

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**

**BOTANICHESKII  
ZHURNAL**

**Volume 106**

**№ 1**

MOSCOW  
2021

Founders:

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

**BOTANICHESKII ZHURNAL**

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

**Editor-in-Chief**

**A. L. Budantsev, Doctor of Sciences (Biology)**

**EDITORIAL BOARD**

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

*Managing editor M. O. Gongalskaya*  
*Executive editor of the issue O. M. Afonina*

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

**Moscow**

**2021**

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 106, номер 1, 2021

---

---

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Таксономический анализ лишенобиоты Беларуси

*А. Г. Цуриков, Е. Э. Мучник*

3

---

## СООБЩЕНИЯ

Динамика микоризообразования у некоторых видов растений в ходе восстановительной сукцессии на песчаных карьерах (Ленинградская область)

*А. О. Горбунова, О. И. Сумина*

22

Онтогенез и структура ценопопуляций *Gagea pauciflora* (Liliaceae) в Центральной Якутии

*О. А. Николаева, В. В. Семенова, Н. С. Данилова*

43

---

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые виды диатомовых (Bacillariophyta) для флоры залива Кара-Богаз-Гол (Каспийское море)

*С. А. Булатов*

52

Новые находки Харовых водорослей (Characeae) в Европейской России

*В. С. Вишняков, Р. Е. Романов, А. С. Комарова, Е. А. Беляков, Д. С. Мосеев,  
Е. Ю. Чуракова, А. Б. Чхобадзе, Д. А. Филиппов*

61

Новые виды лишайников для Дагестана

*А. Б. Исмаилов*

77

---

## ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Водные сосудистые растения национального парка “Берингия” (Восточная Чукотка)

*А. А. Бобров, О. А. Мочалова, Е. В. Чемерис*

81

---

## ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Виктор Семенович Ипатов. К 90-летию со дня рождения

*М. Ю. Тиходеева, Д. М. Мирин*

100

---

Поправка к статье И. В. Телицыной, В. В. Григорьевой, А. Е. Пожидаева, О. А. Гавриловой, В. В. Швановой “Морфология пыльцевых зерен некоторых видов рода *Polygala* (Polygalaceae) флоры Кавказа”

103

Поправка к статье М. Б. Носовой, Е. Э. Северовой, О. А. Волковой “Современные спорово-пыльцевые спектры Европейской России: 10 лет наблюдений”

104

---

---

# Contents

---

---

Vol. 106, No. 1, 2021

---

---

## Original Articles

Taxonomic analysis of lichen biota of Belarus

*A. G. Tsurykau, E. E. Muchnik*

3

---

## Communications

Dynamics of mycorrhization in some plant species during progressive succession on sand quarries (Leningrad Region)

*A. O. Gorbunova, O. I. Sumina*

22

Ontogeny and coenopopulation structure of *Gagea pauciflora* (Liliaceae) in the Central Yakutia

*O. A. Nikolaeva, V. V. Semenova, N. S. Danilova*

43

---

## Floristic Records

Newly found diatom species for flora of Kara-Bogaz-Gol Bay (Caspian Sea)

*S. A. Bulatov*

52

New charophyte records (Characeae) in European Russia

*V. S. Vishnyakov, R. E. Romanov, A. S. Komarova, E. A. Belyakov,  
D. S. Moseev, E. Yu. Churakova, A. B. Czhabadze, D. A. Philippov*

61

New species of lichens for Dagestan

*A. B. Ismailov*

77

---

## Protection of Plant World

Aquatic vascular plants of the National Park "Beringia" (East Chukotka)

*A. A. Bobrov, O. A. Mochalova, E. V. Chemeris*

81

---

## Jubilees and Memorial Dates

Viktor Semenovich Ipatov. To the 90th anniversary

*M. Yu. Tikhodeeva, D. M. Mirin*

100

---

Amendment to the article by I. V. Telitsina, V. V. Grigoryeva, A. E. Pozhidaev, O. A. Gavrilova, V. V. Shvanova "Morphology of pollen grains of some species of the genus *Polygala* (Polygalaceae) in the Caucasian flora"

103

Amendment to the article by M. B. Nosova, E. E. Severova, O. A. Volkova "Modern pollen spectra of European Russia: 10-years monitoring"

104

---

---

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЛИХЕНОБИОТЫ БЕЛАРУСИ

© 2021 г. А. Г. Цуриков<sup>1,2,\*</sup>, Е. Э. Мучник<sup>3,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины  
ул. Советская, 104, Гомель, 246019, Беларусь

<sup>2</sup> Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева  
Московское шоссе, 34, Самара, 443086, Россия

<sup>3</sup> Институт лесоведения РАН  
ул. Советская, 21, с. Успенское, 143030, Московская область, Россия

\*e-mail: tsurykau@gmail.com

\*\*e-mail: emuchnik@outlook.com

Поступила в редакцию 29.08.2020 г.

После доработки 11.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

В статье приводятся результаты таксономического анализа лишайников и лихенофильных грибов Беларуси. Согласно последней системе грибов 2020 года, лихенобиота насчитывает 666 видов из 229 родов, 85 семейств, 43 порядков, 11 классов отделов Ascomycota (659 видов; 99%) и Basidiomycota (7; 1%). Показано, что выбор классификационной системы оказывает существенное влияние на результаты таксономического анализа. Сравнительный анализ свидетельствует о промежуточном, “экотонном” положении лихенобиоты Беларуси между субокеаническими лихенобиотами Литвы, Латвии и континентальной лихенобиотой Центрального Нечерноземья России. На примере сравнимых территорий сделано предположение о том, что в настоящее время ведущая роль в сравнительном анализе лихенобиоты принадлежит порядкам.

*Ключевые слова:* систематика, род, семейство, порядок, класс, лишайник

**DOI:** 10.31857/S0006813621010105

Анализ систематической структуры лихенобиоты является неотъемлемой частью современных флористических исследований. Впервые методы сравнительной флористики в лихенологии были применены Н.С. Голубковой (Golubkova, 1983), выявившей особенности систематической структуры лихенобиот отдельных регионов Голарктики. Следует, однако, отметить, что данные принципы закладывались в период, когда система грибов (лишайников) основывалась только на цитологических признаках и потому была достаточно стабильна. Например, система А. Цальбрукнера, предложенная в начале 1900-х гг. (Zahlbruckner, 1907, 1921–1940), успешно применялась в монографических работах второй половины XX века, “...измененная согласно современным требованиям и дополненная соответственно данными новых исследований” (Окснер, 1974).

Рубеж XX и XXI веков ознаменовался введением в систематику данных молекулярно-генетических исследований, позволивших существенным образом изменить представления о происхождении и эволюции грибных организмов, тем самым принципиально перестроив существующие подходы в их систематике. Быстрое развитие техно-

логий в XXI веке, в частности, методов секвенирования нового поколения (NGS) привело к многократному снижению стоимости анализа (стоимость секвенирования генома снизилась более чем в 3000 раз за период 2006–2020 гг.), что, в свою очередь, повлекло децентрализацию молекулярно-генетических исследований: подобные работы стали доступны не только крупным научным центрам, но и небольшим лабораториям и университетам (Schwarze et al., 2020). Это поспособствовало быстрому росту объема генетической информации для разных групп живых организмов, однако наибольшее влияние молекулярные исследования оказали на микологию: именно грибы стали “наиболее секвенируемой группой эукариотических организмов” (Ma, Fedorova, 2010). Лавинообразный рост числа таксономических публикаций в микологии привел к коренному изменению системы грибов. В качестве примера можно привести класс Sordariomycetes отдела Ascomycota, объем которого только за четыре последних года (2016–2020) увеличился с 32 порядков, 105 семейств и 1331 рода до 45 порядков, 167 семейств и 1499 родов (Hyde et al., 2020).

Целью настоящей работы явился анализ систематической структуры лишенобиоты Беларуси с использованием последней (на момент подготовки публикации) системы грибов и грибоподобных организмов (Wijayawardene et al., 2020) с учетом изменения некоторых концепций и номенклатурных комбинаций (Flakus et al., 2019; Beimforde et al., 2020), опубликованных в момент подготовки указанной публикации и не учтенных в финальной версии статьи.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Настоящая работа основана на анализе опубликованных ранее списков видов лишайников и лишенофильных грибов Беларуси (Tsurukau, 2017, 2018), составленных на основании результатов собственных полевых исследований 2003–2017 гг., проведенных ревизий отдельных систематических групп лишайников (роды *Cetrelia*, *Hypotrachyna*, *Lepraria*, *Parmotrema*, *Punctelia*, *Xanthoparmelia*, группа *Cladonia chlorophaea-ruxidata*), а также анализе содержания 386 статей и материалов конференций, опубликованных за почти 240-летнюю историю изучения лишайников Беларуси (1781–2017). Названия таксонов лишайников приведены согласно вышеупомянутым спискам (Tsurukau, 2017, 2018) с учетом современных изменений (Wijayawardene et al., 2020).

Для выявления особенностей лишенобиоты Беларуси было проведено ее сравнение с лишенобиотами Литвы, Латвии и Центрального Нечерноземья России (ЦНР), поскольку данные территории характеризуются географической близостью и более или менее сопоставимы по площади, степени изученности лишенобиот, экологическому разнообразию условий и уровню антропогенной трансформации естественных фитоценозов. Данные для сравнительного анализа были получены вследствие изучения и критической обработки опубликованных материалов по Литве (Motiejūnaitė, 2017), Латвии (Āboliņa et al., 2015; Motiejūnaitė et al., 2016; Moisejevs et al., 2019), а также Брянской, Владимирской, Ивановской, Калужской, Костромской, Московской, Орловской, Рязанской, Смоленской, Тверской, Тульской и Ярославской областям (Elenkin, 1906–1911; Tomín, 1918, 1928, 1956; Ladyzhenskaya, 1931; Golubkova, 1966; Biazrov, Golubkova, 1967; Biazrov, 1969, 2001, 2009, 2012, 2015 и др.; Handbook..., 1971, 1975, 1977, 1978, 1996, 1998, 2003, 2004, 2008; Peshkova, Tolpysheva, 1981; Malysheva, 1986, 1999; Biazrov, Maksimova, 2001; Gudovicheva, 2004, 2006, 2011; Zhdanov, 2007, 2012, 2014; Muchnik et al., 2008, 2017, 2019a, b, и др.; Fadeeva, Kravchenko, 2009; Kuznetsova, Skazina, 2010; Notov, 2010 и др.; Notov et al., 2011, 2016, 2019 и др.; Gudovicheva, Himelbrant, 2012; Muchnik, Konoreva, 2012, 2017; Pchelkin, Pchelkina, 2012, 2015; Zhdanov, Volosno-

va, 2012; Himelbrant et al., 2013; Muchnik, Sliwa, 2013; Volosnova, 2014, 2019; Gudovicheva et al., 2015; Muchnik, Breuss, 2015; Muchnik 2016 и др.; Fertikov et al., 2017; The lichen..., 2017; Czernyadjeva et al., 2018, 2019, 2020; Dudoreva, Himelbrant, 2019; Urbanavichene, Urbanavichus, 2019, 2020; Gagarina et al., 2020; Muchnik, Tikhonova, 2020; Urbanavichus, Urbanavichene, 2020). Таксономическая обработка видовых списков проведена по единой системе, принятой в данном исследовании.

Для статистической обработки данных использовали программу “R” версии 3.2.2, а также надстройку ExStatR для Microsoft Excel 365 (Novakovskii, Sabitov, 2017). Видовой состав лишайников Беларуси, Литвы, Латвии и ЦНР сравнивали кластерным анализом с использованием качественного коэффициента сходства Серенсена ( $C_s$ ) (Sørensen, 1948) методом группировки среднего (UPGMA).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ В СИСТЕМАТИКЕ НА РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА

Современная классификационная система грибов и грибоподобных организмов, основанная на результатах молекулярно-филогенетических исследований, постоянно изменяется и совершенствуется. При этом молекулярные данные накапливаются не только при описании новых видов грибов, которых в настоящее время в среднем описывается около 1800 в год (Hawksworth, Lücking, 2017), но и при изучении исторических образцов (Kistenich et al., 2019), а также нео- и эпителификации хорошо известных видов и использовании свежеобранного и/или культурального материала (Launis et al., 2019). Новые молекулярные данные приводят к пересмотру устоявшихся концепций в систематике таксонов различного уровня, а новая систематика, в свою очередь, приводит к изменению таксономической структуры мико- и лишенобиоты.

Проблема влияния изменений в систематической классификации на результаты оценки анализа лишенобиоты затрагивалась исследователями ранее (Shustov, 2006; Urbanavichus, 2014). К основным тенденциям такого влияния относятся увеличение числа (таксономического богатства) родов и семейств, закономерно приводящее к уменьшению среднего числа видов в роде и семействе (при постоянном числе видов), а также уменьшение числа полиморфных родов и семейств при увеличении числа одновидовых таксонов соответствующего уровня (Urbanavichus, 2014). Эти изменения, в свою очередь, оказывают существенное влияние на интерпретацию результатов анализа и способны повлиять на сложившу-

**Таблица 1.** Изменения основных количественных характеристик оценки разнообразия представителей отдела Ascomycota лишайнобиоты Беларуси (659 видов) согласно системам 1998, 2007, 2017 и 2020 гг.**Table 1.** Changes in the main quantitative characteristics of the diversity of Ascomycota in the lichen biota of Belarus (659 species) according to the systems of 1998, 2007, 2017 and 2020

Показатели/Indicators		Год/Year			
		1998	2007	2017	2020
Количество Number of	классов/classes	6	6	7	9
	порядков/orders	14	20	36	38
	семейств/families	65	65	81	80
	родов/genera	167	176	222	222
Среднее число видов Average number of species	в классе/in class	90.2	102.5	92.1	71.8
	в порядке/in order	41.2	27.4	17.8	17.0
	в семействе/in family	9.4	9.6	7.9	7.9
	в роде/in genus	3.74	3.60	2.96	2.97
Количество таксонов с числом видов больше среднего Number of taxa with a species number above the average	классов/classes	1	1	1	1
	порядков/orders	1	4	7	9
	семейств/families	20	19	18	18
	родов/genera	47	51	70	71
Количество одновидовых Number of taxa with a single species	порядков/orders	4	6	5	5
	семейств/families	20	21	26	27
	родов/genera	82	88	116	116

юся ранее методику оценки исторического пути формирования биоты.

Для оценки влияния изменений в систематике, произошедших за последние два десятилетия, на систематическую структуру лишайнобиоты Беларуси представлены выше результаты анализа таксонов отдела Ascomycota (как наиболее представленного в лишайнобиоте) были сопоставлены с данными систем 1998, 2007 и 2017 гг. (Eriksson, 1999; Lumbsch, Nuhndorf, 2007; Wijayawardene et al., 2018) с учетом изменений в понимании многих таксонов различного уровня (табл. 1).

Из-за изменений в систематике грибов в анализируемой лишайнобиоте за период 1998–2020 гг. количество классов увеличилось на 50% (только за последние два года было описано два новых класса – *Candelariomycetes* и *Sareomycetes* (Voglmayr et al., 2019; Beimforde et al., 2020)), родов – на 33%, семейств – на 23%. Существенное изменение систематической структуры отразилось на количестве порядков – их число возросло в 2.7 раза.

