксономически как *Lycopodium complanatum* subsp. *anceps* (Asch.) Asch. f. *polystachyum* H. Lindb. и подчеркнул ее приуроченность к северным районам Финляндии, хотя типовой материал был им собран на юго-западе страны. Lindberg описал f. *polystachyum* на основании одного отличительного признака: большого числа ножек со стробилами, расположенных на отдельных парциальных кустах. Kukkonen (1967) дал более подробное описание многоколосковой формы: у нее исчезает различие между вегетативными веточками и фертильными ветвями, отдельные ортотропные системы побегов несут на верхушках многих или практически всех веточек большое число ножек (до 100 и более на одном парциальном кусте) с 1 или 2 стробилами, веточки, несущие ножки со стробилами, сравнительно узкие и менее сплюснутые, чем вегетативные веточки типовой формы. Многоколосковые растения производят впечатление отклоняющихся от нормы, однако Kukkonen (1967: 468–469) аргументировал мнение, что эта форма не является простым уродством, и обнародовал комбинацию *Diphasium complanatum* var. *polystachyum* (H. Lindb.) Kukk. Он полагал (Kukkonen, 1967: 461), что по крайней мере часть образцов *D. complanatum* var. *polystachyum* происходит в результате гибридизации *D. complanatum* subsp. *complanatum* и *D. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* (A. Br.) Kukk. (= *Diphasiastrum tristachyum*). Хотя гибридные формы *D. complanatum* subsp. *complanatum* × *D. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* не были выделены в данной работе таксономически, фактически они соответствуют *Diphasiastrum zeilleri*. По мнению Kukkonen, гибридное происхождение многоколосковой разновидности косвенно подтверждается повышенной долей недоразвитых спор у нее по сравнению с типовой разновидностью.

Holub (1975b) синонимизировал многоколосковую разновидность с *D. zeilleri*, с чем позже согласился Kukkonen (2000) в обработке рода *Diphasiastrum* для «Flora Nordica». Подробная синонимика разновидности дана H. Väre (2012).

Изучив лектотип *Lycopodium complanatum* f. *polystachyum* H. Lindb., хранящийся в Гербарии Ботанического музея университета Хельсинки (H), мы убедились, что он принадлежит к *D. zeilleri*. В отличие от Kukkonen (1967), мы считаем, что f. *polystachyum* представляет собой тератоморфу, что не мешает таксономическому признанию ее в качестве формы или разновидности, если только причиной ее возникновения не является патоген, вирус или гриб. Никто из исследователей такого патогена до сих пор не находил, поэтому мы предлагаем для этого морфологически выделяющегося растения комбинацию:

Diphasiastrum zeilleri (Rouy) Holub var. **polystachyum** (H. Lindb.) Ivanenko, comb. nova.

≡ *Lycopodium complanatum* L. subsp. *anceps* (Asch.) Asch. f. *polystachyum* H. Lindb. 1906, Sched. Pl. Finland. Exs. 1–8 [15]: 5. ≡ *L. complanatum* var. *polystachyum* (H. Lindb.) Hiitonen, 1933, Suom. Kasvio: 52. ≡ *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. var. *polystachyum* (H. Lindb.) Kukk. 1967, Ann. Bot. Fenn. 4: 459.

Lectotype (Kukkonen, 1970: 142). «Finland, regio Aboënsis, par. Lojo, loco arenoso in pineto sicco iugi Lojoënsia, cum typo, 26 VIII 1893, Harald Lindberg [Pl. Finland. Exs. 15]» (H 179363!, isolectotype H 179364!).

В Гербарии Ботанического музея университета Хельсинки (H) мы нашли похожие многоколосковые формы не только у *D. zeilleri*, но и у *D. complanatum* и, в небольшом числе, у *D. tristachyum*. Отметим, что многоколосковые формы *D. complanatum* и *D. tristachyum* до сих пор не были выделены таксономически.

