

A New Record of the Genus *Onopordum* from Asteraceae for the Flora of Iran

Kazem Negaresh

Assistant Professor, Department of Horticulture, Faculty of Agriculture, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khuzestan, Mollasani, Ahvaz, Iran

Abstract

Onopordum is one of the extremely armed genus of the family of Asteraceae which is native to the Mediterranean and Irano-Turanian regions. This genus comprises 7 species that are distributed in most parts of the country. In spite of 12% of *Onopordum* species are found in Iran, but few taxonomic studies have been carried out and it seems that there are still unknown species of this genus. For taxonomic study of the genus *Onopordum*, extensive collection of distribution areas of genus was conducted in Iran. Plant specimens were collected by conventional methods and identified based on reliable sources. As a observations, *O. cinereum* is reported as a new record from the flora of Iran. It is easily distinguished form the other species of genus in Iran by having densely tomentose-arachnoid-whitish indumentum in throughout the plant especially in the capitula. Finally, a key identification to all species of the genus *Onopordum* in Iran is presented.

Keywords: Cardueae, Onopordinae, Taxonomy, Onopordum.

negaresh@asnrukh.ac.ir

گزارش گونه‌ای جدید از جنس *Onopordum* متعلق به تیره آفتابگردان (Asteraceae) برای فلور ایران

کاظم نگارش*

استادیار گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، ملائانی، اهواز، ایران

چکیده

جنس *Onopordum* از جمله تاکسون‌های به شدت خاردار تیره Asteraceae است که بومی مناطق مدیترانه و ایرانی - تورانی است. این جنس در ایران شامل ۷ گونه است و در بیشتر نقاط کشور پراکنش دارد. با وجود اینکه ۱۲ درصد گونه‌های جنس *Onopordum* در ایران می‌رویند؛ اما مطالعات تاکسونومیک اندکی انجام شده است و به نظر می‌رسد هنوز گونه‌های ناشناخته‌ای از این جنس در کشور وجود داشته باشد. برای مطالعه تاکسونومیک جنس *Onopordum* در ایران، جمع‌آوری‌های گسترده‌ای از محدوده‌های پراکنش این جنس در کشور انجام شد. نمونه‌های گیاهی با روش‌های مرسوم جمع‌آوری و براساس منابع معتبر شناسایی شدند. نتیجه مشاهده‌ها گزارش گونه‌ای جدید با نام *O. cinereum* برای فلور ایران بود. صفت بارز این گونه که به راحتی آن را از سایر گونه‌های جنس *Onopordum* در ایران جدا می‌کند، داشتن پوشش کرکی به شدت پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ در سرتاسر گیاه به ویژه در قسمت کلایرک‌هاست. در پایان کلید شناسایی گونه‌های جنس *Onopordum* در ایران ارائه شد.

واژه‌های کلیدی: Onopordinae، Cardueae، تاکسونومی، خارپنبه.

مقدمه

پیچیده‌ترین قبیله‌های Asteraceae است؛ چون تنوع ریخت‌شناسی زیادی را نشان می‌دهد و شامل جنس‌های بزرگی مانند *Cousinia* Cass.، *Centaurea* L. و *Cirsium* Mill. نیز می‌شود (Susanna et al., 1995; Garcia-Jacas et al., 2002). درباره طبقه‌بندی این قبیله اختلاف نظر زیادی وجود دارد؛ اما در آخرین بررسی مولکولی (Herrando-Moraira et al., 2019)، با به کارگیری سیستم Hyb-Seq و انتخاب

براساس آخرین طبقه‌بندی که Jeffrey در سال ۲۰۰۷ ارائه داده، تیره آفتابگردان (Asteraceae) دارای ۵ زیر تیره و ۲۴ قبیله است. Cardueae یکی از بزرگ‌ترین قبیله‌های این تیره و شامل ۷۳ جنس و حدود ۲۴۰۰ گونه است (Susanna et al., 2006; Susanna and Garcia-Jacas, 2007; Susanna and Garcia-Jacas, 2009)؛ همچنین Cardueae یکی از