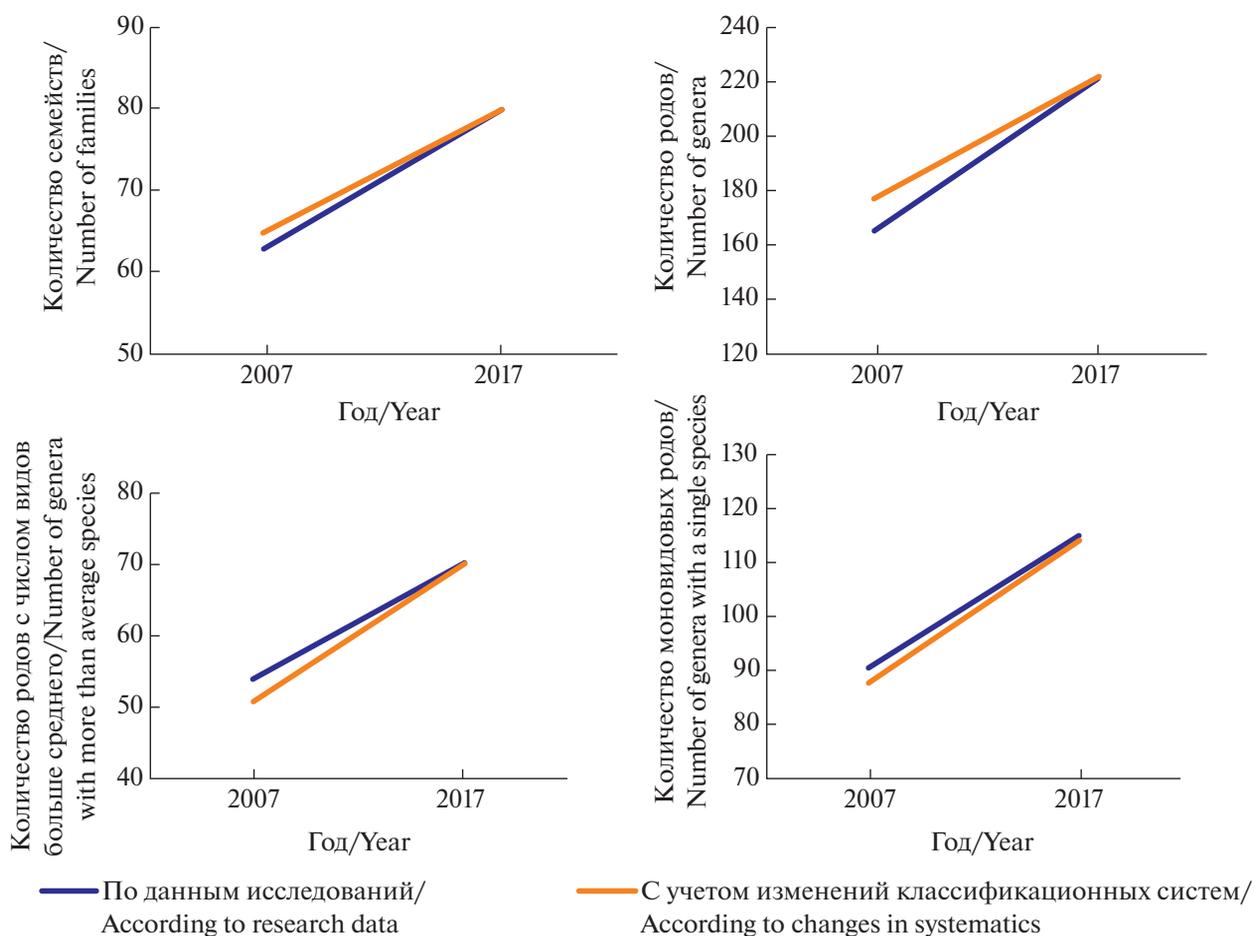
Интересным является сопоставление полученных результатов с динамикой изучения разнообразия лишайнобиоты Беларуси в этот же период. С середины 2000-х годов начался этап интенсивного изучения лишайников и лишайнофильных грибов (Tsurykau, 2019a). Благодаря использованию современных методов (тонкослойная хроматография, секвенирование ДНК), а также тесно-

му сотрудничеству исследователей Беларуси с учеными различных стран в течение десяти лет начиная с 2006 г. для территории страны было выявлено 204 новых вида лишайников и лишайнофильных грибов, т.е. больше, чем за предыдущие 80 лет лишайнологических исследований (149 видов за период 1926–2005 гг.).

Сопоставление списков видов лишайников и лишайнофильных грибов, известных по состоянию на 2007 г. (462 вида) и на 2017 г. (666 видов), выявило, что изменение некоторых характеристик таксономической структуры лишайнобиоты сопоставимо с таковым из-за изменений в систематической классификации, произошедших за этот же период (рис. 1).

Исходя из полученных данных, изменение некоторых характеристик таксономической структуры лишайнобиоты вследствие 10 лет исследований, приведших к 44%-му приросту ее видового разнообразия, нивелируется использованием классификационной системы 13-летней давности.

Очевидно, что полученные в настоящее время результаты таксономического анализа лишайнобиоты нельзя сопоставить с опубликованными ранее данными. В связи с этим для выявления тенденций пространственной динамики таксономической структуры лишайнобиоты Беларуси и сопредельных территорий полные списки видов лишайников и лишайнофильных грибов анализируемых регионов приведены согласно еди-



**Рис. 1.** Изменение некоторых характеристик таксономической структуры лишайнобиоты Беларуси по данным списков видов 2007 и 2017 гг. (Tsurukau, 2017, 2018) в сравнении с данными таблицы 1 (Lumbsch, Huhndorf, 2007; Wijayawardene et al., 2020) (по представителям отдела Ascomycota).

**Fig. 1.** Changes in some characteristics of the taxonomic structure of the lichen biota of Belarus according to the lists of species in 2007 and 2017 (Tsurukau, 2017, 2018) in comparison with the data in Table 1 (Lumbsch, Huhndorf, 2007; Wijayawardene et al., 2020) (by members of the Ascomycota).

ной классификационной системе, актуальной на момент подготовки настоящей статьи (Wijayawardene et al., 2020).

### ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИШАЙНОБИОТЫ БЕЛАРУСИ

Сравнение списков видов лишайников и лишайнофильных грибов Беларуси, Литвы, Латвии и ЦНР методом кластерного анализа показало, что лишайнобиоты этих стран относительно схожи и обладают уровнем сходства, соответствующим значениям индекса Серенсена 0.65–0.71 (рис. 2).

Наибольшим сходством ( $C_s = 0.71$ ) обладают лишайнобиоты Беларуси и Литвы. Это объясняется, вероятно, как географическим широтным положением двух стран, так и более схожей структурой лесного фонда Беларуси и Литвы по породному ( $r = 0.92$ ) и возрастному составу ( $r = 0.76$ )

(Matveiko, 2015; Tebera et al., 2015). Лесной фонд Латвии характеризуется значительно меньшей долей сосновых насаждений при увеличении участия березы, серой ольхи и осины (Centrālās..., 2020). Кроме различий в структуре лесобразующих пород, определенное влияние на индекс сходства лишайнобиоты трех стран, по-видимому, оказывает существенное отличие длины береговой линии Литвы и Латвии, а также наличие выходов девонских песчаников на территории Латвии, характеризующихся уникальным видовым составом лишайников.

Наименьший уровень сходства демонстрирует лишайнобиота ЦНР ( $C_s = 0.65$ ), что может быть вызвано зонально-климатическими и геологическими особенностями. В частности, значительная часть территории ЦНР характеризуется выраженной континентальностью с переходом в засушливые лесостепные условия. Кроме того,

почти во всех регионах ЦНР (за исключением Брянской и Смоленской областей) имеются более или менее крупные выходы известняков и песчаников, обладающих богатой и своеобразной лишенобиотой, включающей такие виды, как *Adeleolecia kolaensis* (Nyl.) Hertel et Rambold, *Cladonia magyarica* Vain. ex Gyeln., *Leproplaca chrysodeta* (Vain.) J.R. Laundon ex Ahti, *L. cirrochroa* (Ach.) Arup, Frödén et Søchting, *Opegrapha dolomitica* (Arnold) Clauzade et Cl. Roux ex Torrente et Egea, а также многие специфичные для карбонатного субстрата представители родов *Caloplaca* Th. Fr., *Flavoplaca* Arup, Søchting et Frödén, *Lecania* A. Massal., *Rinodina* (Ach.) Gray, *Verrucaria* Schrad., *Xanthocarpia* A. Massal. et De Not. и др. Наоборот, большая часть территории Беларуси характеризуется условиями, благоприятствующими произрастанию субконтинентальных, в меньшей степени континентальных видов, и все еще обеспечивающими присутствие небольшого числа субокеанических представителей биоты (Jäger, 1968; Horvat et al., 1974; Leuschner, Ellenberg, 2017; Tsurukau 2019b). Например, на территории ЦНР не найдены более половины субокеанических видов лишайников, приводимых для Беларуси (*Cladonia polydactyla* (Flörke) Spreng., *C. tenuis* (Flörke) Harm., *Lobaria scrobiculata* (Scop.) DC., *Pyrrhospora quernei* (Dicks.) Körb., *Ramalina subfarinacea* (Nyl. ex Cromb.) Nyl., *Usnea fragilesceus* Hav. и *U. rubicunda* Stirt.). Кроме того, значительное влияние на специфичность лишенобиоты Беларуси, по-видимому, оказывает присутствие гипоарктомонтанных видов, приуроченных преимущественно к валунному материалу ледникового происхождения, сконцентрированному в северной и центральной частях республики (Golubkov, 1992, 1996; Tsurukau et al., 2018). В частности, 12 из 30 гипоарктомонтанных видов лишайников Беларуси не найдены на территории ЦНР: *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale, *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw., *Buellia geophila* (Flörke ex Sommerf.) Lynge, *Cladonia cyanipes* (Sommerf.) Nyl., *Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner et V. Wirth, *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Ochrolechia alboflavescens* (Wulfen) Zahlbr., *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Rinodina conradii* Körb., *Schaereria fuscocinerea* (Nyl.) Clauzade et Roux, *Tetramelas insignis* (Nägeli ex Hepp) Kalb, *Varicellaria lactea* (L.) I. Schmitt et Lumbsch. Несмотря на то, что все указанные виды лишайников субокеанического и гипоарктомонтанного элементов являются достаточно редкими на территории Беларуси и не принимают существенного участия в структуре лишенопокрова в современных условиях, их присутствие оказывает существенный отпечаток на специфичность лишенобиоты в целом.

Основные пропорции таксономической структуры лишенобиот сравниваемых территорий сопоставимы (табл. 2). Наибольшим числом так-

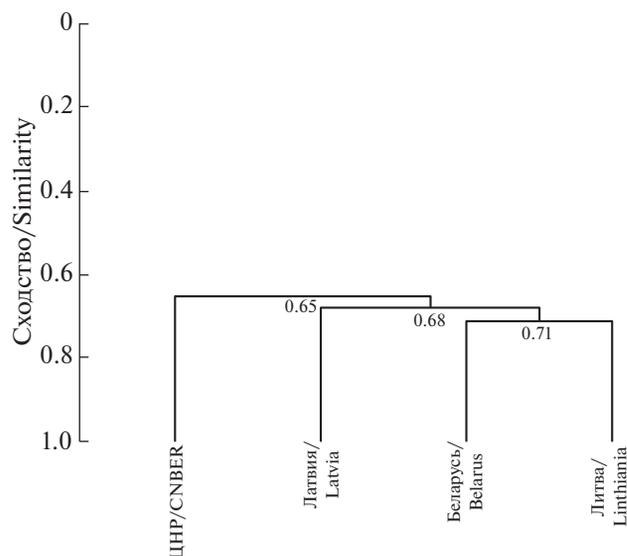


Рис. 2. Оценка сходства видового состава лишайников и лишенофильных грибов Беларуси, Литвы, Латвии и ЦНР с использованием качественного коэффициента сходства Серенсена.

Fig. 2. Similarity of the taxonomic structure of the species composition of lichen and lichenicolous fungi in Belarus, Lithuania, Latvia, and the Central Non-Black Earth Russia (CNBER) using Sørensen index values.

сонов высокого ранга характеризуется лишенобиотой Литвы, что может объясняться, вероятно, наилучшей среди рассматриваемых территорий изученностью лишенофильных грибов. Следует также отметить, что видовое богатство лишенобиоты ЦНР превышает таковое остальных сравниваемых территорий, что при относительно равном числе таксонов высшего уровня отражается на статистических показателях: среднее число видов в классе, порядке, семействе и роде лишенобиоты ЦНР выше, чем аналогичные показатели для Беларуси, Литвы и Латвии.

При наибольшем различии видового состава лишенобиот Беларуси и ЦНР, спектр высших таксонов этих двух территорий наиболее схожий (табл. 3, 4).

Лишенобиота Беларуси представлена 11 классами (табл. 3). Класс Lecanoromycetes, представленный 4 подклассами, 15 порядками, 50 семействами, 145 родами и 499 видами (75% от общего числа видов), является ведущим классом лишенобиоты республики. Следует отметить, что роды *Biatoridium*, *Intralichen* и *Taeniolina*, семейства *Aphanopsidaceae* и *Strangosporaceae*, а также порядки *Thelocarcales* и *Veizdaeales*, совокупно представленные 12 видами, не входят ни в один из классов и рассматриваются как таксоны с неясным систематическим положением в отделе Ascomycota.

**Таблица 2.** Пропорции лишенобиоты Беларуси и сравниваемых с ней регионов  
**Table 2.** Proportions of lichen biota in Belarus and compared territories

Показатель/Indicator	Беларусь/Belarus	Литва/Lithuania	Латвия/Latvia	ЦНР/CNBER
Число отделов/Number of divisions	2	2	2	2
Число классов/Number of classes	11	12	11	12
Число порядков/Number of orders	43	52	45	45
Число семейств/Number of families	85	104	96	95
Число родов/Number of genera	228	256	234	252
Число видов/Number of species	666	745	682	862
Среднее число видов в классе Average number of species per class	59.5	62.1	62.0	71.8
Среднее число видов в порядке Average number of species per order	15.2	13.9	14.8	18.8
Среднее число родов в семействе Average number of genera per family	2.5	2.2	2.2	2.5
Среднее число видов в семействе Average number of species per family	7.5	6.8	6.9	9.0
Среднее число видов в роде Average number of species per genus	2.9	2.9	2.9	3.4

Примечание. ЦНР – Центральное Нечерноземье России.  
 Note. CNBER – Central Non-Black Earth Region of Russia.

**Таблица 3.** Спектр классов лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий  
**Table 3.** The spectrum of classes of lichen biota in Belarus and compared territories

Класс/Class	Беларусь/Belarus			Литва/Lithuania			Латвия/Latvia			ЦНР/CNBER		
	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species
Lecanoromycetes	1	499	76.3	1	504	67.6	1	498	73.0	1	641	74.4
Eurotiomycetes	2	43	6.5	2	57	7.6	2	48	7.0	2	83	9.6
Arthoniomycetes	3	32	4.9	5	34	4.6	4	35	5.1	3	40	4.7
Dothideomycetes	4	30	4.6	3	56	7.5	3	36	5.3	4	34	4.0
Coniocybomycetes	5	17	2.6	6	20	2.7	6	18	2.6	5	20	2.3
Sordariomycetes	6	11	1.7	4	40	5.4	5	25	3.6	6	20	2.3
Candelariomycetes	7	8	1.2	7	10	1.3	7–8	7	1.1	7	10	1.2
Leotiomycetes	8	5	0.8	9	7	0.9	10–11	2	0.3	10–12	2	0.2
Tremellomycetes	9	4	0.6	8	8	1.1	7–8	7	1.1	8	5	0.6
Agaricomycetes	10	3	0.5	10	5	0.7	9	4	0.6	9	3	0.3
Sareomycetes	11	2	0.3	11–12	2	0.3	10–11	2	0.3	10–12	2	0.2
Lichinomycetes	–	–	–	11–12	2	0.3	–	–	–	10–12	2	0.2

Примечание. ЦНР – Центральное Нечерноземье России.  
 Note. CNBER – Central Non-Black Earth Region of Russia.

**Таблица 4.** Спектр ведущих порядков лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий  
**Table 4.** The spectrum of leading orders of lichen biota in Belarus and compared territories

Порядок/Order	Беларусь/Belarus			Литва/Lithuania			Латвия/Latvia			ЦНР/CNBER		
	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species
Lecanorales	1	272	40.8	1	287	38.5	1	261	38.3	1	336	39.8
Caliciales	2	55	8.6	2	46	6.2	3	50	7.3	2	66	7.8
Peltigerales	3	39	5.9	3	38	5.1	2	51	7.5	5	45	5.3
Teloschistales	4	31	4.7	7	22	3.0	6	29	4.3	4	48	5.7
Arthoniales	5	30	4.5	5	32	4.3	4	35	5.1	6	38	4.5
Pertusariales	6	29	4.4	6	25	3.4	7	27	4.0	7	28	3.3
Verrucariales	7	22	3.3	4	37	5.0	5	33	4.8	3	51	6.0
Vaeomycetales	8–9	17	2.6	9	19	2.6	9	16	2.3	8–9	24	2.8
Coniocybales	8–9	17	2.6	8	20	2.7	8	18	2.6	11	20	2.4
Нюкреалес	–	–	–	10–11	15	2.0	–	–	–	–	–	–
Lecideales	–	–	–	10–11	15	2.0	–	–	–	8–9	24	2.8
Mycocaliciales	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10	22	2.6
Итого/Total	–	512	77.4	–	556	74.8	–	520	76.2	–	702	83.0

Примечание. ЦНР – Центральное Нечерноземье России.

Note. CNBER – Central Non-Black Earth Region of Russia.

Спектр классов лишенобиоты Беларуси практически идентичен таковому ЦНР. Для Литвы и Латвии отмечено повышение ранга классов *Dothideomycetes* и *Sordariomycetes*. Вероятно, это отражает степень изученности биоты, поскольку упомянутые классы включают преимущественно лишенофильные грибы, которые долгое время не изучались в Беларуси (Tsurukau, 2017) и ЦНР (Zhurbenko, 2007). Дальнейшее целенаправленное изучение представителей этой группы организмов может повысить ранг классов *Dothideomycetes* и *Sordariomycetes* и тем самым сблизить спектры классов сравниваемых территорий.