Поскольку у многоколосковых растений важные для точного определения вида признаки боковых вегетативных веточек и их листьев сильно модифицированы, отнесение их к *D. complanatum*, *D. zeilleri* или *D. tristachyum* нередко вызывает затруднения даже у специалиста. Для точной идентификации многоколосковых растений необходимо учитывать признаки плагиотропного побега (погруженное в грунт корневище или надземный ползучий побег), окраску веточек (с сизоватым оттенком или без него), внимательно рассматривать форму листьев немодифицированных боковых вегетативных веточек, которые иногда сохраняются у растения, принимать во внимание данные о распространении видов. Мы считаем неправильным решение Kukkonen (2000), который относит все многоколосковые растения из более южной части Финляндии на север до области Северная Похьянмаа включительно к *D. zeilleri*, а морфологически очень близкие к ним растения из северной части Финляндии — к *D. complanatum* subsp. *montellii*. Не случайно в более ранней работе Kukkonen (1967) отмечал, что многоколосковая разновидность равномерно распространена по территории Финляндии, в том числе и там, где *D. zeilleri* не произрастает. По нашему мнению, во всей Финляндии многоколосковые растения встречаются и у *D. complanatum*.

В окрестностях ст. Толмачёво (Ленинградская обл., Лужский р-н) мы обратили внимание на еще одну морфологически отличную форму *D. zeilleri*, которая заслуживает таксономического признания. Эта форма отличается сидячими стробилами необычного строения.

В роде *Diphasiastrum* только для двух видов, *D. alpinum* (L.) Holub и *D. sitchense* (Rupr.) Holub, характерны сидячие стробилы, однако иногда и у этих видов встречаются короткие ножки, обычно менее 0.5 см дл. (Wilce, 1965; Ivanenko, 2007). Изредка сидячие стробилы формируются у северных форм *D. complanatum*, для которых более типичны короткие ножки (Wilce, 1965). При этом сидячие стробилы у *D. alpinum*, *D. sitchense* и северных форм *D. complanatum* вырастают на верхушке фертильной ветви на следующий год после ее формирования. По выражению Wilce (1965: 67), верхушка фертильной ветви подобна почке, стробилы морфологически резко отграничены от несущей их фертильной ветви. У большинства видов *Diphasiastrum* со стробилами на ножках последние также развиваются на следующий год после формирования фертильной ветви на ее верхушке, причем ножка резко отграничена от фертильной ветви (Wilce, 1965). Исключение составляют тропические виды *D. angustiramosum* (Alderw.) Holub, *D. novoguineense* (Nessel) Holub, *D. platyrhizoma* (Wilce) Holub и некоторые представители южноамериканского комплекса видов *D. thyoides* (Willd.) Holub aggr., у которых фертильная ветвь постепенно, без периода покоя и без четко обозначенной границы переходит в ножку, несущую стробилы. Wilce (1965: 67) назвала структуру, видоизменяющуюся от фертильной ветви в базальной части к ножке в дистальной части, «peduncle branch», что можно перевести на русский язык как «ветвь-ножка» или «ножкоподобная ветвь».

У *D. zeilleri* сходным образом рост фертильной ветви и формирование на ней простого или разветвленного сидячего стробила может происходить в один и тот же сезон. Такую фертильную ветвь мы предложили назвать «стробиловидной ветвью» (Ivanenko, 2013). Основание стробиловидной ветви является типичной фертильной ветвью, а верхушка — стробилом. В ходе развития такой ветви вегетативные листья акропетально сменяются спорофиллоидами, несущими на адаксиальной стороне спорангий. Спорофиллоиды базальной части стробила похожи по форме на листья фертильной ветви и прикреплены к его оси основанием, но выше формируются типичные спорофиллоиды: щитовидные, яйцевидные, с низбегающим основанием и оттянуто заостренной верхушкой. Стробил стробиловидной ветви *D. zeilleri* отличается по ритму развития от сидячих стробилов *D. alpinum*, *D. sitchense* и северных форм *D. complanatum*, поскольку формируется в один сезон с несущей его фертильной ветвью. Мы признаем эту необычную форму в ранге разновидности.

Diphasiastrum zeilleri (Rouy) Holub var. **ramistachyum** Ivanenko, var. nova.