* negaresh @ asnrkh.ac.ir

Copyright©2019, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0>), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially

مواد و روش‌ها

در قالب طرح تحقیقاتی مطالعه تاکسونومیکی جنس *Onopordum* در ایران، جمع‌آوری‌های گسترده‌ای از محدوده‌های پراکنش این جنس در کشور در سال‌های ۱۳۹۲ تا ۱۳۹۷ انجام شد. جمع‌آوری و آماده‌سازی نمونه‌های هرباریومی مطابق با روش‌های مرسوم تاکسونومیک انجام شد (Jones and Luchsinger, 1986; Stace, 1989; Singh, 1999). نمونه‌های جمع‌آوری شده طبق فلورا ایرانیکا (Rechinger, 1979) شناسایی شدند و برای گونه‌های مشکوک از منابع مهم دیگری مانند فلور اورینتالیس (Boissier, 1875)، فلور روسیه (Tamamschian, 1963)، فلور ترکیه (Danin, 1975) و فلور اروپا (Amaral, 1976) استفاده شد. کلیدهای شناسایی جنس در منابع مختلف بادقت بازمینی و مطالعه شدند. تمامی ویژگی‌های زایشی و رویشی بادقت با استرئومیکروسکوپ بررسی شدند. نمونه‌های جمع‌آوری شده در هرباریوم دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان (KHAU) نگهداری می‌شوند؛ همچنین نمونه‌های گیاهی مربوط به جنس *Onopordum* واقع در هرباریوم‌های پژوهشکده علوم گیاهی فردوسی مشهد، دانشگاه اصفهان و مراکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی کردستان، کرمانشاه، کرمان و لرستان مطالعه شدند.

نتایج و بحث

Onopordum cinereum Grossh., Trudy Tiflissk. Bot. Sada Ser. 2, 1: 38 (1920).
Type: Georgia. In ditione Talysh, in montibus siccis, *Grossheim s.n.* (holotype TBI!).

توصیف: گیاهی دوساله، کل گیاه به شدت پوشیده با کرک پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ. ساقه

Tarchonantheae در نقش برون گروه متفاوت نسبت به کارهای قبلی (Garcia-Jacas et al., 2002)، ثابت شد که این قبیله تک‌نیا و دارای ۱۲ زیرقبیله است. *Onopordinae* یکی از زیرقبیله‌های جدید معرفی شده در مطالعه اخیر و شامل ۷ جنس است که *Onopordum* L. بزرگ‌ترین جنس آن و بقیه، جنس‌های کوچکی هستند.

جنس خارپنبه (*Onopordum*) گیاهی به شدت خاردار است که حدود ۶۰ گونه در جهان دارد (Susanna and Garcia-Jacas, 2007). اعضای این جنس، بومی مناطق مدیترانه و ایرانی - تورانی هستند که از شبه جزیره ایبری تا آسیای میانه پراکنش دارند و در کشورهایی نظیر آمریکا، شیلی، آفریقای جنوبی و استرالیا علف هرز معرفی شده‌اند (Herrando-Moraira et al., 2019). صفاتی مانند شکل رویشی، شکل و پوشش کرکی کلاپرک‌ها، اندازه و وضعیت پاپوس و اندازه و وضعیت فیلاری‌ها مهم‌ترین صفات تشخیصی برای جداسازی گونه‌های جنس *Onopordum* هستند (Danin, 1975; Rechinger, 1979). ایرانیکا (Rechinger, 1979) جنس *Onopordum* شامل ۸ گونه است که ۷ گونه آن در ایران می‌روید و تنها گونه *O. carmanicum* (Bornm.) Bornm. انحصاری ایران است. به جز گونه *O. canum* Eig فقط در یک نقطه ایران گزارش شده است بقیه پراکنش شایان توجهی در کشور دارند (Rechinger, 1979).