Из 43 порядков лишенобиоты Беларуси видовое богатство выше среднего имеют 9 порядков (табл. 4), на долю которых приходится 512 видов (77%). Наиболее высоким числом видов отличается порядок *Lecanorales*, включающий 12 семейств, 64 рода и 272 вида (41%). Девять порядков (*Agaricales*, *Asterinales*, *Atheliales*, *Collembopsidiales*, *Corticiales*, *Filobasidiales*, *Phyllachorales*, *Sarrameanales*, *Schaereriales*) представлены одним видом. Три семейства (*Aphanopsidaceae*, *Naetrocymbaceae*, *Strangosporaceae*) и пять родов (*Biatoridium*, *Epi-*

*cladonia*, *Intralichen*, *Piccolia*, *Taeniolina*), совокупно представленные 13 видами, пока не отнесены к какому-либо определенному порядку в системе *Ascomycota*.

Сравнение спектров ведущих порядков лишенобиот сравниваемых территорий показывает промежуточное, “экотонное” положение лишенобиоты Беларуси, ее связующую роль между лишенобиотами Литвы и Латвии, включающих территории, располагающиеся западнее границы оптимума распространения суббореальных видов, и лишенобиотой ЦНР, включающей преимущественно субконтинентальные и континентальные виды лишайников (Jäger, 1968; Horvat et al., 1974; Leuschner, Ellenberg, 2017). В частности, наибольшее тяготение к суббореальным условиям проявляют порядки *Peltigerales*, *Arthoniales* и чуть в меньшей степени *Coniocybales*, имеющие самый высокий ранг в лишенобиоте Латвии, территория которой отличается наибольшей протяженностью береговой линии, и снижающие свой ранг по мере увеличения континентальности климата сравниваемых территорий. Согласно (Ahti et al., 1999, 2007; Frisch et al., 2015) многие виды этих по-

**Таблица 5.** Спектр первых десяти семейств лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий  
**Table 5.** The spectrum of the top ten families of lichen biota in Belarus and compared territories

Семейство/Family	Беларусь/Belarus			Литва/Lithuania			Латвия/Latvia			ЦНР/CNBER		
	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species
Parmeliaceae	1	75	11.3	2	69	9.3	1	76	11.1	3	74	8.6
Cladoniaceae	2	72	10.8	1	75	10.1	2	74	10.9	2	76	8.8
Ramalinaceae	3	57	8.6	3	60	8.1	3	46	6.7	1	84	9.7
Lecanoraceae	4	38	5.7	4	48	6.4	4	38	5.6	4	61	7.1
Physciaceae	5	34	5.1	6	27	4.6	6–7	28	4.1	7	43	5.0
Teloschistaceae	6	30	4.5	8	21	2.8	6–7	28	4.1	6	47	5.5
Peltigeraceae	7	22	3.3	7	23	3.1	8	26	3.8	10–12	22	2.6
Caliciaceae	8–9	21	3.1	10	19	2.5	9	22	3.2	8–9	23	2.7
Verrucariaceae	8–9	21	3.1	5	36	4.8	5	33	4.8	5	50	5.8
Arthoniaceae	10–11	17	2.6	–	–	–	10–11	19	2.8	–	–	–
Coniocybaceae	10–11	17	2.6	9	20	2.7	–	–	–	–	–	–
Collemataceae	–	–	–	–	–	–	10–11	19	2.8	10–12	22	2.6
Mycocaliciaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10–12	22	2.6
Lecideaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8–9	23	2.7

Примечание. ЦНР – Центральное Нечерноземье России.

Note. CNBER – Central Non-Black Earth Region of Russia.

рядков предпочитают океанические и субокеанические условия. Наоборот, с нарастанием континентальности условий произрастания повышается ранг порядка Teloschistales. Приуроченность телосхистовых лишайников к ксерическим условиям прослеживается для многих видов этого порядка (Handbook..., 2004; Arup et al., 2013) и отмечалась ранее на примере лишенобиоты Монголии (Golubkova, 1983). Скромное положение в спектре лишенобиоты Беларуси порядка Verrucariales, по-видимому, объясняется отсутствием на территории Беларуси значительных выходов карбонатных горных пород (известняков, доломитов, мергелей), характерных в большей или меньшей степени для остальных обсуждаемых регионов.

В составе лишенобиоты Беларуси 18 семейств из 85 известных характеризуются уровнем видовой разнообразия выше среднего показателя (табл. 5). Данные 18 семейств представлены 495 видами, что составляет 74% общего числа видов. При этом 31 (36%) семейство представлено только одним видом, 50 (59%) семейств – одним родом. Согласно современным данным 19 родов

(*Bactrospora*, *Biatoridium*, *Biatoropsis*, *Catinaria*, *Epicladonia*, *Felipes*, *Hazslinszkyia*, *Illosporiopsis*, *Intralicchen*, *Lichenodiplis*, *Lichenosticta*, *Merismatium*, *Muellerella*, *Phaeopyxis*, *Piccolia*, *Pyrenochaeta*, *Roselliniella*, *Taeniolella*, *Taeniolina*), совокупно представленные 25 видами, не включены в состав какого-либо семейства и рассматриваются как роды с неясным систематическим положением.

Выявленный спектр ведущих семейств лишенобиоты Беларуси отличается от спектра, приведенного ранее Н.С. Голубковой (Golubkova, 1983). Согласно ее данным, первые пять ведущих семейств составляют Lecideaceae (17.3%) → Cladoniaceae (11.8%) → Lecanoraceae (7.6%) → Parmeliaceae (7.6%) → Physciaceae (6.8%). Очевидно, что основной причиной обнаруженных различий является использование различных классификационных систем лишайников (Poelt, 1973; Wijayawardene et al., 2020). В частности, объем семейства Lecideaceae, ранее лидирующего в систематических спектрах многих регионов Голарктики, был существенным образом пересмотрен. В настоящее время Lecideaceae содержит за

**Таблица 6.** Спектр первых десяти родов лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий  
**Table 6.** The spectrum of first ten genera of lichen biota in Belarus and compared territories

Род/Genus	Беларусь/Belarus			Литва/Lithuania			Латвия/Latvia			ЦНР/CNBER		
	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species	Ранг Rank	Число видов Number of species	% от общего числа видов % of total number of species
<i>Cladonia</i>	1	56	8.4	1	59	7.9	1	57	8.4	1	57	6.6
<i>Lecanora</i>	2	23	3.5	2	27	3.6	2	24	3.5	2	39	4.5
<i>Peltigera</i>	3	16	2.4	4	18	2.4	4	19	2.8	7–8	16	1.9
<i>Chaenotheca</i>	4–5	14	2.1	5	16	2.1	6–7	14	2.1	7–8	16	1.9
<i>Rhizocarpon</i>	4–5	14	2.1	–	–	–	9–10	11	1.6	–	–	–
<i>Arthonia</i>	6–7	13	2	7–8	13	1.7	6–7	14	2.1	5–6	17	2.0
<i>Usnea</i>	6–7	13	2	9–10	10	1.3	5	15	2.2	–	–	–
<i>Bacidia</i>	8–11	11	1.8	–	–	–	–	–	–	9–11	14	1.6
<i>Calicium</i>	8–11	11	1.7	9–10	10	1.3	9–10	11	1.6	–	–	–
<i>Physcia</i>	8–11	11	1.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ramalina</i>	8–11	11	1.7	–	–	–	8	12	1.8	–	–	–
<i>Verrucaria</i>	–	–	–	3	19	2.6	3	22	3.2	3	34	3.9
<i>Micarea</i>	–	–	–	6	15	2.0	–	–	–	9–11	14	1.6
<i>Lecania</i>	–	–	–	7–8	13	1.7	–	–	–	4	18	2.1
<i>Rinodina</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5–6	17	2.0
<i>Chaenothecopsis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9–11	14	1.6

Примечание. ЦНР – Центральное Нечерноземье России.

Note. CNBER – Central Non-Black Earth Region of Russia.

редким исключением только эпилитные виды (Handbook..., 1998) и потому утратило свой статус в систематическом спектре лишенобиоты Беларуси. Многие роды, ранее входившие в это семейство, теперь относятся к другим таксономическим группам. Например, широко представленные в Беларуси роды *Bacidia*, *Bacidina*, *Biatora* и *Lecania* согласно современной системе включены в семейство Ramalinaceae и, объединив 63% видов этого семейства, вывели его на третью позицию в систематическом спектре. Лидирующее в настоящее время семейство Parmeliaceae включает в себя ранее обособленное семейство Usneaceae, которое согласно Голубковой (Golubkova, 1983) занимает 6 место в спектре лишенобиоты Беларуси. Таким образом, как уже указывалось выше, полученные с использованием современных систем результаты систематического анализа нельзя непосредственно сопоставлять с опубликованными ранее данными.

Особенности спектра первых 10 семейств лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий прослеживаются труднее, чем особенности спектра порядков. Очевидно, что большое влияние оказывают современные тенденции в систематике грибов, проявляющиеся в существенном увеличении числа семейств и уменьшении среднего числа видов (табл. 1). Необходимо отметить, что основы сравнительной флористики в лишенологии закладывались во времена, когда количество таксонов высшего ранга было относительно невелико – например, число семейств лишенобиоты Монголии составляло 39, среднее число видов в семействе – 19.2 (Poelt, 1973; Golubkova, 1983). Такие показатели, по-видимому, являлись оптимальными и потому именно состав ведущих семейств был выбран для выявления особенностей систематической структуры лишенобиоты (Golubkova, 1983). При рассмотрении пропорций лишенобиоты Беларуси и сравниваемых с ней регионов схожими показателями обладают порядки

(табл. 2), и вероятно именно они должны быть выбраны в настоящее время для выявления особенностей региональной лишенобиоты и определения ее положения в ряду близких биот.

Несмотря на это, основные тенденции пространственной динамики лишенобиоты Беларуси и сравниваемых территорий, выявленные при сравнении спектров ведущих порядков, можно проследить и при сопоставлении спектра первых 10 семейств. Например, тяготение к субокеаническим условиям порядков *Peltigerales* и *Coniocybales* подтверждается рангами их центральных семейств *Peltigeraceae* и *Coniocybaceae*. Вероятно, схожие тенденции проявляет и семейство *Parmeliaceae*, незначительно снижающее свой ранг с увеличением континентальности условий произрастания. Как и для порядка *Verrucariales*, положение центрального его семейства *Verrucariaceae* в спектрах сравниваемых лишенобиот обеспечивается наличием или отсутствием выходов карбонатных горных пород.

Приуроченность к более континентальным условиям хорошо просматривается у таких семейств как *Ramalinaceae*, *Mycocaliciaceae* и *Lecideaceae*. Стабильное положение во всех сравниваемых лишенобиотах семейств *Lecanoraceae* и *Cladoniaceae* свидетельствует о наличии в этих семействах родов и видов с разнообразными экологическими предпочтениями, либо эвритопных, приспособленных к широкой амплитуде экологических условий. Данное предположение хорошо подтверждается абсолютно одинаковыми рангами родов *Cladonia* и *Lecanora* в спектрах первых 10 родов сравниваемых лишенобиот (табл. 6).

В настоящее время лишенобиота Беларуси включает 229 родов. Уровнем видовой разнообразия выше среднего показателя обладает 71 род (табл. 6), объединяющий 472 вида, что составляет 71% общего числа видов. Остальные роды представлены двумя (37 родов; 16% общего числа) или одним видом (120 родов; 52%).

Сравнение родовых спектров лишенобиот рассматриваемых территорий не позволяет достоверно выявить какие-либо определенные направления их пространственной динамики. В первую очередь это связано, по-видимому, с указанными выше современными тенденциями в систематике грибов, приводящими к большой раздробленности некогда “политипных” родов, ранее насчитывавших сотни видов (*Caloplaca*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Xanthoria* и др.). Увеличение числа таксонов при уменьшении включенных в них видов существенно повышает шанс влияния субъективных причин на результаты анализа, например, различия в уровне изученности тех или иных родов. Вероятно, именно это является причиной низкого ранга рода *Chaenotheca* в систематическом спектре ли-

хенобиоты Латвии, а также родов *Arthonia* и *Usnea* в таковом Литвы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно последней системе грибов и грибоподобных организмов лишенобиота Беларуси насчитывает 666 видов лишайников и лишенофильных грибов из 229 родов, 85 семейств, 43 порядков, 11 классов отделов *Ascomycota* (659 видов; 99%) и *Basidiomycota* (7; 1%).

Выбор классификационной системы оказывает существенное влияние на результаты таксономического анализа лишенобиоты. Ввиду усиливающейся тенденции дробления таксонов различного уровня на более мелкие, их количество в анализируемой лишенобиоте за последние 20 лет увеличилось в 1.2–2.7 раза, что сопоставимо или превосходит увеличение таксономического богатства лишенобиоты при активном ее изучении.

Сравнительный анализ лишенобиот Беларуси, Литвы, Латвии и ЦНР методом кластерного анализа показал их относительное сходство ( $C_s = 0.65–0.71$ ). Наибольшим уровнем подобия обладают лишенобиоты Беларуси и Литвы ввиду определенного сходства породного ( $r = 0.92$ ), и возрастного состава ( $r = 0.76$ ) их лесного фонда. Специфичность лишенобиоты Латвии определяется, по-видимому, наибольшей длиной береговой линии и наличием уникальных местообитаний лишайников (выходы девонских песчаников). Наименьший уровень сходства демонстрирует лишенобиота ЦНР ввиду выраженной континентальности климата данной территории с переходом в засушливые лесостепные условия.

Сравнение таксономических спектров лишенобиот показывает промежуточное, “экотонное” положение лишенобиоты Беларуси, ее связующую роль между лишенобиотами Литвы и Латвии, включающих территории с субокеаническим климатом, и значительно более континентальной лишенобиотой ЦНР. При этом на фоне тенденции увеличения числа таксонов и уменьшения среднего числа видов в крупных таксономических единицах (как следствия бурного развития молекулярной систематики в XXI веке) ведущая роль в сравнительном анализе лишенобиоты в настоящее время, по-видимому, принадлежит не семействам, а порядкам.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность Dr. Jurga Motiejūnaitė (Institute of Botany, Nature Research Centre, Vilnius) и Rolands Moisejevs (Daugavpils University) за неоценимую консультативную помощь.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Āboliņa A., Piterāns A., Bамbe B. 2015. Latvijas ķērpji un sūnas: taksonu saraksts. Salaspils. 213 p.
- Arup U., Söchting U., Frödén P. 2013. A new taxonomy of the family Teloschistaceae. — *Nord. J. Bot.* 31: 16–83. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00295.x>
- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Söchting U., Thor G. 1999. Nordic lichen flora. Vol. 1. Introductory parts. Calicioid lichens and fungi. Uddevalla. 94 p.
- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Söchting U., Thor G. 2007. Nordic lichen flora. Vol. 3. Cyanolichens. Uddevalla. 219 p.
- Beimforde C., Schmidt A.R., Rikkinen J., Mitchell J.K. 2020. Sareomycetes cl. nov.: A new proposal for placement of the resinicolous genus *Sarea* (Ascomycota, Pezizomycotina). — *Fungal Systematics and Evolution*. 6: 25–37. <https://doi.org/10.3114/fuse.2020.06.02>
- [Biazrov] Бязров Л.Г. 1969. Синузии эпифитных лишайников некоторых типов лесных биогеоценозов Смоленской области. — *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* 74 (6): 115–124.
- [Biazrov] Бязров Л.Г. 2001. *Cladonia zopfii* Vain. — новый вид для лишенобиоты России. — *Новости сист. низш. раст.* 35: 124–126.
- [Biazrov] Бязров Л.Г. 2009. Видовой состав лишенобиоты Московской области. Версия 2. [http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov\\_msk.html](http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_msk.html)
- [Biazrov] Бязров Л.Г. 2012. Видовой состав лишенобиоты территории Большой Москвы. Версия 1. [http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov\\_big\\_msk\\_2012.html](http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_big_msk_2012.html)
- [Biazrov] Бязров Л.Г. 2015. Пространственное распределение на присоединенной в 2012 г. к Москве территории Индекса чистоты атмосферы, определенного по показателям эпифитной лишенобиоты. — *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* 4: 51–59.
- [Biazrov, Golubkova] Бязров Л.Г., Голубкова Н.С. 1967. Редкие и интересные виды лишайников, новые для Смоленской области. *Новости сист. низш. раст.* 4: 300–305.
- [Biazrov, Maksimova] Бязров Л.Г., Максимова В.Ф. 2001. Экологическая оценка видового разнообразия лишайников Сатино. — *Вестник МГУ. Сер. 5. География.* 3: 28–33.
- Centrālās statistikas pārvaldes datubāzes. <https://data1.csb.gov.lv/pxweb/en/>
- Czernyadjeva I.V., Kotkova V.M., Zemlyanskaya I.V., Novozhilov Yu.K., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Blagoveshchenskaya E.Yu., Georgieva M.L., Notov A.A., Himelbrant D.E., Muchnik E.E., Urbanavichene I.N., Aristarkhova E.A., Vocharnikov M.V., Ismailov A.B. 2018. New cryptogamic records. 2. — *Новости сист. низш. раст.* 52 (1): 209–223. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.1.209>
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Ageev D.V., Baisheva E.Z., Bulyonkova T.M., Cherenkova N.N., Doroshina G.Ya., Drovkina S.I., Dugarova O.D., Dulepova N.A., Dyachenko A.P., Filippova N.V., Ginzburg E.G., Gogorev R.M., Himelbrant D.E., Ignatov M.S., Kataeva O.A., Kotkova V.M., Kuragina N.S., Kurbatova L.E., Kushnevskaya E.V., Kuzmina E.Yu., Melekhin A.V., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Stepanova V.A., Tubanova D.Ya., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Voronova O.G., Zhalov Kh.Kh. 2019. New cryptogamic records. 4. — *Новости сист. низш. раст.* 53 (2): 431–479. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.431>
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Dugarova O.D., Etylina A.S., Filippov I.V., Freydin G.L., Galanina O.V., Himelbrant D.E., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kotkova V.M., Kukurichkin G.M., Kuragina N.S., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Lavrentiev M.V., Makuha Ju.A., Moroz E.L., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Storozhenko Yu.V., Tubanova D.Ya., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Zyatnina M.V. 2020. New cryptogamic records. 5. — *Новости сист. низш. раст.* 54 (1): 261–286. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.261>
- [Dudoreva, Himelbrant] Дудорева Т.А., Гимельбрант Д.Е. 2019. Дополнения к флоре лишайников Окского государственного природного биосферного заповедника (Рязанская область). — *Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол.* 2 (54): 178–181.
- [Elenkin] Еленкин А.А. 1906–1911. Флора лишайников Средней России. Ч. 1–4. Юрьев. 682 с.
- Eriksson O.E. 1999. Outline of Ascomycota – 1999. — *Mycotax* 3: 1–88.
- [Fadeeva, Kravchenko] Фадеева М.А. Кравченко А.В. 2009. Первые итоги инвентаризации лишайников национального парка “Угра”. — В: *Природа и история Поугорья*. Вып. 5. Калуга. С. 84–90.
- [Fertikov et al.] Фертиков В.И., Нотов А.А., Павлов А.В. 2017. Сосудистые растения, мохообразные, лишайники Государственного природного заказника федерального значения “Таруса” (Материалы к флоре Калужской области). Тверь. 240 с.
- Flakus A., Etayo J., Miadlikowska J., Lutzoni F., Kukwa M., Matura N., Rodriguez-Flakus P. 2019. Biodiversity assessment of ascomycetes inhabiting *Lobariella* lichens in Andean cloud forests led to one new family, three new genera and 13 new species of lichenicolous fungi. — *Plant Fungal Syst.* 64 (2): 283–344. <https://doi.org/10.2478/pfs-2019-0022>
- Frisch A., Ohmura Y., Ertz D., Thor G. 2015. *Inoderma* and related genera in Arthoniaceae with elevated white pruinose pycnidia or sporodochia. — *Lichenologist*. 47 (4): 233–256. <https://doi.org/10.1017/S0024282915000201>
- Gagarina L.V., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Stepanchikova I.S., Yatsyna A.P., Kataeva O.A., Notov A.A., Zhurbenko M.P. 2020. Lichens of the former manors in the Smolensk Region of Russia. — *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 54 (1): 93–116. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.93>
- [Golubkov] Голубков В.В. 1992. Лишайники охраняемых природных территорий Беларуси (флористическая и эколого-географическая характеристика): Дис. ... канд. биол. наук. Минск. 503 с.