Strobili sessile, a fertile branch becoming a simple or branched strobilus during one growing season, without forming a peduncle. By the end of the vegetation period strobilus discharges spores and dies off or goes dormant in immature state and discharges spores after wintering. Rarely the wintering strobilus does not end its growth and produces a strobilus-bearing peduncle.

Type: «Russia, Leningrad Region, Luga District, ca. 4 km northwest from the Tolmachyovo Station, green moss-shrub pine forest (with blueberries and cowberries) in the upper part of the slope to the road. N 58°53′09.2″, E 29°50′06.06″. 17 VIII 2012, Yu. A. Ivanenko» (№ 2 — holotype (LE), №№ 1, 3 — isotypes (LE, LECB)).

Стробилы сидячие, фертильная ветвь преобразуется в простой или разветвленный стробил на протяжении одного вегетационного периода, без формирования ножки. В конце вегетационного периода стробил рассеивает споры и отмирает или перезимовывает в незрелом состоянии и рассеивает споры после зимовки. Редко перезимовавший стробил не завершает рост и формирует несущую стробилы ножку.

Тип: «Россия, Ленинградская обл., Лужский р-н, примерно в 4 км северо-западнее ст. Толмачёво, сосняк зеленомошно-кустарничковый (с черникой и брусникой) в верхней части склона к дороге, 58°53′09.2″ с. ш., 29°50′06.06″ в. д. 17 VIII 2012, Ю. А. Иваненко» (№ 2 — голотип (LE), №№ 1, 3 — изотипы (LE, LECB)).

Паратипы (paratypes): Россия, Ленинградская обл., Лужский р-н: примерно в 4 км северо-западнее ст. Толмачёво, зеленомошно-кустарничковый сосняк. 12 IX 2010, Ю. А. Иваненко, №№ 1, 2, 3 (LE), 7, 8 (LECB). Беларусь, Витебская обл., Верхнедвинский р-н, Лиснянский с/с: ~ 3.8 км к северо-востоку от д. Изубрица, юговост. берег оз. Белое-Юховское, 56°02′48.78″ с. ш., 28°29′26.46″ в. д. (WGS-84), ~ 145 м над ур. м., по склону холма, сосняк мшистый. Изредка. 22 VI 2005, М. А. Джус, № 715 (LECB); ~ 2.4 км к СВ от д. Доброплёсы, между оз. Бредно и оз. Белое-Доброплесы, 55°59′59.58″ с. ш., 28°28′36.9″ в. д. (WGS-84); ~ 145 м над ур. м., сосняк вейниково-мшистый по склону холма. Изредка. 22 VI 2005, М. А. Джус, № 736 (LECB).

Мы наблюдали в природе отдельные клоны *D. zeilleri* var. *ramistachyum*, у которых стробиловидные ветви развиваются на всех парциальных кустах на протяжении многих лет. Можно предположить, что формирование стробиловидной ветви у новой разновидности генетически детерминировано, хотя экспрессия этого признака варьирует: иногда после появления стробиловидных ветвей парциальный куст на следующий год формирует нормальные фертильные ветви, на которых еще через год развиваются нетипично короткие для *D. zeilleri* ножки со стробилами.

В Ленинградской обл. преобразованная в стробил верхушка стробиловидной ветви *D. zeilleri* var. *ramistachyum* отмирает после спороношения. Однако у известных нам экземпляров из Беларуси некоторые стробилы перезимовали живыми. Например, у растения из окр. оз. Белое-Юховское стробилы стробиловидных ветвей большей частью не отмерли зимой 2004–2005 гг., а остались зелеными, с живыми нетипичными спорофиллоидами, причем споры высыпались не из всех спорангиев этих стробилов. Иногда на верхушке перезимовавшего живым стробила формируется ножка со стробилами. Например, такие ножки можно видеть у образца из окр. оз. Белое-Доброплёсы.