هدف از پژوهش حاضر، بازنگری و بررسی دقیق تر آرایه‌های جنس *Onopordum* موجود در ایران است که احتمالاً باعث تغییر در تعداد گونه‌های گزارش شده خواهد شد.

پهنک بلندتر، با ۵ لوب، لوب‌ها به طول ۴ تا ۵ میلی‌متر. فندقه‌ها به طول ۵ تا ۶ میلی‌متر و عرض حدود ۲ میلی‌متر، باریک‌شده، واژتخم‌مرغی، چهاروجهی، قهوه‌ای تا قهوه‌ای مایل به قرمز، با نقاط سیاه، مسطح. ناف باریک‌شده، بیضی‌شکل، تقریباً به‌طور کامل پنهان شده در زیر ضمائم. پاپوس کاهی‌رنگ، زیر، در پایین ریش‌دار و در بالا پرمانند، تارهای مویی با اندازه‌های متفاوت، تارهای مویی ضخیم به طول ۱۰ تا ۱۴ میلی‌متر، تارهای مویی نازک به طول ۷ تا ۱۰ میلی‌متر (شکل ۱).

مکان جمع‌آوری: ایران، استان اردبیل، آستارا به سمت نمین، ۵ کیلومتر تا نمین، "N: 38° 25' 29.2" و "E: 48° 32' 34.7" - ۱۴۸۰ - ۱۴۶۰ متر، ۲ تیر ۱۳۹۴، نگارش و پاکزاد ۲۴۳ (KHAU!).

زیستگاه: گونه *O. cinereum* در مکان‌هایی با پوشش علفی متراکم، کنار جاده‌ها و در دامنه‌های مناطق کوهستانی می‌روید. مشاهده‌های میدانی نشان داد این گیاه دامنه‌های نزدیک جاده‌ها را بیشتر ترجیح می‌دهد و افراد آن در طبیعت به صورت تنک و پراکنده حضور دارند. از مهم‌ترین گونه‌های همراه این گیاه عبارتند از: *Alyssum inflatum*, *Aegilops triuncialis* L., *Artemisia*, *Allium atroviolaceum* Boiss., Nyár., *Avena barbata* Pott ex Link, *aucheri* Boiss., *Chardinia orientalis* (L.), *Bromus tectorum* L., *Carthamus lantaus* L. subsp., Kuntze, *Centaurea turkestanicus* (M.Pop.) Hanelt, *Convolvulus arvensis* L., *aziziana* Rech.f., *Lolium perenne* L., *Lactuca serriola* L., *Phlomis persica* و *Onosma bulbotrichum* DC. ..Boiss