- [Golubkov] Голубков В.В. 1996. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на особенности распространения и разнообразия лишайников в Белорусском Поозерье. — В сб.: Тез. докл. регион. науч.-практ. конф. “Сохранение биологического разнообразия Белорусского Поозерья”. Витебск. С. 81–82.
- [Golubkova] Голубкова Н.С. 1966. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.-Л. 256 с.
- [Golubkova] Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. 281 с.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2004. Первые сведения о лихенизированных и калициоидных грибах Беловского района Тульской области. — Беловские чтения. 4: 205–210.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2006. Новые для Среднерусской возвышенности виды лишайников. — Бот. журн. 91 (7): 1110–1114.
- [Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2011. Лишайники лесостепной части Тульской области. — Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. Вып. 2. Тула. С. 59–77.
- [Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2012. Дополнения к лихенофлоре севера Среднерусской возвышенности. — Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол. 25: 150–164.
- [Gudovicheva et al.] Гудовичева А.В., Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Журбенко М.П. 2015. Новые для Калужской и Тульской областей виды лишайников, сапротрофных и лихенофильных грибов. — Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол. 1: 156–179.
- [Handbook...] Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Петрузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. 1971. Л. 412 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Калициевые — Гиалектовые. 1975. Л. 275 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые — Пилокарповые. 1977. Л. 344 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Кладониевые — Акароспоровые. 1978. Л. 305 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников России. Вып. 6. Алекториевые, Пармелиевые, Стереокаулоновые. 1996. СПб. 203 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников России. Вып. 7. Лецидеевые, Микареевые, Порпидиевые. 1998. СПб. 166 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников России. Вып. 8. Бацидиевые — Трапелиевые. 2003. СПб. 277 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников России. Вып. 9. Фусцидеевые, Телосхистовые. 2004. СПб. 339 с.
- [Handbook...] Определитель лишайников России. Вып. 10. Агуриасеae — Трихоломатасеae. 2008. СПб. 515 с.
- Hawksworth D.L., Lücking R. 2017. Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. — *Microbiol Spectrum*. 5 (4): FUNK-0052-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
- [Himelbrant et al.] Гимельбрант Д.Е., Кондакова Г.В., Грачева Ю.Т. 2013. Дополнения к лихенофлоре Ярославской области. — Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол. 30 (7): 107–111.
- Horvat I., Glavac V., Ellenberg H. 1974. *Vegetation Südossteuropas*. Stuttgart. 752 p.
- Hyde K.D., Norphanphou C., Maharachchikumbura S.S.N., Bhat D.J., Jones E.B.G., Bundhun D., Chen Y.J., Bao D.F., Boonmee S., Calabon M.S., Chaiwan N., Chethana K.W.T., Dai D.Q., Dayarathne M.C., Devadatha B., Dissanayake A.J., Dissanayake L.S., Doilom M., Dong W., Fan X.L., Goonasekara I.D., Hongsanan S., Huang S.K., Jayawardena R.S., Jeewon R., Karunaratna A., Konta S., Kumar V., Lin C.G., Liu J.K., Liu N.G., Luangsa-ard J., Lumyong S., Luo Z.L., Marasinghe D.S., McKenzie E.H.C., Niego A.G.T., Niranjan M., Perera R.H., Phukhamsakda C., Rathnayaka A.R., Samarakoon M.C., Samarakoon S.M.B.C., Sarma V.V., Senanayake I.C., Shang Q.J., Stadler M., Tibpromma S., Wanasinghe D.N., Wei D.P., Wijayawardene N.N., Xiao Y.P., Yang J., Zeng X.Y., Zhang S.N., Xiang M.M. 2020. Refined families of Sordariomycetes. — *Mycosphere*. 11 (1): 305–1059. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/7>
- Jäger E. 1968. Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. — *Feddes Repert.* 79: 157–335. <https://doi.org/10.1002/fedr.19680790302>
- Kistenich S., Halvorsen R., Schröder-Nielsen A., Thorbek L., Timdal E., Bendiksbj M. 2019. DNA Sequencing Historical Lichen Specimens. — *Front. Ecol. Evol.* 7: 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00005>
- [Kuznetsova, Skazina] Кузнецова Е.С., Сказина М.А. 2010. К изучению лишайников Костромской области. — *Новости сист. низш. раст.* 44: 200–209.
- [Ladyzhenskaya] Ладыженская К. 1931. Экологический список лишайников окрестн. г. Кологрива. — *Журнал Русского Ботан. о-ва*. 16 (5–6): 544–553.
- Launis A., Malíček J., Svensson M., Tsurykau A., Sérusiaux E., Myllys L. 2019. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina*. — *Mycologia*. 111 (4): 574–592. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1603044>
- Leuschner C., Ellenberg H. 2017. Ecology of central European forests, vegetation ecology of Central Europe. Vol. 1. Cham. 971 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-43042-3>
- Lumbsch H.T., Huhndorf S.M. 2007. Outline of Ascomycota — 2007. — *Myconet* 13: 1–58.
- Ma L.-J., Fedorova N.D. 2010. A practical guide to fungal genome projects: strategy, technology, cost and completion. — *Mycology*. 1: 9–24. <https://doi.org/10.1080/21501201003680943>
- [Malysheva] Малышева Н.В. 1986. Материалы к флоре лишайников Ивановской области. — *Новости сист. низш. раст.* 23: 99–107.
- [Malysheva] Малышева Н.В. 1999. Лишайники городов Ивановской области. — *Бот. журн.* 84 (2): 59–67.

- [Matveiko] Матвейко А.П. 2015. Лесной фонд Республики Беларусь и его использование. — Труды БГТУ. 2: 76–78.
- Moisejevs R., Degtjarenko P., Motiejūnaitė J., Piterāns A., Stepanova D. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from Latvia, with a list of lichenicolous fungi reported from Latvia. — *Lindbergia*. 42: linbg.01119.  
<https://doi.org/10.25227/linbg.01119>
- Motiejūnaitė J. 2017. Supplemented checklist of lichens and allied fungi of Lithuania. — *Bot. Lith.* 23 (2): 89–106.  
<https://doi.org/10.1515/botlit-2017-0011>
- Motiejūnaitė J., Chesnokov S.V., Czarnota P., Gagariņa L.V., Frolov I., Himelbrant D., Konoreva L.A., Kubiak D., Kukwa M., Moisejevs R., Stepanchikova I., Suija A., Tagirdzhanova G., Thell A., Tsurykau A. 2016. Ninety-one species of lichens and allied fungi new to Latvia with a list of additional records from Kurzeme. — *Herzogia*. 29: 143–163.  
<https://doi.org/10.13158/heia.29.1.2016.143>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2016. Конспект лихенобиоты Орловской области (Центральная Россия). — Фиторазнообразии Восточной Европы. 3: 6–28.
- Muchnik E., Breuss O. 2015. New and noteworthy records of Verrucariaceae (lichenised Ascomycota) from central European Russia. — *Herzogia*. 28 (2): 746–752.  
<https://doi.org/10.13158/heia.28.2.2015.746>
- [Muchnik, Konoreva] Мучник Е.Э., Конорева Л.А. 2012. Дополнения к флоре лишайников Рязанской области. — *Новости сист. низш. раст.* 46: 174–189.
- Muchnik E.E., Konoreva L.A. 2017. New and noteworthy records of lichens and allied fungi from central European Russia. — *Herzogia*. 30 (2): 509–514.  
<https://doi.org/10.13158/heia.30.2.2017.509>
- Muchnik E., Sliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. — *Herzogia* 26 (1): 117–121.
- [Muchnik, Tikhonova] Мучник Е.Э., Тихонова Е.В. 2020. Дополнения к лихенофлоре Смоленской области. — *Бот. журн.* 105 (8): 94–102.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620080104>
- [Muchnik et al.] Мучник Е.Э., Добрыш А.А., Макарова И.И., Титов А.Н. 2008. Предварительный список лишайников Ярославской области. — *Новости сист. низш. раст.* 41: 229–245.
- [Muchnik et al.] Мучник Е.Э., Конорева Л.А., Чабаненко С.И., Таран А.А., Анищенко Л.Н. 2017. Лихенобиота заповедника “Брянский лес”. — *Лесоведение*. 5: 73–80.  
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050084>
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurykau A., Gerasimova J.V. 2019a. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. — *Herzogia*. 32 (1): 111–126.  
<https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>
- [Muchnik et al.] Мучник Е.Э., Конорева Л.А., Казакова М.В., Соболев Н.А. 2019b. Лихенобиота национальных парков “Мещёра” (Владимирская область, Россия) и “Мещёрский” (Рязанская область, Россия). — *Заповедная наука* 4 (1): 64–82.  
<https://doi.org/10.24189/ncr.2019.005>
- [Notov] Нотов А.А. 2010. Национальный парк “Завидово”: Сосудистые растения, мохообразные, лишайники. М. 432 с.
- [Notov et al.] Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Урбанавичюс Г.П. 2011. Аннотированный список лихенофлоры Тверской области. Тверь. 124 с.
- [Notov et al.] Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Степанчикова И.С., Волков В.П. 2016. Лишайники Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Тверь. 334 с.
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Tver Region. — *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 53 (1): 157–166.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.157>
- [Novakovskii, Sabitov] Новаковский А.Б., Сабитов Д.А. 2017. Инструкция по использованию надстройки ExStatR. Сыктывкар. 23 с.
- [Oksner] Окснер А.Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л. 281 с.
- [Pchelkin, Pchelkina] Пчелкин А.В., Пчелкина Т.А. 2012. Первые сведения и лихенобиоте природного парка “Долина реки Сходни в Куркино” (Москва). — *Новости сист. низш. раст.* 46: 190–196.
- [Pchelkin, Pchelkina] Пчелкин А.В., Пчелкина Т.А. 2015. Лихенологические исследования в музее-заповеднике “Коломенское”. — В: Современная микология в России. Материалы III Международного микологического форума. Т. 4. М. С. 345–346.
- [Peshkova, Tolpysheva] Пешкова Г.И., Толпышева Т.Ю. 1981. Материалы к лихенофлоре Калужской области. — *Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология*. 2: 29–35.
- Poelt J. 1973. Classification. — In: *The Lichens*. New York. P. 599–632.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-044950-7.50025-8>
- Schwarze K., Buchanan J., Fermont J.M., Dreau H., Tillely M.W., Taylor J.M., Antoniou P., Knight S.J.L., Camps C., Pentony M.M., Kvikstad E.M., Harris S., Popitsch N., Pagnamenta A.T., Schuh A., Taylor J.C., Wordsworth S. 2020. The complete costs of genome sequencing: a microcosting study in cancer and rare diseases from a single center in the United Kingdom. — *Genet. Med.* 22: 85–94.  
<https://doi.org/10.1038/s41436-019-0618-7>
- [Shustov] Шустов М.В. 2006. Лишайники приволжской возвышенности. М. 237 с.
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. — *Biologiske Skrifter*. 5 (6): 1–34.
- [Tebera et al.] Тебера А., Севрук П.В., Минкевич С.И. 2015. Лесное хозяйство и лесоустройство в Литовской Республике. — *Труды БГТУ*. 1: 46–49.
- [The lichen...] Флора лишайников России: Род *Prototermelia*, семейства Соеногониасеae, Гуалектасеae и Умбиликарисеae. 2017. М., СПб. 195 с.
- [Tomin] Томин М.П. 1918. Материалы к лишайниковой флоре Смоленской губернии. — *Зап. с.-х. инст. им. Петра I в Воронеже*. 2–3: 105–128.