Система надземных побегов сидячеколосковой разновидности начинает спороносить на год раньше подобной системы побегов типовой разновидности, что можно рассматривать как полезное приспособление. Наблюдения в Лужском р-не Ленинградской обл. показали, что стробил, в который преобразуется верхушка фертильной ветви *D. zeilleri* var. *ramistachyum*, созревает и переходит к рассеиванию спор на 2–3 недели позднее расположенных на ножке стробилов типовой разновидности. Сидячие стробилы *D. zeilleri* var. *ramistachyum* формируются в меньшем числе на одном парциальном кусте, чем у обычных растений. Отсутствие ножки уменьшает эффективность распространения ветром спор у сидячеколосковой разновидности по сравнению с типовой разновидностью. Общий баланс положительных и отрицательных аспектов наличия стробиловидных ветвей у *D. zeilleri* var. *ramistachyum* остается неопределенным.

Формы со стробиловидными ветвями, подобные *D. zeilleri* var. *ramistachyum*, встречаются также у *D. alpinum*, *D. complanatum* и гибридогенных видов *D. issleri* (Rouy) Holub (*D. alpinum* × *D. complanatum*) и *D. oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, K. Horn et Bennert (*D. alpinum* × *D. tristachyum*), распространенных в странах Центральной Европы и некоторых других европейских странах.

Стробиловидные ветви развиваются у *D. alpinum* и *D. complanatum* редко. Мы видели несколько образцов такой формы *D. alpinum* из Норвегии, Шотландии и Северной Ирландии: «Norway, Midlhordl Fjeld: Algeró. 10 X 1913, F. Lillefosse, № HbO 1190» (O!), «Norway, Nord-Trøndelag, Meråker, Kirkebyfjeld. VII 1895, A. O. Hoffstad» (O 310358!), «Norway, Nordland, Saltdal, WQ 32 SØ. 850 m. o. h. Mell. Skaitidalen og vann 1024 m. o. h. 4 VII 1969, H. I. Høeg» (O 310360!), «Scotland, Aberdeenshire, Braemar, Ben-na-Bourd. VII 1855, A. Croall» (BM 001184902!), «Scotland, Clova, County Fofar. VIII 1839, ex Herb. Croall» (BM 001184945!), «Scotland, Scorrie, Clova, County Fofar. 12 VIII 1850, A. C[roall]» (BM 001184953!), «Scotland, Ross-shire, Stack Polly. 29 VI 1949, Miss McCallum Webster» (BM 001185138!), «Northern Ireland, Co. Down, Slieve Bearnagh, Mourne Mnt., 2400 feet, sward. VIII 1892, R. L. Praeger» (BM 001185168!). Немногие известные нам растения *D. complanatum* со стробиловидными ветвями были собраны в удаленных друг от друга местонахождениях в Евразии и Северной Америке: «Якутия. Бассейн Алдана, р. Учур у устья Гекана, в сосняке на песчаной террасе. 27 IX 1957, Л. Тюлина» (LE!), «USA, Maine, Piscataquis County, exposed gravelly slope below summit of South Turner Mt., alt. 3000 ft., NE of Mt. Katahdin Millinocket. 1 IX 1963, F. J. Hermann, № 19638» (BM!), «Norway, Akershus, Enebakk, langs Enebakkvn. v a v Sagstua, I etasjemose i tue på björke-stubbe, PM(NM4) 08 30. 6 XI 1973, G. G. Flatabö, HbO 25006» (O!), «In subsylvaticis alpius Åreskutan, Jemtlandice. VII 1843, [Bocerling?]» (S!), «Sweden, Västergötland, Skövde. VIII 1890, E. Söderholm, № VG-252» (S!). Стробиловидные ветви мы наблюдали у *D. issleri* и *D. oellgaardii* в Баварии (Оберпфальц, западнее города Фурт-им-Вальд, лыжная трасса близ Войтенберга) в июле 2012 г. В этом уникальном местонахождении произрастают все 6 видов *Diphasiastrum*, известные в Центральной Европе. По наблюдениям K. Horn, стробилы стробиловидных ветвей *D. issleri* и *D. oellgaardii* могут перезимовывать с нераскрывшимися спорангиями и приступать к спороношению в начале следующего вегетационного сезона. Как было отмечено выше, это явление известно и у *D. zeilleri* var. *ramistachyum*.