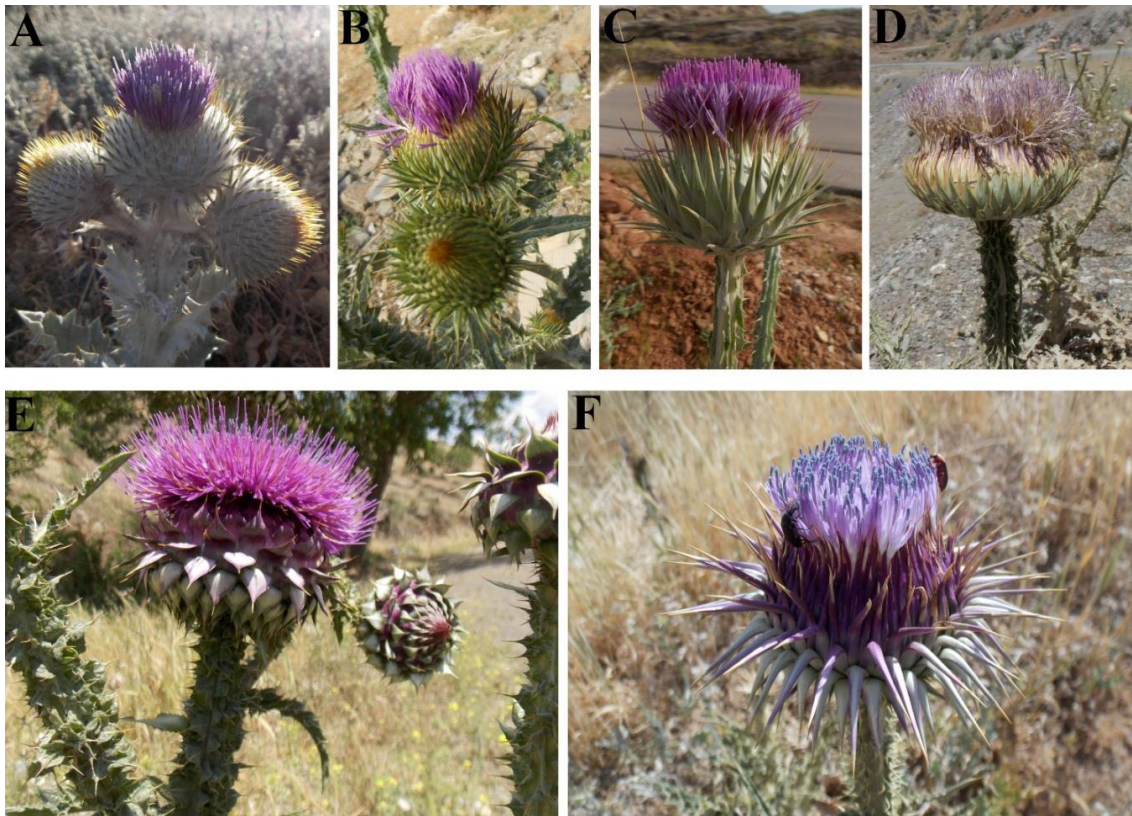
منفرد، سفیدرنگ، به ارتفاع ۲۰ تا ۵۰ سانتی‌متر، شیاردار، در قسمت انتهایی شاخه‌دار، شاخه‌ها کوتاه و کم، در سرتاسر ساقه و شاخه‌ها بال‌دار - خاردار. بال‌ها ۳ تا ۴ ردیف، به عرض ۵ تا ۶ میلی‌متر، به‌طور ضعیف سینوسی، با لوب‌های مثلثی کوتاه، با خارهای سخت و زردرنگ، خارها به طول ۶ تا ۱۰ میلی‌متر. برگ‌ها کاملاً علفی، با رگبرگ‌های مشبک و متراکم، به‌شدت پوشیده با کرک پتویی - تارنکبوتی - سفیدرنگ، با لوب‌های خاردار کوتاه و پهن، با دندان‌های سینوسی. برگ‌های قاعده‌ای و ساقه‌ای پایینی به طول ۱۲ تا ۲۰ سانتی‌متر و عرض ۶ تا ۱۲ سانتی‌متر، تخم‌مرغی پهن، در زمان گل‌دهی پژمردنی ماندنی، بدون دم‌برگ یا با دم‌برگ کوتاه. برگ‌های ساقه‌ای به تدریج کوچک و باریک‌شونده، تاحدودی سرنیزه‌ای، با سینوس‌های خاردار فشرده. کلاپرک‌ها جورجنس، ۳ تا ۵ عدد، واقع بر شاخه‌های کوتاه. گریبان کروی، به طول ۲۵ تا ۳۰ میلی‌متر و عرض ۲۰ تا ۴۰ میلی‌متر، با قاعده مسطح یا نافی شکل. فیلاری‌ها چندردیفی، هم‌پوش، علفی، در قاعده به عرض ۲ تا ۳ میلی‌متر، سبز - زرد، سرنیزه‌ای باریک تا خطی، به‌شدت پوشیده با کرک تارنکبوتی - سفیدرنگ. فیلاری‌های بیرونی سرنیزه‌ای، خمیده - برگشته، به طول ۱۲ تا ۲۰ میلی‌متر و عرض ۳ تا ۴ میلی‌متر، با خاری به طول ۳ تا ۵ میلی‌متر. فیلاری‌های میانی سرنیزه‌ای، تاحدودی خمیده، به طول ۱۵ تا ۲۳ میلی‌متر و عرض ۳ تا ۴ میلی‌متر، با خاری به طول ۳ تا ۵ میلی‌متر. فیلاری‌های درونی کرک‌دار، خطی یا خطی - سرنیزه‌ای، ایستاده، به طول ۱۸ تا ۲۶ میلی‌متر و عرض ۲ تا ۳ میلی‌متر، با خاری به طول ۳ تا ۵ میلی‌متر. فیلاری‌های داخلی تر غشایی نرم، سخت و درنده نیستند. گلچه‌ها ارغوانی، به طول ۱۸ تا ۲۰ میلی‌متر، لوله‌جام از