- [Tomin] Томин М.П. 1928. Систематический список лишайников, встречающихся в лесах Средней России. — Записки Воронежского сельскохозяйственного института. 9: 107–116.
- [Tomin] Томин М.П. 1956. Определитель корковых лишайников европейской части СССР. Минск. 534 с.
- Tsurykau A. 2017. New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. III. With an updated checklist of lichenicolous fungi. — *Herzogia*. 30: 152–165.  
<https://doi.org/10.13158/heia.30.1.2017.152>
- Tsurykau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus. — *Opuscula Philolichenum*. 17: 374–479.
- Tsurykau A., Golubkov V., Bely P. 2018. The lichen genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in Belarus. — *Folia Cryptog. Estonica*. 55: 125–132.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.13>
- [Tsurykau] Цуриков А.Г. 2019а. Лишайники Беларуси: история и основные итоги изучения. — Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. 3 (114): 92–101.
- [Tsurykau] Цуриков А.Г. 2019б. Динамика географической структуры лишенобиоты Беларуси как индикатор современных биоклиматических условий. — Бот. журн. 104 (8): 1167–1188.  
<https://doi.org/10.1134/S000681361908012X>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. — *Folia Cryptog. Estonica*. 56: 53–62.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.06>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичус Г.П. 2020. Дополнения к лишенофлоре заповедника “Кологривский лес” (Костромская область). — Новости сист. низш. раст. 54 (1): 127–138.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.127>
- [Urbanavichus] Урбанавичус Г.П. 2014. Влияние изменений в систематической классификации на оценку разнообразия лишенофлоры. — В сб.: Лихенология в России: актуальные проблемы и перспективы исследований. Программа и труды Второй Международной конференции. СПб. С. 211–215.
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2020. Four lichen species new for Russia. — *Folia Cryptog. Estonica*. 57: 5–8.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.02>
- Voglmayr H., Fournier J., Jaklitsch W.M. 2019. Two new classes of Ascomycota: Xylobotryomycetes and Candelariomycetes. — *Persoonia*. 42: 36–49.  
<https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.02>
- [Volosnova] Волоснова Л.Ф. 2014. Флора Окского заповедника (сосудистые растения, мхи, грибы, лишайники). — Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. 30: 1–216.
- [Volosnova] Волоснова Л.Ф. 2019. Новые данные о редких видах сосудистых растений, грибов и лишайников в Окском заповеднике и Рязанской области. — Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. 38: 366–372.
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Lumbsch H.T., Liu J.K., Maharachchikumbura S.S.N., Ekanayaka A.H., Tian Q., Phookamsak R. 2017. Outline of Ascomycota: 2018. — *Fungal Divers*. 88: 167–263.  
<https://doi.org/10.1007/s13225-018-0394-8>
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T., Tedersoo L., Haelewaters D., Rajeshkumar K.C., Zhao R.L., Aptroot A., Leontyev D.V., Saxena R.K., Tokarev Y.S., Dai D.Q., Letcher P.M., Stephenson S.L., Ertz D., Lumbsch H.T., Kukwa M., Issi I.V., Madrid H., Phillips A.J.L., Selbmann L., Pfliegler W.P., Horváth E., Bensch K., Kirk P.M., Kolaříková K., Raja H.A., Radek R., Papp V., Dima B., Ma J., Malosso E., Takamatsu S., Rambold G., Gannibal P.B., Triebel D., Gautam A.K., Avasthi S., Suetrong S., Timdal E., Fryar S.C., Delgado G., Réblová M., Doilom M., Dolatabadi S., Pawłowska J., Humber R.A., Kodsueb R., Sánchez-Castro I., Goto B.T., Silva D.K.A., de Souza F.A., Oehl F., da Silva G.A., Silva I.R., Błaszczkowski J., Jobim K., Maia L.C., Barbosa F.R., Fiuza P.O., Divakar P.K., Shenoy B.D., Castañeda-Ruiz R.F., Somrithipol S., Lateef A.A., Karunarathna S.C., Tibpromma S., Mortimer P.E., Wanasinghe D.N., Phookamsak R., Xu J., Wang Y., Tian F., Alvarado P., Li D.W., Kušan I., Matočec N., Maharachchikumbura S.S.N., Papizadeh M., Heredia G., Wartchow F., Bakhshi M., Boehm E., Youssef N., Hustad V.P., Lawrey J.D., Santiago A.L.C.M.A., Bezerra J.D.P., Souza-Motta C.M., Firmino A.L., Tian Q., Houbraken J., Hongsanan S., Tanaka K., Dissanayake A.J., Monteiro J.S., Grossart H.P., Suija A., Weerakoon G., Etayo J., Tsurykau A., Vázquez V., Mungai P., Damm U., Li Q.R., Zhang H., Boonmee S., Lu Y.Z., Becerra A.G., Kendrick B., Brearley F.Q., Motiejūnaitė J., Sharma B., Khare R., Gaikwad S., Wijesundara D.S.A., Tang L.Z., He M.Q., Flakus A., Rodriguez-Flakus P., Zhurbenko M.P., McKenzie E.H.C., Stadler M., Bhat D.J., Liu J.K., Raza M., Jeewon R., Nassonova E.S., Prieto M., Jayalal R.G.U., Erdoğan M., Yurkov A., Schnittler M., Shchepin O.N., Novozhilov Y.K., Silva-Filho A.G.S., Liu P., Cavender J.C., Kang Y., Mohammad S., Zhang L.F., Xu R.F., Li Y.M., Dayarathne M.C., Ekanayaka A.H., Wen T.C., Deng C.Y., Pereira O.L., Navathe S., Hawksworth D.L., Fan X.L., Dissanayake L.S., Kuhnert E., Grossart H.P., Thines M. 2020. Outline of Fungi and fungus-like taxa. — *Mycosphere*. 11 (1): 1060–1456.  
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>
- Zahlbruckner A. 1907. Lichenes. Spezieller Teil. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Leipzig. P. 49–240.
- Zahlbruckner A. 1921–1940. *Catalogus Lichenum Universalis*, 1–10. Leipzig.
- [Zhdanov] Жданов И.С. 2007. К флоре лишайников национального парка “Смоленское Поозерье”. — В: Историко-культурное наследие и природное разнообразие: опыт деятельности охраняемых территорий. Матер. юбил. науч.-практ. конф. Смоленск. С. 59–62.
- [Zhdanov] Жданов И.С. 2012. Лихенологические исследования во Владимирской области. — В: Современная микология в России. Т. 3. Тезисы докладов третьего съезда микологов России. М. С. 258–259.
- [Zhdanov] Жданов И.С. 2014. Новые и редкие виды лишайников из разных регионов России. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 119 (6): 76–78.
- [Zhdanov, Volosnova] Жданов И.С., Волоснова Л.Ф. 2012. Материалы к лишенофлоре Мещерской низменности (в пределах Владимирской и Рязанской областей). — Новости сист. низш. раст. 46: 145–160.
- [Zhurbenko] Журбенко М.П. 2007. Лихенофильные грибы России: история и первые итоги изучения. — Микол. и фитопатол. 41 (6): 481–486.

## TAXONOMIC ANALYSIS OF LICHEN BIOTA OF BELARUS

A. G. Tsurykau<sup>a,b,#</sup> and E. E. Muchnik<sup>c,##</sup><sup>a</sup> Francisk Skorina Gomel State University  
Sovetskaya Str., 104, Gomel, 246019, Belarus<sup>b</sup> Samara National Research University  
Moskovskoye Hwy., 34, Samara, 443086, Russia<sup>c</sup> Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences  
Sovetskaya Str., 21, Uspenskoe, Moscow Region, 143030, Russia<sup>#</sup>e-mail: tsurykau@gmail.com<sup>##</sup>e-mail: emuchnik@outlook.com

According to the latest fungal system of 2020, the lichen biota comprises 666 species from 229 genera, 85 families, 43 orders, 11 classes of Ascomycota (659 species; 99%) and Basidiomycota (7; 1%). The choice of classification system is shown to affect significantly on the results of taxonomic analysis. A comparative analysis shows an intermediate, “ecotonic” position of the lichen biota of Belarus between suboceanic lichen biotas of Lithuania and Latvia, and continental lichen biota of the Central Non-Black Earth Russia (CNBER). The case of the compared territories has revealed that the leading role in the comparative floristics belongs to orders.

*Keywords:* systematics, genus, family, order, class, lichen

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Dr. Jurga Motiejūnaitė (Institute of Botany, Nature Research Centre, Vilnius) and Rolands Moisejevs (Daugavpils University) for valuable suggestions.

## REFERENCES

- Āboliņa A., Piterāns A., Bamber B. 2015. Latvijas ķērpji un sūnas: taksonu saraksts. Salaspils. 213 p.
- Arup U., Söchting U., Frödén P. 2013. A new taxonomy of the family Teloschistaceae. – *Nord. J. Bot.* 31: 16–83. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00295.x>
- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Söchting U., Thor G. 1999. Nordic lichen flora. Vol. 1. Introductory parts. Calicioid lichens and fungi. Uddevalla. 94 p.
- Athi T., Jørgensen P.M., Kristinsson H., Moberg R., Söchting U., Thor G. 2007. Nordic lichen flora. Vol. 3. Cyanolichens. Uddevalla. 219 p.
- Beimforde C., Schmidt A.R., Rikkinen J., Mitchell J.K. 2020. Sareomycetes cl. nov.: A new proposal for placement of the resinicolous genus *Sarea* (Ascomycota, Pezizomycotina). – *Fungal Systematics and Evolution*. 6: 25–37. <https://doi.org/10.3114/fuse.2020.06.02>
- Biazrov L.G. Sinuzii epifitnykh lishainikov nekotorykh tipov lesnykh biogeotsenozov Smolenskoj oblasti [Synusia of epiphytic lichens of some types of forest biogeocenoses of the Smolensk region]. – *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biol. series.* 74 (6): 115–124 (In Russ.).
- Biazrov L.G. *Cladonia zopfii* Vain. is a new species for lichen biota of Russia. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii.* 35: 124–126 (In Russ.).
- Biazrov L.G. 2009. Checklist of the lichen biota of the Moscow region (Russia). Version 2. [http://www.sevin.ru/laboratories\\_eng/biazrov\\_msk.html](http://www.sevin.ru/laboratories_eng/biazrov_msk.html)
- Biazrov L.G. 2012. Vidovoi sostav likhenobioty territorii Bolshoi Moskvy [Species composition of lichen biota of the territory of Greater Moscow]. Version 1 (In Russ.). [http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov\\_big\\_msk\\_2012.html](http://www.sevin.ru/laboratories/biazrov_big_msk_2012.html)
- Biazrov L.G. Prostranstvennoye raspredeleniye na prisoyedinennoy v 2012 g. k Moskve territorii Indeksa chistoty atmosfery, opredelennogo po pokazatelyam epifitnoi likhenobioty [Spatial distribution of the Air purity index determined by the epiphytic lichen biota on the territory annexed to Moscow in 2012]. – *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 4: 51–59 (In Russ.).
- Biazrov L.G., Golubkova N.S. 1967. Redkiye i interesnyye vidy lishainikov, novyye dlya Smolenskoj oblasti [Rare and interesting lichen species new to the Smolensk region]. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii.* 4: 300–305 (In Russ.).
- Biazrov L.G., Maksimova V.F. 2001. Ecologicheskaya otsenka vidovogo raznoobraziya lishainikov Satino [Ecological assessment of the species diversity of lichens in Satino]. – *Vestnik Moskovskogo Universiteta, Seriya Geografiya.* 3: 28–33 (In Russ.).
- Centrālās statistikas pārvaldes datubāzes. <https://data1.csb.gov.lv/pxweb/en/>
- Czernyadjeva I.V., Kotkova V.M., Zemlyanskaya I.V., Novozhilov Yu.K., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Blagoveshchenskaya E.Yu., Georgieva M.L., Notov A.A., Himelbrant D.E., Muchnik E.E., Urbanavichene I.N., Aristarkhova E.A., Bocharnikov M.V., Ismailov A.B. 2018. New cryptogamic records. 2. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii.* 52 (1): 209–223. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.1.209>
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Ageev D.V., Baisheva E.Z., Bulyonkova T.M., Cherenkova N.N., Doroshina G.Ya., Drovkina S.I., Dugarova O.D., Dulepova N.A., Dyachenko A.P., Filippova N.V., Ginzburg E.G., Gogorev R.M., Himelbrant D.E.,

- Ignatov M.S., Kataeva O.A., Kotkova V.M., Kuragina N.S., Kurbatova L.E., Kushnevskaya E.V., Kuzmina E.Yu., Melekhin A.V., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popov N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Stepanova V.A., Tubanova D.Ya., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Voronova O.G., Zhalov Kh.Kh. 2019. New cryptogamic records. 4. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 53 (2): 431–479. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.431>
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Davydov E.A., Doroshina G.Ya., Dugarova O.D., Etylina A.S., Filippov I.V., Freydin G.L., Galanina O.V., Himelbrant D.E., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kotkova V.M., Kukurichkin G.M., Kuragina N.S., Kuzmina E.Yu., Lapshina E.D., Lavrentiev M.V., Makuha Ju.A., Moroz E.L., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Storozhenko Yu.V., Tubanova D.Ya., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Zyatnina M.V. 2020. New cryptogamic records. 5. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 54 (1): 261–286. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.261>
- Dudoreva T.A., Himelbrant D.E. 2019. Additions to the lichenoflora of Oksky state natural biosphere reserve (Ryazan region). – *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 2 (54): 178–181 (In Russ.).
- Elenkin, A. A. 1906–1911. *Flora lishainikov Srednei Rossii*. Ch. 1–4 [The Lichen Flora of Central Russia]. Parts 1–4. Yuriev. 682 p. (In Russ.).
- Eriksson O.E. 1999. Outline of Ascomycota – 1999. – *Myconet* 3: 1–88.
- Fadeeva M.A., Kravchenko A.V. 2009. Pervyye itogi inventarizatsii lishainikov natsionalnogo parka “Ugra” [The first results of the lichen inventory in Ugra National Park]. – In: *Priroda i istoriya Pougorya*. 5. Kaluga. P. 84–90 (In Russ.).
- Fertikov V.I., Notov A.A., Pavlov A.V. 2017. Vascular plants, bryophytes, lichens of State natural reserve of Federal significance “State complex “Tarusa” (Materials to the flora of Kaluga region). Tver. 240 p. (In Russ.).
- Flakus A., Etayo J., Miadlikowska J., Lutzoni F., Kukwa M., Matura N., Rodriguez-Flakus P. 2019. Biodiversity assessment of ascomycetes inhabiting *Lobariella* lichens in Andean cloud forests led to one new family, three new genera and 13 new species of lichenicolous fungi. – *Plant Fungal Syst.* 64 (2): 283–344. <https://doi.org/10.2478/pfs-2019-0022>
- Frisch A., Ohmura Y., Ertz D., Thor G. 2015. *Inoderma* and related genera in Arthoniaceae with elevated white pruinose pycnidia or sporodochia. – *Lichenologist*. 47 (4): 233–256. <https://doi.org/10.1017/S0024282915000201>
- Gagarina L.V., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Stepanchikova I.S., Yatsyna A.P., Kataeva O.A., Notov A.A., Zhurbenko M.P. 2020. Lichens of the former manors in the Smolensk Region of Russia. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 54 (1): 93–116. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.93>
- Golubkov V.V. 1992. Lichainiki okhranyayemykh prirodnykh territorii Belarusi (floristicheskaya i ekologo-geograficheskaya kharakteristika) [Lichens of protected natural territories of Belarus (floristic and ecogeographical characteristic)]: Diss. ... Kand. Sci. Minsk. 503 p. (In Russ.).
- Golubkov V.V. 1996. Vliyaniye antropogennoi transformatsii landshaftov na osobennosti rasprostraneniya i raznoobraziya lishainikov v Belorusskom Poozer’e [Influence of anthropogenic transformation of landscapes on the distribution and diversity of lichens in the Belarusian Lakeland]. – In: *Sokhraneniye biologicheskogo raznoobraziya Belorusskogo Poozerya*. Abstracts of the regional conference. Vitebsk. P. 81–82 (In Russ.).
- Golubkova N.S. 1966. *Opredelitel lishainikov srednei polosy Evropeiskoi chasti SSSR* [A handbook of lichens of the middle zone of the European part of the USSR]. Moscow-Leningrad. 256 p. (In Russ.).
- Golubkova N.S. 1983. *Analiz flory lishainikov Mongolii* [Analysis of lichen flora of Mongolia]. Leningrad. 281 p. (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2004. Pervyye svedeniya o likhenizirovannykh i kalitsioidnykh gribakh Belevskogo rayona Tulskoi oblasti [The first data about lichenized and calicioid fungi of the Belevsky district of the Tula region]. – *Belevskiy chteniya*. 4: 205–210 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2006. Lichen species new to the Mid-Russian uplands. – *Botanicheskii zhurnal*. 91 (7): 1110–1114 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V. 2011. Lichainiki lesostepnoi zony Tulskoi oblasti [Lichens of the forest-steppe part of the Tula region]. – *Problemy izucheniya i vosstanovleniya landshaftov lesostepnoi zony*. 2. Tula. P. 59–77 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2012. Contribution to the lichen flora of northern part of the Mid-Russian upland. – *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 25: 150–164 (In Russ.).
- Gudovicheva A.V., Notov A.A., Himelbrant D.E., Zhurbenko M.P. 2015. Species of lichens and allied fungi new to Kaluga and Tula regions. – *Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology*. 1: 156–179 (In Russ.).
- Handbook of the lichens of the USSR. 1. Pertusariaceae, Lecanoraceae and Parmeliaceae. 1971. Leningrad. 412 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of the USSR. 3. Caliciaceae – Gyalectaceae. 1975. Leningrad. 275 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of the USSR. 4. Verrucariaceae – Pilocarpaceae. 1977. Leningrad. 344 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of the USSR. 5. Cladoniaceae – Acarosporaceae. 1978. Leningrad. 305 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of Russia. 6. Alectoraceae, Parmeliaceae, Stereocaulaceae. 1996. Saint Petersburg. 203 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of Russia. 7. Lecideaceae, Micareaeae, Porpidiaceae. 1998. Saint Petersburg. 166 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of Russia. 8. Bacidiaceae – Trapeziaceae. 2003. Saint Petersburg. 277 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of Russia. 9. Fuscideaceae, Teloschistaceae. 2004. Saint Petersburg. 339 p. (In Russ.).
- Handbook of the lichens of Russia. 10. Agyriaceae – Tricholomataceae. 2008. Saint Petersburg. 515 p. (In Russ.).
- Hawksworth D.L., Lücking R. 2017. Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. – *Microbiol Spec-*