Благодарности

Автор сердечно благодарит М. А. Джуса (Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь) за предоставленный гербарный материал из личной коллекции, Dipl.-Biol. K. Horn (Dormitz, Deutschland) за приглашение на ботаническую экскурсию в Баварии и ценные консультации, Ms. Alison M. Paul (Curator of Pteridophytes, Natural History Museum, London, UK) за содействие в работе с гербарными коллекциями и помощь в прочтении гербарных этикеток. Выражаю свою искреннюю признательность В. М. Доронькину (ЦСБС СО РАН, Новосибирск), Н. И. Науменко (Курганский государственный Университет, Курган), Вал. Н. Тихомирову (Белорусский государственный университет), Д. В. Тихонову (Барнаул), М. Г. Хоревой (ИБПС, Магадан), Dr. Prof. H. W. Bennert (Ruhr-Universität Bochum, Bochum, Deutschland), Dipl.-Biol. K. Horn, A. Haines (Bowdoin, USA) и Dr. A. Pacyna (Institute of Botany, Jagiellonian University, Kraków, Poland) за присланные ими публикации. Искренне благодарю рецензентов моей работы за их труд и полезные советы. Я душевно признателен И. В. Соколовой (БИН РАН, Санкт-Петербург) за помощь в подготовке этой статьи.

Литература

Bennert H. W., Horn K., Kauth M., Fuchs J., Jakobsen I. S. B., Øllgaard B., Schnittler M., Steinberg M., Viane R. 2011. Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European *Diphasiastrum* taxa (*Lycopodiaceae*, *Lycophyta*) // Ann. Bot. Vol. 108, № 5. P. 867–876.

Ching R.-C. 1981. The taxonomy of Chinese *Lycopodiaceae* (sen. lat.) I // Acta Bot. Yunnan. Vol. 3, № 3. P. 1–9.

Damboldt J. 1963. Zur Kenntnis der Flachen Bärlappe in Bayern // Ber. Bayer. Bot. Ges. Bd. 36. S. 25–28.

Haines A., Vining Th. F. 2003. The families *Huperziaceae* and *Lycopodiaceae* of New England: A taxonomic and ecological reference. Bar Harbor (ME): V. F. Thomas Co. 100 p.

Hämet-Ahti L., Kukkonen I. 1984. Nomenclatural combinations of Finnish vascular plants // Ann. Bot. Fenn. Vol. 21, № 2. P. 209–211.

Hanušová K., Ekrt L., Vit P., Kolář F., Urfus T. 2014. Continuous morphological variation correlated with genome size indicates frequent introgressive hybridization among *Diphasiastrum* species (*Lycopodiaceae*) in Central Europe // PLoS ONE Vol. 9, iss. 6. doi:10.1371/journal.pone.0099552

Hersey R. E., Britton D. M. 1981. A cytological study of three species and a hybrid taxon of *Lycopodium* (section *Complanata*) in Ontario // Canad. J. Genet. Cytol. Vol. 23, № 3. P. 497–504.

Holub J. 1975a. *Diphasiastrum*, a new genus in *Lycopodiaceae* // Preslia. Vol. 47, № 2. P. 97–110.

Holub J. 1975b. Notes on some species of *Diphasiastrum* // Preslia. Vol. 47, № 3. P. 232–240.

Horn K. 1997. Verbreitung, Ökologie und Gefährdung der Flachbärlappe (*Diphasiastrum* spp., *Lycopodiaceae*, Pteridophyta) in Niedersachsen und Bremen // Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen. Hf. 38. Hannover. 83 S.

Horn K., Bennert H. W. 2002. *Diphasiastrum oellgaardii* Stoor et al. (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora von Österreich // Phyton. Bd. 42, № 1. S. 125–148.

Ivanenko Yu. A. 2007. Nota de specie *Diphasiastrum sitchense* (Rupr.) Holub (*Lycopodiaceae*) // Novosti Syst. Vyssh. Rast. Vol. 39. P. 7–16. [In Russian] (Иваненко Ю. А. 2007. Заметка о *Diphasiastrum sitchense* (Rupr.) Holub (*Lycopodiaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 39. С. 7–16).