شکل ۱- تصویر *Onopordum cinereum* در طبیعت ایران (عکس از نگارنده). مقیاس ۲ سانتی متر

گونه *O. cinereum* از نظر ریخت‌شناسی بیشتر به گونه *O. acanthium* L. شباهت دارد (شکل ۳)؛ اما تفاوت *O. cinereum* با این گونه در داشتن فرم رویشی کوتاه‌تر، کل گیاه به شدت پوشیده با کرک پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ، ساقه منفرد و تنها در قسمت انتهایی شاخه‌دار، شاخه‌ها کوتاه و کم، گریبان کروی، تمامی ردیف‌های فیلاری‌ها به شدت پوشیده با کرک پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ و گلچه‌های کوچک‌تر است. گونه *O. acanthium* در شمال، شمال غرب و غرب کشور پراکنش دارد (Rechinger, 1979).

تاکسونومی: برای فلور ایران ۷ گونه از جنس *Onopordum* ذکر شده است (Rechinger, 1979) که با گزارش *O. cinereum* در پژوهش حاضر تعداد گونه‌های این جنس به ۸ آرایه افزایش یافت. گونه *O. cinereum* از نظر جغرافیای گیاهی، پراکنشی اروپایی - سبیریایی دارد و نزدیک‌ترین مکان‌های پراکنش این گونه به ایران افغانستان، قفقاز و ماورای قفقاز است (Tamamschian, 1963). ویژگی تشخیصی که این گونه را به راحتی از سایر گونه‌های جنس *Onopordum* در ایران جدا می‌کند این است که کل گیاه به شدت پوشیده با کرک پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ به ویژه در قسمت کلپرک‌هاست (شکل ۲).



شکل ۲- تصویر کلایپرک‌ها در برخی گونه‌های جنس *Onopordum* در ایران (عکس از نگارنده)

A: *O. cinereum*, B: *O. acanthium*, C: *O. leptolepis*, D: *O. armenum*, E: *O. carduchorum*, F: *O. heteracanthum*

که نویسنده این پژوهش روی گونه‌های مختلف جنس *Onopordum* داشته است، مشخص شد زیرگونه *subsp. araneoso-tomentosum* شباهت زیادی به گونه *O. acanthium* دارد و در مطالعه حاضر، نظر Tamamschyan (۱۹۶۳) و Rechinger (۱۹۷۹) پذیرفته شد؛ همچنین ویژگی بارز گونه *O. cinereum* این است که گیاه به شدت پوشیده با کرک پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ به ویژه در کلایپرک‌هاست؛ در حالی که این صفت در زیرگونه *subsp. araneoso-tomentosum* مشاهده نشد؛ بنابراین نمی‌توان این زیرگونه را مترادف گونه *O. cinereum* لحاظ کرد.