- trum. 5 (4): FUNK-0052-2016.  
<https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016>
- Himelbrant D.E., Kondakova G.V., Gracheva Yu.T. 2013. Contributions to the lichen flora of Yaroslavl region. — Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology. 30 (7): 107–111 (In Russ.).
- Horvat I., Glavac V., Ellenberg H. 1974. Vegetation Südos-teuropas. Stuttgart. 752 p.
- Hyde K.D., Norphanphoun C., Maharachchikumbura S.S.N., Bhat D.J., Jones E.B.G., Bundhun D., Chen Y.J., Bao D.F., Boonmee S., Calabon M.S., Chaiwan N., Chethana K.W.T., Dai D.Q., Dayarathne M.C., Devadatha B., Dissanayake A.J., Dissanayake L.S., Doi-lom M., Dong W., Fan X.L., Goonasekara I.D., Hong-sanan S., Huang S.K., Jayawardena R.S., Jeewon R., Karunarathna A., Konta S., Kumar V., Lin C.G., Liu J.K., Liu N.G., Luangsa-ard J., Lumyong S., Luo Z.L., Marasinghe D.S., McKenzie E.H.C., Niego A.G.T., Niranjana M., Perera R.H., Phukham-sakda C., Rathnayaka A.R., Samarakoon M.C., Samarakoon S.M.B.C., Sarma V.V., Senanayake I.C., Shang Q.J., Stadler M., Tibpromma S., Wanasinghe D.N., Wei D.P., Wijayawardene N.N., Xiao Y.P., Yang J., Zeng X.Y., Zhang S.N., Xiang M.M. 2020. Refined families of Sordariomycetes. — Mycosphere. 11 (1): 305–1059.  
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/7>
- Jäger E. 1968. Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. — Feddes Repert. 79: 157–335.  
<https://doi.org/10.1002/fedr.19680790302>
- Kistenich S., Halvorsen R., Schröder-Nielsen A., Thorbek L., Timdal E., Bendiksbjerg M. 2019. DNA Sequencing Historical Lichen Specimens. — Front. Ecol. Evol. 7: 5.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00005>
- Kuznetsova E.S., Skazina M.A. Contribution to the lichen studying of the Kostroma region. — Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 44: 200–209 (In Russ.).
- Ladyzhenskaya K. 1931. Ekologicheskii spisok lishainikov okrestn. g. Kologriva [Ecological list of lichens around Kologriva]. — Journal of Russian Botanical Society. 16 (5–6): 544–553 (In Russ.).
- Launis A., Malíček J., Svensson M., Tsurukau A., Sérusiaux E., Myllys L. 2019. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina*. — Mycologia. 111 (4): 574–592.  
<https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1603044>
- Leuschner C., Ellenberg H. 2017. Ecology of central European forests, vegetation ecology of Central Europe. Vol. 1. Cham. 971 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-43042-3>
- Lumbsch H.T., Huhndorf S.M. 2007. Outline of Ascomycota — 2007. — Myconet 13: 1–58.
- Ma L.-J., Fedorova N.D. 2010. A practical guide to fungal genome projects: strategy, technology, cost and completion. — Mycology. 1: 9–24.  
<https://doi.org/10.1080/21501201003680943>
- Malysheva N.V. 1986. Materialy k flore lishainikov Ivanovskoi oblasti [Materials for the flora of lichens of the Ivanovo Region]. — Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 23: 99–107 (In Russ.).
- Malysheva N.V. 1999. Lishainiki gorodov Ivanovskoi oblasti [Lichens of cities of the Ivanovo Region]. — Botanicheskii zhurnal. 84 (2): 59–67 (In Russ.).
- Matveiko A.P. 2015. Forest resources of the Republic of Belarus and its utilization. — Proceedings of BSTU. 2: 76–78 (In Russ.).
- Moisejevs R., Degtjarenko P., Motiejūnaitė J., Piterāns A., Stepanova D. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from Latvia, with a list of lichenicolous fungi reported from Latvia. — Lindbergia. 42: linbg.01119. <https://doi.org/10.25227/linbg.01119>
- Motiejūnaitė J. 2017. Supplemented checklist of lichens and allied fungi of Lithuania. — Bot. Lith. 23 (2): 89–106.  
<https://doi.org/10.1515/botlit-2017-0011>
- Motiejūnaitė J., Chesnokov S.V., Czarnota P., Gagari-na L.V., Frolov I., Himelbrant D., Konoreva L.A., Kubiak D., Kukwa M., Moisejevs R., Stepanchikova I., Suija A., Tagirdzhanova G., Thell A., Tsurukau A. 2016. Ninety-one species of lichens and allied fungi new to Latvia with a list of additional records from Kurzeme. — Herzogia. 29: 143–163.  
<https://doi.org/10.13158/hea.29.1.2016.143>
- Muchnik E.E. Lichen biota of Orel region (Central Russia): an annotated checklist. — Phytodiversity of Eastern Europe. 3: 6–28 (In Russ.).
- Muchnik E., Breuss O. 2015. New and noteworthy records of Verrucariaceae (lichenised Ascomycota) from Central European Russia. — Herzogia. 28 (2): 746–752.  
<https://doi.org/10.13158/hea.28.2.2015.746>
- Muchnik E.E., Konoreva L.A. 2012. Additions to the lichen flora of Ryazan region (Central Russia). — Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 46: 174–189 (In Russ.).
- Muchnik E.E., Konoreva L.A. 2017. New and noteworthy records of lichens and allied fungi from central European Russia. — Herzogia. 30 (2): 509–514.  
<https://doi.org/10.13158/hea.30.2.2017.509>
- Muchnik E., Sliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. — Herzogia. 26 (1): 117–121.
- Muchnik E.E., Tikhonova E.V. 2020. Additions to the lichen flora of the Smolensk Region. — Botanicheskii zhurnal. 105 (8): 94–102 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620080104>
- Muchnik E.E., Dobrysh A.A., Makarova I.I., Titov A.N. 2008. The preliminary list of lichens of the Yaroslavl region (Russia). — Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 41: 229–245 (In Russ.).
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chabanenko S.I., Taran A.A., Anishchenko L.N. 2017. Biota of lichens in Bryansk forest nature reserve. — Russian Journal of Forest Science. 5: 73–80 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050084>
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurukau A., Gerasimova J.V. 2019a. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. — Herzogia. 32 (1): 111–126.  
<https://doi.org/10.13158/hea.32.1.2019.111>
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Kazakova M.V., Sobolev N.A. 2019b. The lichen biota of the Meshchera national park (Vladimir region, Russia) and Meshchersky national park (Ryazan region, Russia). —

- Nature Conservation Research. 4 (1): 64–82 (In Russ.). <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.005>
- Notov A.A. 2010. National park “Zavidovo”: vascular plants, bryophyte, lichens. Moscow. 432 p. (In Russ.).
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Urbanavichus G.P. 2011. The list of lichens and allied fungi of Tver Region. Tver. 124 p. (In Russ.).
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S., Volkov V.P. 2016. Lichens of Central Forest State Natural Biosphere Reserve. Tver. 332 p. (In Russ.).
- Notov A.A., Himelbrant D.E., Stepanchikova I.S. 2019. New records of lichens and lichenicolous fungi from the Tver Region. – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 53 (1): 157–166. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.157>.
- Novakovskii A.B., Sabitov D.A. 2017. Instruksiya po ispol'zovaniyu nadstroiki ExStatR [Instructions for using the ExStatR add-in]. Syktyvkar. 23 p. (In Russ.).
- Oksner A.N. 1974. Handbook of the lichens of the USSR. 2. Morphology, systematic and geographical distribution. Leningrad. 281 p. (In Russ.).
- Pchelkin A.V., Pchelkina T.A. 2012. The first data on lichen biota of Nature Park “Skhodnya river valley in Kurkino” (Moscow). – *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 46: 190–196 (In Russ.).
- Pchelkin A.V., Pchelkina T.A. 2015. Likhenologicheskiye issledovaniya v muzeye-zapovednike “Kolomenskoye”. – In: *Current Mycology in Russia. Materials of the III International Mycological Forum*. 4. Moscow. P. 345–346 (In Russ.).
- Peshkova G.I., Tolpysheva T.Y. 1981. Materialy k likhenoflore Kaluzhskoy oblasti [Materials for lichen flora of the Kaluga region]. – *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2: 29–35 (In Russ.).
- Poelt J. 1973. Classification. – In: *The Lichens*. New York. P. 599–632. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-044950-7.50025-8>
- Schwarze K., Buchanan J., Fermont J.M., Dreau H., Tilley M.W., Taylor J.M., Antoniou P., Knight S.J.L., Camps C., Pentony M.M., Kvikstad E.M., Harris S., Popitsch N., Pagnamenta A.T., Schuh A., Taylor J.C., Wordsworth S. 2020. The complete costs of genome sequencing: a microcosting study in cancer and rare diseases from a single center in the United Kingdom. – *Genet. Med.* 22: 85–94. <https://doi.org/10.1038/s41436-019-0618-7>
- Shustov M.V. 2006. Lichens of the Privolzhsкая Upland. Moscow. 237 p. (In Russ.).
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. – *Biologiske Skrifter*. 5 (6): 1–34.
- Tebera A., Sevruck P.V., Minkevich S.I. 2015. Forestry and forest inventory at the Republic of Lithuania. – *Proceedings of BSTU*. 1: 46–49 (In Russ.).
- The lichen flora of Russia. Genus *Prototarmelia*, families Coenogoniaceae, Gyalectaceae and Umbilicariaceae. 2017. Moscow, St. Petersburg. 195 p. (In Russ.).
- Tomin M.P. 1918. Materialy k lishainikovoï flore Smolenskoi gubernii. – *Zapiski selskokhozaistvennogo instituta imeni Petra I v Voronezhe*. 2–3: 105–128 (In Russ.).
- Tomin M.P. 1928. Sistematičeskii spisok lishainikov, vstrechajushchikhsya v lesakh Srednei Rossii [Systematic list of lichens found in the forests of Central Russia]. – *Zapiski Voronezhskogo selskokhozaistvennogo instituta*. 9: 107–116 (In Russ.).
- Tomin M.P. 1956. *Opredelitel korkovykh lishainikov Evropeiskoi chasti SSSR* [Key to crustose lichens of the European part of the USSR]. Minsk. 534 p. (In Russ.).
- Tsurykau A. 2017. New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. III. With an updated checklist of lichenicolous fungi. – *Herzogia*. 30: 152–165. <https://doi.org/10.13158/heia.30.1.2017.152>
- Tsurykau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus. – *Opuscula Philolichenum*. 17: 374–479.
- Tsurykau A., Golubkov V., Bely P. 2018. The lichen genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in Belarus. – *Folia Cryptog. Estonica*. 55: 125–132. <https://doi.org/10.12697/fce.2018.55.13>
- Tsurykau A. 2019a. Lichens of Belarus: history and main results of the study. – *Proceedings of Francisk Skorina Gomel State University*. 3 (114): 92–101 (In Russ.).
- Tsurykau A. 2019b. Life forms of lichens in Belarus. – *Botanicheskii zhurnal*. 104 (8): 1167–1188 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S000681361908012X>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. – *Folia Cryptog. Estonica*. 56: 53–62. <https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.06>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2020. Contributions to the lichen flora of the Kologriv Forest Nature Reserve (Kostroma Region). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 54 (1): 127–138 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.127>
- Urbanavichus G.P. 2014. The influence of changes in the systematic classification on assessment of the lichen flora diversity. – In: *Lichenology in Russia: problems and perspectives. Programme and proceedings of the second international conference*. St. Petersburg. P. 211–215 (In Russ.).
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2020. Four lichen species new for Russia. – *Folia Cryptog. Estonica*. 57: 5–8. <https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.02>
- Voglmayr H., Fournier J., Jaklitsch W.M. 2019. Two new classes of Ascomycota: Xylobotryomycetes and Candelariomycetes. – *Persoonia*. 42: 36–49. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.02>
- Volosnova L.F. 2014. Flora Okskogo zapovednika (sosudistyie rasteniya, mkhi, griby, lishainiki) [Flora of the Oka Nature Reserve (vascular plants, mosses, fungi, lichens)]. – *Proceedings of the Oka State Nature Biosphere Reserve*. 30: 1–216 (In Russ.).
- Volosnova L.F. 2019. New data on rare species of vascular plants, mushrooms and lichens in the Oka Reserve and the Ryazan Region. – *Proceedings of the Oka State Nature Biosphere Reserve*. 38. 366–372 (In Russ.).
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Lumbsch H.T., Liu J.K., Maharachchikumbura S.S.N., Ekanayaka A.H., Tian Q., Phookamsak R. 2018. Outline of Ascomycota: 2017. – *Fungal Divers*. 88: 167–263. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0394-8>

- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Al-Ani L.K.T., Tedersoo L., Haelewaters D., Rajeshkumar K.C., Zhao R.L., Aptroot A., Leontyev D.V., Saxena R.K., Tokarev Y.S., Dai D.Q., Letcher P.M., Stephenson S.L., Ertz D., Lumbsch H.T., Kukwa M., Issi I.V., Madrid H., Phillips A.J.L., Selbmann L., Pfliegler W.P., Horváth E., Bensch K., Kirk P.M., Kolaříková K., Raja H.A., Radek R., Papp V., Dima B., Ma J., Malosso E., Takamatsu S., Rambold G., Gannibal P.B., Triebel D., Gautam A.K., Avasthi S., Suetrong S., Timdal E., Fryar S.C., Delgado G., Réblová M., Doilom M., Dolatabadi S., Pawłowska J., Humber R.A., Kodsueb R., Sánchez-Castro I., Goto B.T., Silva D.K.A., de Souza F.A., Oehl F., da Silva G.A., Silva I.R., Błaszczkowski J., Jobim K., Maia L.C., Barbosa F.R., Fiuza P.O., Divakar P.K., Shenoy B.D., Castañeda-Ruiz R.F., Somrithipol S., Lateef A.A., Karunarathna S.C., Tibpromma S., Mortimer P.E., Wanasinghe D.N., Phookamsak R., Xu J., Wang Y., Tian F., Alvarado P., Li D.W., Kušan I., Matočec N., Maharachchikumbura S.S.N., Papizadeh M., Heredia G., Wartchow F., Bakhshi M., Boehm E., Youssef N., Hustad V.P., Lawrey J.D., Santiago A.L.C.M.A., Bezerra J.D.P., Souza-Motta C.M., Firmino A.L., Tian Q., Houbraken J., Hongsanan S., Tanaka K., Disanayake A.J., Monteiro J.S., Grossart H.P., Suija A., Weerakoon G., Etayo J., Tsurykau A., Vázquez V., Mungai P., Damm U., Li Q.R., Zhang H., Boonmee S., Lu Y.Z., Becerra A.G., Kendrick B., Brearley F.Q., Motiejūnaitė J., Sharma B., Khare R., Gaikwad S., Wijesundara D.S.A., Tang L.Z., He M.Q., Flakus A., Rodriguez-Flakus P., Zhurbenko M.P., McKenzie E.H.C., Stadler M., Bhat D.J., Liu J.K., Raza M., Jeewon R., Nassonova E.S., Prieto M., Jayalal R.G.U., Erdoğan M., Yurkov A., Schnittler M., Shchepin O.N., Novozhilov Y.K., Silva-Filho A.G.S., Liu P., Cavender J.C., Kang Y., Mohammad S., Zhang L.F., Xu R.F., Li Y.M., Dayarathne M.C., Ekanayaka A.H., Wen T.C., Deng C.Y., Pereira O.L., Navathe S., Hawksworth D.L., Fan X.L., Dissanayake L.S., Kuhnert E., Grossart H.P., Thines M. 2020. Outline of Fungi and fungus-like taxa. — *Mycosphere*. 11 (1): 1060–1456. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>
- Zahlbruckner A. 1907. Lichenes. Spezieller Teil. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Leipzig. P. 49–240.
- Zahlbruckner A. 1921–1940. *Catalogus Lichenum Universalis*, 1–10. Leipzig.
- Zhdanov I.S. 2007. K flore lishainikov natsionalnogo parke “Smolenskoye Poozerye” [To the lichen flora of the Smolenskoye Poozerie National Park]. — In: Istoriko-kulturnoye nasledie i prirodnoye raznoobraziye: opyt deyatelnosti okhranyayemykh territorii. Abstr. of jubilee sci. conf. Smolensk. P. 59–62 (In Russ.).
- Zhdanov I.S. 2012. Lichenologicheskkiye issledovaniya vo Vladimirskoi oblasti [Lichenological research in the Vladimir region]. — In: Sovremennaya mikologiya v Rossii. 3. Abstracts of the third congress of mycologists of Russia. Moscow. P. 258–259 (In Russ.).
- Zhdanov I.S. 2014. New and rare lichen species from various regions of Russia. — *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 119 (6): 76–78 (In Russ.).
- Zhdanov I.S., Volosnova L.F. Contributions to the lichen flora of Meshchyora lowland (within Vladimir and Ryazan regions). — *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 46: 145–160 (In Russ.).
- Zhurbenko M.P. 2007. Lichenicolous fungi of Russia: history and first synthesis of exploration. — *Mikologiya i fitopatologiya*. 41 (6): 481–486 (In Russ.).

## ДИНАМИКА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ НА ПЕСЧАНЫХ КАРЬЕРАХ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. А. О. Горбунова<sup>1,2,\*</sup>, О. И. Сумина<sup>1,\*\*</sup>

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

<sup>2</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии  
шоссе Подбельского, 3, Пушкин, Санкт-Петербург, 196608, Россия

\*e-mail: st057575@student.spbu.ru

\*\*e-mail: o.sumina@spbu.ru

Поступила в редакцию 11.05.2020 г.