Ivanenko Yu. A. 2013. Znacheniye priznakov fertilnykh struktur vidov *Diphasiastrum* Holub (*Lycopodiaceae*) dlya sistematiki i diagnostiki [Significance of traits of the fertile structures in *Diphasiastrum* Holub (*Lycopodiaceae*) species for their systematics and identification] // Modern problems in botanical and mycological research. Minsk: BSU Publ. Centre. P. 30–32. [In Russian] (Иваненко Ю. А. 2013. Значение признаков фертильных структур видов *Diphasiastrum* Holub (*Lycopodiaceae*) для систематики и диагностики // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты: Сб. статей II междунар. науч.-практ. конф., Минск, 12–14 ноября 2013 г. Минск: Изд. центр БГУ. С. 30–32).

Ivanenko Yu. A., Tzvelev N. N. 2004. On the genus *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) in the Eastern Europe // Bot. Zhurn. Vol. 89, № 1. P. 100–113. [In Russian with English abstract] (Иваненко Ю. А., Цвелёв Н. Н. 2004. О роде *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) в Восточной Европе // Ботан. журн. Т. 89, № 8. С. 100–113).

Jermy A. C. 1993. *Diphasiastrum* J. Holub // Flora Europaea. Ed. 2. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press. P. 4–5.

Kukkonen I. 1967. Studies on the variability of *Diphasium* (*Lycopodium*) *complanatum* // Ann. Bot. Fenn. Vol. 4, № 4. P. 441–470.

Kukkonen I. 1970. A nomenclatural note on the Fennoscandian *Diphasium complanatum* // Ann. Bot. Fenn. Vol. 7, № 1. P. 142.

Kukkonen I. 1994. Notes on the treatment of the family *Lycopodiaceae* for Flora Nordica // Ann. Bot. Fenn. Vol. 31, № 3. P. 197–202.

Kukkonen I. 2000. Fam. *Lycopodiaceae* // Flora Nordica. Vol. 1. Stockholm. P. 1–13.

Lindberg H. 1906. Schedae operis quod inscribitur Plantae Finlandiae Exsiccatae. Fasc. 1–8. Helsinki. 127 p.

Miniaev N. A., Ivanenko Yu. A. 1986. On *Diphasiastrum montellii* (*Lycopodiaceae*) // Bot. Zhurn. Vol. 71, № 8. P. 1122–1127. [In Russian] (Миняев Н. А., Иваненко Ю. А. 1986. О *Diphasiastrum montellii* (*Lycopodiaceae*) // Ботан. журн. Т. 71, № 8. С. 1122–1127).

Naumenko N. I. 2008. On the flora and vegetative cover of Southern Zauralye. Kurgan: Univ. Press. 512 p. [In Russian with English preface] (Науменко Н. И. 2008. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та. 512 с.).

Naumenko N. I., Ivanenko Yu. A. 1999. Pteridophytes and gymnosperms of the south part of Transural Region. Kurgan: Univ. Press. 87 p. [In Russian] (Науменко Н. И., Иваненко Ю. А. 1999. Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. 1. Плауны, хвощи, папоротники и голосеменные. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та. 87 с.).

Pacyna A. 1972. Biometrics and taxonomy of the Polish species of the genus *Diphasium* Presl // Fragm. Florist. Geobot. Vol. 18, № 3–4. P. 255–297.

Pacyna A. 2006. Taxonomic problems of the genus *Diphasiastrum* in Poland and Central Europe // Botanical Guidebooks. № 29. P. 7–26.

Procházka F., Harčarik J. 1999. New localities of *Diphasiastrum* species in the Krkonoše Mts and elsewhere in the Czech Republic where three or more species of this genus are recorded // Preslia. Vol. 71, № 3. P. 193–215.

Rothmaler W. 1964. *Diphasium* Presl // Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press. P. 4.

Rouy G. 1913. Ordre Lycopodiacées // Flore de France. T. 14. P. 485–492.