Rechinger (۱۹۵۱) زیرگونه‌ای جدید با نام *O. acanthium subsp. araneoso-tomentosum* را از استان مازندران معرفی کرد. این نمونه که Rechinger آن را با شماره هرباریومی ۱۹۶۲ جمع‌آوری کرده است، در هرباریوم کیو (K) نگهداری می‌شود. در فلور شوروی (Tamamschyan, 1963)، این زیرگونه مترادف گونه *O. acanthium* است؛ موقعیتی که در فلورا ایرانیکا Rechinger (۱۹۷۹) نیز آن را پذیرفت. اخیراً Pinar و همکاران (۲۰۱۸) این زیرگونه را مترادفی از گونه *O. cinereum* دانستند و توجیهی برای این کار خود ارائه ندادند. براساس مرور تاکسونومیک

کلید شناسایی گونه‌های جنس *Onopordum* در ایران

- ۱- کل گیاه به شدت پوشیده با کرک پتویی - تار عنکبوتی - سفیدرنگ به ویژه در قسمت کلپرک‌ها *O. cinereum*
- ۲ - گیاه اغلب کم و بیش پوشیده با کرک پتویی *O. cinereum*
- ۲- فیلاری‌ها همگی فشرده و ایستاده *O. cinereum*
- ۳ - فیلاری‌های بیرونی یا درونی یا گاهی اوقات فقط فیلاری‌های داخلی برگشته و گسترده *O. cinereum*
- ۳- فیلاری‌ها گاهی اوقات منتهی به خاری ایستاده و شکننده به طول بلندتر از ۱۰ میلی‌متر *O. leptolepis*
- فیلاری‌ها فشرده و هم‌پوش، هم‌اندازه و با رشد برابر، منتهی به خارهای کوتاهی به طول ۰,۵ تا ۲ میلی‌متر *O. armenum*
- ۴- فیلاری‌ها باریک و درفشی، فیلاری‌های میانی در قاعده به عرض حدود ۲ تا ۳ میلی‌متر *O. acanthium*
- فیلاری‌ها سرنیزه‌ای، فیلاری‌های میانی پهن تر *O. acanthium*
- ۵- فیلاری‌های بیرونی و میانی با نوک دراز - مثلثی - پهن، با خار کوتاه و برگشته *O. carduchorum*
- فیلاری‌های بیرونی و میانی از قاعده باریک شده و منتهی به خاری کم و بیش بلند *O. carduchorum*
- ۶- برگ‌ها به ندرت لوب‌دار. فیلاری‌ها اغلب به عرض ۳ تا ۴ میلی‌متر، پوشیده با کرک‌های غده‌ای بدون پایک *O. carmanicum*
- برگ‌ها مشخصاً لوب‌دار. فیلاری‌ها در قاعده پهن تر، بدون کرک غده‌ای *O. carmanicum*
- ۷- شاخه‌ها نسبتاً طویل، با بال‌های تقریباً سینوسی. فیلاری‌ها پوشیده با کرک‌های پتویی سفید و پایدار، فیلاری‌های میانی در قاعده به عرض ۴ تا ۶ میلی‌متر، منتهی به خاری انتهایی به تدریج باریک شونده. تارهای پاپوس با تارهای پرمرغی تا دو بار بلندتر از قطر تار *O. heteracanthum*
- شاخه‌ها طویل، با بال‌های پهن و به ندرت سینوسی. فیلاری‌ها اغلب بدون کرک، فیلاری‌های میانی پهن تر، منتهی به خاری انتهایی به یکبار باریک شونده. تارهای پاپوس با تارهای پرمرغی تا سه یا چهار بار بلندتر از قطر تار *O. canum*

سپاسگزاری

نمونه‌های گیاهی سپاسگزاری می‌کند؛ همچنین نویسنده بر خود لازم می‌داند از دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان برای تأمین هزینه‌های این پژوهش (شماره طرح: ۹۸۱/۲۹) تقدیر و تشکر کند.