После доработки 15.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Изучены изменения в микоризообразовании у 5 видов трав (*Agrostis capillaris*, *Artemisia vulgaris*, *Chaetochloa angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Tussilago farfara*), обычных в сообществах последовательных стадий восстановительной сукцессии. На двух разновозрастных песчаных карьерах Ленинградской области (Всеволожский район) описаны растительные сообщества четырех стадий сукцессии: пионерной, злаковой, кустарниковой и лесной. Впервые проведено сравнение ценотической роли и виталитета изученных видов с параметрами (встречаемостью и интенсивностью) микоризации их корней. В корнях всех видов имеется арбускулярная микориза в форме несептированного мицелия, арбускул и везикул. У каждого вида ее параметры наиболее сильно варьируют в пионерных сообществах. При переходе к злаковой стадии наблюдается слабо выраженная тенденция роста интенсивности микоризации, одновременно увеличивается проективное покрытие видов и, в некоторых случаях, виталитет. В то же время, высокая степень микоризации не всегда обеспечивает высокие виталитет и ценотическую роль вида. На лесной стадии сукцессии параметры микоризации снижаются у всех пяти видов. Вероятно, на песчаных карьерах, особенно на пионерной стадии сукцессии, наиболее сильное влияние на жизнеспособность и ценотическую роль травянистых растений оказывают богатство субстрата и другие абиотические факторы.

**Ключевые слова:** восстановительная сукцессия, арбускулярная микориза, динамика растительности, нарушенные местообитания, виталитет, симбиоз

**DOI:** 10.31857/S0006813621010051

Более 90% семейств сосудистых растений формируют арбускулярную микоризу (АМ) с грибами подотдела *Glomeromycotina* отдела *Mycorrhizota* (Spatafora et al., 2016). Роль АМ в фитоценозе огромна, она может влиять как на рост и конкурентоспособность отдельных особей растений, так и на биоразнообразие и продуктивность всего растительного сообщества. Растения-микоризообразователи доминируют почти во всех экосистемах, за исключением некоторых сообществ ранних стадий первичных сукцессий, интенсивно возделываемых пахотных земель, сильно засоленных почв и почв с чрезвычайно низким содержанием фосфора, а также экстремально холодных областей (Örik et al., 2006; Lambers et al., 2008).

Интерес к изучению микоризных связей растений в сообществах восстановительных сукцес-

сий объясняется тем, что микоризные взаимодействия обуславливают способность растений к конкуренции и преодолению неблагоприятных эдафических условий (van der Heijden et al., 1998; Lambers et al., 2008). Таким образом, наличие микоризы может быть важным фактором, способствующим успешному освоению растениями свободных минеральных субстратов.

Микоризные симбионты могут существенно улучшить жизнеспособность растений-первопоселенцев, так как грибы поглощают питательные вещества даже из твердых неорганических частиц очень бедных почв. Наличие микоризы является важным фактором адаптации растений в условиях недостатка азота, фосфора и других элементов минерального питания, неблагоприятных водного и воздушного режимов, обедненности субстрата органическими формами углерода (Aikio, 2000;

Lukina, Ryazanova, 2012). Однако в пионерных сообществах часто доминируют виды, не образующие микоризного симбиоза: однолетники-эксплеренты из семейств Chenopodiaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae и Polygonaceae (Smith, Read, 2008). Показано, что пионерные виды растений по-разному восприимчивы к микоризному воздействию (Daft, Nicolson, 1974; Rydlová, Vosátka, 2001; Püschel et al., 2007). Низкое обилие растений, образующих микоризу на инициальной стадии сукцессии, отчасти связано с тем, что колонизация грибами проростков растений затруднена из-за отсутствия развитой мицелиальной сети, для поддержания функционирования которой необходимо наличие достаточно плотного и постоянного растительного покрова (van der Heijden et al., 2015). В пионерных сообществах растения сравнительно слабо взаимодействуют между собой, их надземные части не соприкасаются (конкуренция за свет отсутствует), хотя подземные органы могут перекрываться (но конкуренция за минеральное питание еще недостаточно интенсивна). Ф. Ривз с соавторами (Reeves et al., 1979) выдвигали гипотезу, что пионерные немикотрофные растения слабо конкурентоспособны и быстро замещаются видами, ассоциированными с грибами, как только инокулом микоризных грибов попадает на зарастающий участок.

В зарастании антропогенно-нарушенных территорий, как и на начальных стадиях некоторых естественных сукцессий, активно участвуют немикоризные виды растений, а доля облигатных микотрофов оказывается пониженной (Veselkin, Betekhtina, 2011), но с течением сукцессии ситуация обычно меняется на противоположную (Allen, 1988; Gemma, Koske, 1990; Cázares et al., 2005). Конкурентные взаимоотношения между растениями с развитием фитоценоза усиливаются, первыми из него выпадают немикотрофные виды-эксплеренты и факультативные микотрофы, которые можно считать низко специализированными видами. На более поздних этапах сукцессии условия стабилизируются, что выражается в близком соотношении видов разного микоризного статуса. В работах Д.В. Веселкина с соавторами (Veselkin, Betekhtina, 2011; Veselkin, 2012a, b; Veselkin et al., 2015) было показано, что по мере приближения сукцессионных сообществ по составу и структуре к зональным, в них возрастает участие облигатно микоризных видов и, соответственно, снижается доли факультативно микоризных и немикоризных видов. Такие данные подводят к выводу о том, что АМ грибы, вероятно, способствуют ходу сукцессии, но до сих пор прямых доказательств такой их роли в природных экосистемах очень мало (Smith, Read, 2008).

АМ-симбионты потенциально могут влиять на распределение ресурсов в растении-хозяине, что в свою очередь отражается на развитии надзем-

ных частей растений (и на их взаимодействии с другими видами сообщества). При положительном влиянии АМ на надземную биомассу растений (Wolfe et al., 2005) особи лучше развиваются, имеют более высокий виталитет и могут с большей вероятностью стать доминантами или содоминантами в сообществах.

Целью нашей работы было выяснение роли арбускулярной микоризы как фактора, способного улучшить жизнеспособность и ценотический статус видов в растительных сообществах разных стадий восстановительной сукцессии.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проведен в первой половине июля 2018 и 2019 гг. на двух разновозрастных песчаных карьерах, расположенных во Всеволожском районе Ленинградской области. Карьер Калелово приостановил свою работу в декабре 2018 г. А.О. Горбуновой были описаны пионерные растительные сообщества (пионерная стадия), сообщества с преобладанием злаков (злаковая стадия) и сообщества с подростом деревьев и кустарников (кустарниковая стадия). Все они были приурочены к донным участкам карьера с умеренным увлажнением. Формирование растительности шло по типу первичной сукцессии.

Песчаный карьер Кузьмоллово закончил работу в 2013 г. На нем описаны сообщества злаковой и более поздних стадий сукцессии, включая лесную стадию. Сообщества последней встречались в периферической части карьера, где мелколесные заросли *Alnus incana*<sup>1</sup> формировались на вскрыше, содержащей перемещенную почву и зачатки растений, так что сукцессия на этих участках шла по типу вторичной.

В сообществах разных стадий восстановительной сукцессии, на участках с относительно однородным растительным покровом были заложены пробные площади 5 × 5 м (Sumina, 2013). Все они размещались на ровных поверхностях (Калелово) или уклонах крутизной не более 25° (Кузьмоллово). Всего было описано 17 площадей: 7 — для пионерной стадии, 4 — для злаковой, 4 — для кустарниковой и 2 — для лесной, сообщества которой встречаются редко. Сообщества пионерной стадии были слабо сомкнуты, общее проективное покрытие (ОПП) не превышало 20%. На злаковой стадии в сообществах, преимущественно образованных травами, господствовали злаки. На кустарниковой — верхний ярус сообществ был образован кустарниками и подростом деревьев. Заключительная —

<sup>1</sup> Авторы видов указаны в таблице 1. Названия видов сосу-  
дистых растений приведены по базе International Plant  
Names Index (IPNI); мхов — по “The Plant List”  
(<http://www.theplantlist.org>).

**Таблица 1.** Основные характеристики сообществ разных стадий сукцессии (фрагмент сводной таблицы описаний пробных площадок)  
**Table 1.** The main characteristics of plant communities of different stages of succession (part of the table with relevés of the studied plots)

Название карьера/Quarry name	Калелово Kalelovo			Ку Ku	Кузьмолово Kuzmolovo			Ка Ka	Кузьмолово Kuzmolovo	Лс Ls								
	Пс	Пс	Пс		Пс	Пс	Пс				Кс	Кс						
Стадия сукцессии/Stage of succession	Пс	Пс	Пс	Пс	Зс	Зс	Зс	Кс	Кс	Лс								
Номер площадки/Plot number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Общее проективное покрытие, % Total cover, %	1	4	5	7	15	17	7	40	60	60	85	80	60	85	70	80	95	
Сомкнутость крон древесного яруса, % Density of tree stand canopy, %	-	<1	<1	-	-	<1	3	<1	4	4	1	10	40	60	45	80	25	
ПП травяного яруса, % Coverage of grass layer, %	1	4	1	7	13	17	2	30	37	51	80	2	3	17	27	70	87	
ПП мохового яруса, % Coverage of moss layer, %	-	-	4	<1	5	<1	2	10	20	20	45	75	23	35	2	15	45	
Число видов трав Number of herbaceous species	10	6	9	11	9	20	20	12	17	24	32	15	6	15	32	23	26	
Число видов древесных Number of tree species	0	2	1	0	0	1	7	2	5	3	2	6	7	8	2	7	3	
Число видов мхов Number of moss species	0	0	3	1	3	2	2	1	1	3	4	2	6	3	4	3	2	
Общее число видов Total number of species	10	8	13	12	12	23	29	15	23	30	38	23	19	26	38	33	31	
<b>Травы, в том числе: Herbs and grasses, including: модельные виды/model species</b>																		
<i>Tussilago farfara</i> L.	++	++	++	3	3	3	++	++	++		+1		++	2	+1			
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	++	3	++	++	4	4	+1	++	1	5	3	++	+1	3	++	1		
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.			+1		2	1	++	3	3	++	20	++	+1	8	5	45		
<i>Agrostis capillaris</i> L.			++	++	7	5	++	23	20	4	25	++	+1	6	13	++	++	
<i>Artemisia vulgaris</i> L.					3	3	++	+1	5	1	++			+1	++	+1	3	
<b>виды с максимальным ПП в описании: species with the highest percentage cover in relevé:</b>																		
<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	++	++	++	2	++	++			+1								+1	++
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth				3	25	++			3	25	++	++			2			
<i>Chenopodium album</i> L.				3							++							
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.							+1				1							++

Таблица 1. Окончание

Название карьера/Quarry name	Калелово Kalelovo			Ку Ku	Калелово Kalelovo			Кузьмолотово Kuzmolovo			Ка Ka	Кузьмолотово Kuzmolovo		
	Пс	Пс	Пс		Пс	Пс	Пс	Зс	Зс	Зс			Кс	Кс
<i>Stellaria holostea</i> L.				Пс								Лс	Лс	40
<b>Деревья и кустарники:</b> <b>Trees and shrubs:</b>														
<i>Betula pendula</i> Roth/ <i>Betula pubescens</i> Ehrh.				1	++	++	++	++	3					
<i>Pinus sylvestris</i> L.				++										
<i>Salix caprea</i> L.				+										
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.														4
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench														3
<i>Populus tremula</i> L.				1										80
<i>Rubus idaeus</i> L.				+										23
<i>Sorbus aucuparia</i> L.														4
<i>Sambucus racemosa</i> L.														3
<b>Мхи:/Mosses:</b>														4
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.					++	++	++	++	10	20				1
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.				4										1
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.														
<i>Bryum lonchocaulon</i> Müll. Hal.														
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.														
<i>Oxurhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske														
<i>Sciuro-hyrrnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov et Huttunen														
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.														35
<i>Rhyidiastrum squarrosum</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova														10

**Примечание.** стадии сукцессии: Пс – пионерная, Зс – злаковая, Кс – кустарниковая, Лс – лесная. Название карьера:

Ку – Кузьмолотово, Ка – Калелово.

**Note.** Succession stages: Пс – pioneer, Зс – grassy, Кс – shrubby, Лс – forest. Quarry Names: Ку – Kuzmolovo, Ка – Kalelovo.

лесная стадия – была представлена молодняками лесного типа растительности.

В ходе геоботанического описания отмечали физиономические и другие характеристики сообщества: аспект, максимальную и господствующую высоту растений каждого яруса, характер размещения растений по площади, ОПП растительности (в процентах), проективное покрытие (ПП) по группам (травы, кустарники, деревья, мхи и лишайники), видовой состав и покрытие каждого вида. При ПП вида менее 1% использовали модифицированные (Barkman, 1991) оценки шкалы обилия-покрытия Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1978): “+r” – 1–2 особи на пробную площадь, “++” – несколько особей, “+1” – до 100 особей, занимающих менее 1% площади.

На большинстве пробных площадей (5 – пионерной стадии, 3 – злаковой, 3 – кустарниковой и 2 – лесной) и на участке незадернованного голого грунта делали почвенные прикопки и отбирали пробы с глубин 5 и 20 см, подстилку или опад (при наличии). Почвенные образцы высушивали и в камеральный период определяли кислотность (рН в солевом растворе KCl, GOST 26483-85, 1985), содержание органического вещества (GOST 26213-91, 1993), общего азота (GOST 26107-84, 1984) и доступного фосфора (GOST P 54650-2011, 2013).

Пять видов травянистых растений (*Agrostis capillaris*, *Artemisia vulgaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Tussilago farfara*), согласно литературным данным (Wang, Qiu, 2006; Akhmetzhanova et al., 2012) образующих АМ, были избраны в качестве модельных. Они присутствовали в сообществах практически всех стадий сукцессии и встречались на пробных площадях в числе более 5 особей. По каждому модельному виду все данные собирали в 10 сообществах, где он был наиболее обилен.

Оценка ценотического статуса модельных видов дана по шкале господства (Ipatov, Mirin, 2008) на основании их относительного покрытия. Относительное покрытие (ОП) вида выражается в процентах от общего проективного покрытия яруса. Шкала включает следующие классы: вид присутствует (ОП < 1%), является редким (ОП = 1–5%) или “наполнителем” (ОП = 5%–1/3), согосподствует (ОП = 1/3–2/3), господствует (ОП = 2/3 и более), где 1/3 и 2/3 – доля от общего проективного покрытия травяного яруса.

Для определения жизненности (виталитета)<sup>2</sup> использовали шкалу Ж. Браун-Бланке и И. Павийяра, дополненную А.А. Гроссгеймом (Westhoff,

<sup>2</sup> Жизненность и виталитет считаем синонимами, как это дано в Словаре понятий и терминов современной фитоценологии (Mirkin et al., 1989).

van der Maarel, 1978), включающую следующие балльные оценки: 1 – прорастание, отсутствие у особи развития вегетативных органов; 2 – особи ослаблены, недостаточно вегетативно развиты и не проходят полностью весь жизненный цикл; 3 – особи хорошо вегетативно развиты, но не проходят весь жизненный цикл; 4 – вегетативное развитие хорошее, цветение и плодоношение обильное; 5 – пышное развитие и повышенные плодоношение и цветение.

Для оценки степени микоризации растений собирали особи модельных видов: объем выборки для каждого из них составлял не менее 5 особей с пробной площади. Для каждой особи отмечали высоту, балл виталитета и дополнительные сведения (например, присутствие фитофагов). При сборе материала предпочтение отдавали особям, соответствующим состоянию большинства растений данного вида в сообществе, как правило, это были экземпляры (у корневищных видов – парциальные побеги), находящиеся в стадии цветения/плодоношения. При отсутствии таковых (например, у *Tussilago farfara*, цветущей ранней весной) собирали хорошо развитые вегетирующие парциальные побеги.

У собранных растений в свежем состоянии отделяли корни и помещали в крафт-пакеты на просушку. После высушивания отбирали тонкие неодревесневшие корни на анализ.

При подготовке микропрепаратов микоризованных корней пользовались методикой мацерации и окрашивания корней растений в трипановом синем (Phillips, Hayman, 1970). Мацерация проводилась в 10% КОН на водяной бане в течение 1 часа. Для окрашивания применяли смесь из 10% раствора молочной кислоты, глицерина, дистиллированной воды и красителя “трипановый синий” в соотношениях 62 мл: 62 мл: 875 мл: 0.3 г – соответственно.