Serebriakov I. G. 1964. Life forms of higher plants and their investigation // Field geobotany / Eds. E. M. Lavrenko, A. A. Korchagin. Moscow; Leningrad: Nauka. Vol. 3. P. 146–205. [In Russian] (Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника / Под общ. ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. М.; Л.: Наука. Т. 3. С. 146–205).

Shmakov A. I., Tichonov D. V. 2005. Fam. *Lycopodiaceae* — Clubmoss Family // Flora Altaica. Barnaul: AzBuka. Vol. 1. P. 127–136. [In Russian with English preface and data on distribution] (Шмаков А. И., Тихонов Д. В. 2005. Сем. *Lycopodiaceae* — Плауновые // Флора Алтая. Барнаул: АзБука. Т. 1. С. 127–136).

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 Belorus. Gosud. Univ. Ser. 2. № 3. P. 36–41. [In Russian with English abstract] (Тихомиров Вал. Н. 2004. Критические заметки о некоторых группах высших споровых растений флоры Беларуси // Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2. № 3. С. 36–41).

Tzvelev N. N. 2000. Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St. Petersburg. 781 p. [In Russian] (Цвелёв Н. Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА. 781 с.).

Tzvelev N. N. 2005. Conspectus abbreviatus plantarum cryptogamicarum vascularium Europae Orientalis // Novosti Syst. Vyssh. Rast. Vol. 37. P. 7–32. [In Russian] (Цвелёв Н. Н. 2005. Краткий конспект сосудистых споровых растений Восточной Европы // Новости сист. высш. раст. Т. 37. С. 7–32).

Väre H. 2012. Catalogue and typifications of new taxa of vascular plants described by Finnish botanist Harald Lindberg (1871–1963) // Phytotaxa. Vol. 47, № 1. P. 1–98. doi: http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.47.1.1

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. P. 18–37.

Wagner W. H. Jr., Smith A. R. 1993. Pteridophytes of North America // Flora of North America north of Mexico / FNA Editorial Committee (ed.). New York; Oxford. Vol. 1. P. 247–266.

Wilce J. H. 1965. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium* // Beih. Nova Hedwigia. Hf. 19. 233 S.

Zhang L. B., Kung H. S. 2000. The reclassification of *Lycopodiaceae* (s. str.) in China // Acta Phytotax. Sin. Vol. 38, № 3. P. 266–275.

NEW VARIETIES OF *DIPHASIASTRUM ZEILLERI* (ROUY) HOLUB (*LYCOPODIACEAE*)

Yu. A. Ivanenko

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

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Professora Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
y.ivanenko@spbu.ru, yury_ivan@mail.ru

Diphasiastrum zeilleri (Rouy) Holub is a hybrid species, with the formula *D. complanatum* (L.) Holub × *D. tristachyum* (Pursh) Holub. A high variability of *D. zeilleri* is due to environmental conditions (light and shadow ecological forms) and probably to introgressive hybridization with the parental species. Intermediate forms between *D. zeilleri*, *D. complanatum* and *D. tristachyum* are quite rare, that allows to treat the three taxa as separate species. *D. zeilleri* is missing in subarctic regions of Europe and North America, and some degree of its resemblance with *D. complanatum* subsp. *montellii* Kukk. is convergent. *Lycopodium complanatum* f. *polystachyum* H. Lindb. is considered to belong to *D. zeilleri*, and an appropriate conbination is published, *Diphasiastrum zeilleri* var. *polystachyum* (H. Lindb.) Ivanenko.

A new variety *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub var. *ramistachyum* Ivanenko is described, differing by sessile strobili formed on the basal part of fertile branches during one growing season. The structure, the base of which is a fertile branch, and the upper part is strobilus (strobili), is proposed to term «strobilus branch». Besides *D. zeilleri* var. *ramistachyum*, the strobilus branches are produced by *D. issleri* (Rouy) Holub, *D. oellgaardii* Stoor, Boudrie, Jérôme, K. Horn et Bennert, and rarely by *D. alpinum* (L.) Holub and *D. complanatum*.

Keywords: *Diphasiastrum*, *Lycopodiaceae*, variability, variety.