نویسنده صمیمانه از همکاری مدیران هرباریوم‌های پژوهشکده علوم گیاهی فردوسی مشهد، دانشگاه اصفهان و مراکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی کردستان، کرمانشاه، کرمان و لرستان برای مشاهده



شکل ۳- تصویر *Onopordum acanthium* از پیرانشهر، استان آذربایجان غربی (عکس از نگارنده). مقیاس ۳ سانتی‌متر

منابع

- Amaral, F. J. (1976) *Onopordum* L. In: Flora Europaea (Eds. Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Valentine, D. H., Walters, S. M. and Webb, D. A.) 4: 244-248. Cambridge University Press, Cambridge.
- Boissier, E. (1875) *Onopordum* L. In: Flora Orientalis (Ed. Boissier, E.) 3: 558-564. H. Georg, Geneva and Basel.
- Danin, A. (1975) *Onopordum* L. In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands (Ed. Davis, P. H.) 5: 356-369. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Garcia-Jacas, N., Garnatje, T., Susanna, A. and Vilatersana, R. (2002) Tribal and subtribal delimitation and phylogeny of the Cardueae (Asteraceae): a combined nuclear and chloroplast DNA analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22(1): 51-64.
- Herrando-Moraira, S., Calleja, J. A., Galbany-Casals, M., Garcia-Jacas, N., Liu, J.-Q., López-Alvarado, J., López-Pujol, J., Mandel, J. R., Massó, S., Montes-Moreno, N., Roquet, C., Sáez, L., Sennikov, A., Susanna, A. and Vilatersana, R. (2019) Nuclear and plastid DNA phylogeny of tribe Cardueae (Compositae) with Hyb-Seq data: a new subtribal classification and a temporal diversification framework. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 137: 313-332.

- Jeffrey, C. (2007) Compositae, Introduction with key to tribes. In: The families and genera of vascular plants (Eds. Kadereit, J. W. and Jeffrey, C.) 8: 61-87. Springer Verlag, Berlin.
- Jones, S. and Luchsinger, A. E. (1986) Plant systematics, 2nd ed. New York: McGraw-Hill, USA.
- Pinar, S. M., Fidan, M., Behçet, L. and Eroğlu, H. (2018) A new record for the flora of Turkey: *Onopordum cinereum* Grossh. (Asteraceae). Journal of Science and Technology 11(1): 85-91 (in Turkish).
- Rechinger, K. H. (1951) Compositae novae iranicae (Rechingeri iter iranicum secundum No. 23). Anzeiger der Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 88: 258-267.
- Rechinger, K. H. (1979) *Onopordum* L. In: Flora Iranica (Ed. Rechinger, K. H.) 139a: 156-164. Akademische Druck-Verlagsanstalt, Graz.
- Singh, G. (1999) Plant systematics. Science Publishers Inc., New Hampshire, USA.
- Stace, C. A. (1989) Plant taxonomy and biosystematics, 2nd ed. Cambridge University Press, UK.
- Susanna, A., Garcia-Jacas, N., Soltis, D. E. and Soltis, P. S. (1995) Phylogenetic relationships in tribe Cardueae (Asteraceae) based on ITS sequences. American Journal of Botany 82: 1056-1068.
- Susanna, A., Garcia-Jacas, N., Hidalgo, O., Vilatersana, R. and Garnatje, T. (2006) The Cardueae (Compositae) revisited: insights from a combined ITS, *trnL-trnF* and *matK* nuclear and chloroplast DNA analysis. Annals of the Missouri Botanical Garden 93(1): 150-171.
- Susanna, A. and Garcia-Jacas, N. (2007) Tribe Cardueae. In: The families and genera of vascular plants (Eds. Kadereit, J. W. and Jeffrey, C.) 8: 123-146. Springer Verlag, Berlin.
- Susanna, A. and Garcia-Jacas, N. (2009) Cardueae (Carduoideae). In: Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae (Eds. Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F. and Bayer, R. J.) 293-313. International Association for Plant Taxonomy, Vienna.
- Tamamschyan, S. G. (1963) *Onopordum* L. In: Flora of the USSR (Eds. Bobrov, E. G. and Czerepanov, S. K.) 28: 227-238. Academy of Sciences of the USSR, Leningrad.