Для расчета показателей микоризации использовали метод световой микроскопии, предложенный А. Trouvelot (Trouvelot et al., 1986). У 5 особей каждого вида брали усредненную выборку из фрагментов корней длиной около 1 см. От 50 до 80 таких фрагментов плотно укладывали на покрытое глицерином предметное стекло и накрывали другим предметным стеклом. Так подготавливали 3 предметных стекла. На каждом предметном стекле исследовали 100 полей зрения, визуально определяя процент корня (как объем, спроецированный на площадь), занятый структурами АМ грибов. Баллы присваивали трем классам степени обилия структур АМ:

1) класс степени микоризации (от 1 до 5 баллов): 1 – 0–1% микоризы в корне, 2 – 2–10%, 3 – 11–50%, 4 – 51–90%, 5 – 91–100%;

2) класс степени обилия арбускул (от 1 до 3 баллов): 1 – 1–20% арбускул в микоризованной ча-

сти корня (обычно 1–4 арбускулы), 2 – 21–80%, 3 – 81–100%;

3) класс степени обилия везикул (от 1 до 3 баллов): 1 – 1–20% везикул в микоризованной части корня (обычно 1–4 везикулы), 2 – 21–80%, 3 – 81–100%.

Балльные оценки заносили в компьютерную программу вычисления индексов микоризации корней растений на базе Microsoft Excel (Vorobiev et al., 2016) и по формулам, приведенным в литературе (Trouvelot et al., 1986; Mycorrhiza Manual, 2001; Yurkov et al., 2010; Yurkov, Semenov, 2019), делали расчет следующих параметров микоризации:

встречаемость микоризной инфекции в исследуемых фрагментах корней (F, %);

интенсивность микоризной инфекции во всех исследованных фрагментах корней (M, %);

интенсивность микоризной инфекции в микоризованных фрагментах корней (m, %);

обилие арбускул во всех исследованных фрагментах корней (A, %);

обилие везикул во всех исследованных фрагментах корней (V, %).

Статистический анализ проведен в программе Microsoft Excel 2016 с помощью пакета Real Statistics. Проведен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), различия в параметрах микоризации на разных стадиях сукцессии сравнивали, используя критерий достоверно значимой разности Тьюки ( $P < 0.05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Стадии восстановительной сукцессии

**Пионерная стадия.** Сообщества начала сукцессии разнообразны, поэтому описаны на большем числе пробных площадей (далее – площадки), которые располагались преимущественно на карьере Калелово, где сделано 6 описаний (табл. 1, № 1–6) на участках с сомкнутостью растительности от 1 до 17%. На 4 площадках ОПП не превышало 7%, общее число видов – 8–13. Первыми на песчаном субстрате карьера поселяются растения, как правило, не образующие микоризный симбиоз (*Galeopsis tetrahit*, *Chenopodium album*, *Persicaria scabra* (Moench) Moldenke и др.). В слабосомкнутых пионерных сообществах наибольшее ПП (никогда не превышавшее 3%) имели травы: два однолетника *Chenopodium album* и *Galeopsis tetrahit* или один из трех видов – *Alopecurus aequalis* Sobol., *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*. В последнем случае в сообществе с покрытием 4% встречался мох *Ceratodon purpureus*.

На двух площадках, где ОПП было выше (15–17%), общее число видов различалось почти вдвое: 12 и 23. В обоих сообществах максимальное

ПП было у *Agrostis capillaris* (5–7%), с покрытием более 1% встречались *Tussilago farfara* (3%) и *Deschampsia cespitosa* (1–2%). Кроме них в сообществе с большим числом видов значимое ПП имели *Chamaenerion angustifolium* (4%) и *Artemisia vulgaris* (3%).

На карьере Кузьмолово описана одна площадка (табл. 1, № 7) со слабосомкнутой растительностью (ОПП 7%) и общим числом видов – 29, причем ПП каждого вида не превышало 1%. Наиболее обильны были: *Betula pubescens* (1%), *Alnus incana* (1%), *Salix caprea* (+1), *Chamaenerion angustifolium* (+1), *Luzula multiflora* (+1), а также мхи *Ceratodon purpureus* (1%) и *Polytrichum commune* (1%).

В целом для пионерных сообществ характерно участие трав, растущих на значительном удалении друг от друга и не образующих единого яруса. Высота их варьирует от 2 до 90 см. Немногие виды древесных представлены отдельными всходами и редким подростом, его господствующая высота у большинства деревьев составляла 15 см, у подростка березы – 30 см. Напочвенный ярус не выражен, так как покрытие мхов нигде не превышало 5%.

Грунты на глубинах 5 и 20 см характеризуются кислой реакцией: pH солевой (pH<sub>KCl</sub>) 4.48–4.86 и 4.27–5.26, соответственно (табл. 2); низким уровнем содержания общего углерода, азота и отчасти – фосфора (сравнительно большее количество последнего отмечено на площадке № 7 в Кузьмолово).

В пионерных сообществах встречаются все модельные виды: *Tussilago farfara* (отмечен на 6 площадках из 7 с ПП от +г до 3%), *Chamaenerion angustifolium* (на 5 площадках, ПП ++ – 4%), *Agrostis capillaris* (на 5 площадках, ПП ++ – 7%), *Deschampsia cespitosa* (на 4 площадках, ПП ++ – 2%), *Artemisia vulgaris* (на 2 площадках, ПП ++ – 3%).

**Злаковая стадия.** Сообщества второй стадии сукцессии описаны на 4 площадках в карьерах Калелово (табл. 1, № 8–9) и Кузьмолово (табл. 1, № 10–11). В Калелово ОПП растительности составляло 40 и 60%, общее число видов – 15 и 23. В сообществах доминировал *Agrostis capillaris* (20–23%), в напочвенном покрове – *Pogonatum urnigerum* (10–20%). ПП прочих видов не превышало 5%. В Кузьмолово на площадках сомкнутость растительности и общее число видов были больше: 60 и 85%; 30 и 38, соответственно. В одном сообществе доминировали *Calamagrostis epigeios* (25%) и мхи *Ceratodon purpureus* (15%) и *Polytrichum commune* (10%). В другом – *Agrostis capillaris* (25%), *Deschampsia cespitosa* (20%) и мхи *Oxyrrhynchium hians* (25%) и *Ceratodon purpureus* (10%).

В сообществах данной стадии преобладают злаки. Увеличиваются господствующая высота растений (до 30–50 см) и покрытие мхов; травя-

**Таблица 2.** Агрохимические характеристики грунтов пробных площадок  
**Table 2.** Agrochemical characteristics of grounds on studied plots

Название карьера Name of quarry	Стадия сукцессии Stage of succession	№ площадки Plot number	pH <sub>KCl</sub>		Р подвижный в P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , мг/100 г Mobile P in P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> , mg/100 g		С общий, % Total C, %		N общий, % Total N, %	
			5 см/5 см	20 см/20 см	5 см/5 см	20 см/20 см	5 см/5 см	20 см/20 см	5 см/5 см	20 см/20 см
Калелово Kalelovo	Голый грунт Bare ground	0	4.37	4.04	7.5	6.3	0.065	0.076	0.020	0.024
	Пс	1	4.67	4.88	4.0	4.5	0.153	0.117	0.029	0.027
	Пс	3	4.73	5.26	6.1	3.7	0.071	0.078	0.025	0.030
	Пс	4	4.86	5.21	4.5	4.6	0.086	0.030	0.028	0.029
	Пс	6	4.51	4.27	4.4	10.5	0.064	0.078	0.026	0.029
	Пс	7	4.48	4.57	21.5	19.7	0.170	0.100	0.051	0.048
Кузьмолово Kuzmolovo	Зс	8	4.11	4.65	9.4	5.7	0.203	0.170	0.030	0.026
	Зс	10	4.31	4.31	15.1	14.0	0.320	0.750	0.063	0.100
	Зс	11	4.17	4.24	24.5	51.7	1.570	1.230	0.156	0.146
Кузьмолово Kuzmolovo	Кс	12	4.34	4.80	15.8	19.6	0.160	0.100	0.049	0.024
	Кс	13*	2.83	2.55	13.0	42.2	0.370	0.360	0.065	0.063
	Кс	14**	3.70	3.77	8.0	9.5	0.260	0.180	0.065	0.056
	Лс	16	3.61	3.70	7.9	6.1	1.270	0.770	0.147	0.104
Лс	17	3.95	3.84	6.5	6.4	1.460	1.850	0.192	0.207	

**Примечание.** \* Подстилка: рН = 3.31, Р = 9.5 мг/100 г, С = 3.420%, N = 0.249%.

\*\* Подстилка: рН = 4.95, Р = 9.0 мг/100 г, С = 11.720%, N = 0.852%.

Остальные обозначения как в таблице 1.

**Note.** \* Litter: рН = 3.31, Р = 9.5 мг/100 г, С = 3.420%, N = 0.249%.

\*\* Litter: рН = 4.95, Р = 9.0 мг/100 г, С = 11.720%, N = 0.852%.

For the other designations see Table 1.

ной и моховой ярусы частично перекрываются. На карьере Калелово травяной ярус сообществ еще фрагментарен, подъярусы не выражены, тогда как в Кузьмолово выделяются 3 подъяруса: высотой от 56 до 110 см (*Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis capillaris*); от 31 до 55 см (*Artemisia vulgaris*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lathyrus pratensis* L.), от 2 до 30 см (*Achillea millefolium* L., *Equisetum arvense* L., *Tussilago farfara*). Древесно-кустарниковый подрост единичен.

Грунты на глубинах 5 и 20 см кислые:  $pH_{KCl}$  4.11–4.31 и 4.24–4.65, соответственно (табл. 2). Содержание общего углерода, азота и фосфора заметно выше в карьере Кузьмолово, для Калелово эти показатели мало отличаются от показателей пионерной стадии.

На злаковой стадии присутствуют все модельные виды. На всех площадках встречались *Agrostis capillaris* (ПП 4–25%), *Deschampsia cespitosa* (+г–20%), *Chamaenerion angustifolium* (++)–5%) и *Artemisia vulgaris* (++)–5%). На 3 площадках из 4 отмечен *Tussilago farfara* (++)–+1).

**Кустарниковая стадия.** Сообщества этой стадии описаны на 4 площадках (табл. 1, № 12–15), из которых 3 расположены на карьере Кузьмолово, и 1 – в Калелово. Во всех сообществах ОПП варьирует от 60 до 85%, общее число видов – от 19 до 38. В Кузьмолово верхний ярус состоит из подраста деревьев: *Alnus incana* (+1–25%), *Betula pendula* (2–17%), *Populus tremula* (5–15%), *Pinus sylvestris* (+1–5%), а также кустарников *Salix myrsinifolia* (2–15%) и *S. caprea* (+1–7%). Травяной ярус сообществ представлен слабо (ПП 2–17%), но значительно развит моховой покров (23–75%), в котором господствует *Ceratodon purpureus* (17–70%). Сообщество в Калелово отличается доминированием *Alnus incana* (45%), отсутствием других древесных пород, большим покрытием трав (27%), из которых преобладает *Agrostis capillaris*, и слабым развитием мохового покрова (2%).

В сообществах этой стадии верхний ярус образован подростом деревьев и немногих кустарников и имеет неодинаковую высоту на разных площадках. На двух из них он формирует полог со средней высотой 50 см (максимальная высота осины – 115 см, ольхи – 145 см). На других площадках средняя высота верхнего яруса 110 см (максимальная высота осины 350 см на одной площадке и 520 см – на второй). Верхний ярус во всех сообществах более сомкнут (10–60%), чем фрагментарный ярус трав (2–27%), высота которого варьирует от 2 до 120 см.

Грунты на глубинах 5 и 20 см – от сильно- до среднекислых:  $pH_{KCl}$  2.83–4.34 и 2.55–4.80, соответственно (табл. 2); содержание общего углерода и азота снижается по сравнению со злаковой стадией, так как эти элементы концентрируются в

основном в подстилке. Содержание общего фосфора на разных площадках сильно варьирует – примерно так же, как на злаковой стадии.

На всех площадках кустарниковой стадии встречались 3 модельных вида: *Agrostis capillaris* (++)–13%), *Deschampsia cespitosa* (++)–8%), *Chamaenerion angustifolium* (++)–3%). *Tussilago farfara* отмечена на трех площадках (++)–2%), *Artemisia vulgaris* – на двух (++)–+1).

**Лесная стадия.** Сообщества этой стадии встречаются редко, поэтому описаны на двух площадках (табл. 1, № 16–17), расположенных в краевой части карьера Кузьмолово. Здесь растительность формировалась на вскрыше, включавшей остатки старой дернины и почв, т.е. восстановление шло по типу вторичной сукцессии. Площадка № 16 располагается в ольшанике щучковом: сомкнутость крон 0.8, ПП травяного яруса – 70%, мохового – 15%; общее число видов – 33. В верхнем ярусе господствует *Alnus incana* (80%), в травяном – *Deschampsia cespitosa* (45%). Площадка № 17 описана на поляне среди более старых деревьев ольшаника звездчаткового: сомкнутость крон 0.3, ПП травяного яруса – 87%, мохового – 45%; общее число видов – 31. В травяном ярусе (господствующая высота 30–60 см) доминирует *Stellaria holostea* (40%), в моховом – *Oxyrrhynchium hians* (35%).

В ольшанике щучковом верхний ярус образуют молодые деревья *Alnus incana* высотой 10–15 м; в подлеске (высотой 50–210 см) встречаются *Salix caprea*, *S. myrsinifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa* и *Padus avium* Mill. На поляне в ольшанике звездчатковом верхний ярус образуют корневые отпрыски *Alnus incana* высотой 100–210 см. Травяной ярус обоих сообществ включает до 3 подъярусов: от 61 до 130 см (*Artemisia vulgaris*, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Geum urbanum* L.), от 31 до 60 см (*Deschampsia cespitosa*, *Equisetum sylvaticum* L., *Hieracium umbellatum* L.), от 2 до 30 см (*Veronica chamaedrys* L., *Stellaria holostea*, *S. media* (L.) Vill).

Сильнокислые почвы на глубинах 5 и 20 см имеют  $pH_{KCl}$  3.61–3.95 и 3.70–3.84, соответственно (табл. 2), и заметно отличаются от почв кустарниковой стадии по содержанию общего углерода и азота, которое увеличивается в 2 и более раз. Содержание подвижного фосфора снижается практически до значений, наблюдаемых на пионерной стадии.

Из модельных растений на лесной стадии встречаются только 4: в обоих сообществах – *Agrostis capillaris* (++) и *Artemisia vulgaris* (+1–3%). *Deschampsia cespitosa* (45%) доминирует в одном из сообществ, вместе с ней участвует и *Chamaenerion angustifolium* (1%).

Таким образом, от стадии к стадии в сообществах увеличивается сомкнутость покрова, растет

число видов, усложняется вертикальная структура за счет развития верхних ярусов из подроста древесно-кустарниковых пород, а также формирования наземного мохового покрова. Если для сообществ пионерной стадии характерно значительное участие рудеральных и немикотрофных растений, то на злаковой стадии наблюдается снижение их ценотической роли и замещение сначала факультативно-микотрофными злаками, а затем — на кустарниковой стадии — древесными растениями, для которых характерны актинориза и эктомикориза. На лесной стадии развивается сомкнутый травостой из видов, обычных для лесных сообществ, а пионерные виды присутствуют лишь спорадически. Параллельно с развитием растительности почвы становятся более кислыми, увеличивается содержание в них общего углерода и азота. Особенно это заметно при сравнении с голым субстратом, полностью лишенным растительности (табл. 2).

#### Модельные виды на разных стадиях сукцессии

Если оценить общую встречаемость модельных видов на всех пробных площадях, они сформируют следующий ряд: *Agrostis capillaris* (88%), *Chamaenerion angustifolium* (82%), *Deschampsia cespitosa* (76%), *Tussilago farfara* (71%), *Artemisia vulgaris* (59%). Более точное представление об участии каждого из модельных видов в сообществах разных стадий дает таблица 1.

*Tussilago farfara* и *Chamaenerion angustifolium*, обычно первыми заселяющие свободный субстрат, встречаются и на следующих этапах сукцессии, но не достигают заметного обилия (их ПП не превосходит 5%). На лесной стадии *T. farfara* выпадает из состава сообществ.

*Tussilago farfara* обычно растет на эрозионных и антропогенно нарушенных участках (берега водоемов, склоны оврагов, оползни, свалки, пустыри и т.п.). Ценотическая роль этого вида в сукцессионном ряду исследованных сообществ незначительна и меняется мало. Исключение — пионерные более сомкнутые (ОПП 15–17%) сообщества в Калелово и наиболее сомкнутое (ОПП 85%) кустарниковое сообщество в Кузьмолово, где зафиксировано максимальное ПП вида, и он становится “наполнителем”.

*Chamaenerion angustifolium* — опушечно-лесной вид, который доминирует на пирогенных и иных нарушенных местообитаниях на ранних стадиях сукцессии, а в сукцессионно стабильных сообществах в течение долгого времени сохраняется с низким обилием (Broderick, 1990). В исследованных нами сообществах пионерной стадии *C. angustifolium* местами господствует, хотя в основном присутствует как “наполнитель” или “редкий”. В сообществах злаковой стадии ценотическая роль

вида снижается, так как он не может конкурировать с интенсивно развивающимися злаками. По мере разрастания древесного подроста и кустарников *C. angustifolium* сохраняет статус от “редко-го” до “наполнителя”.

Рудеральный вид *Artemisia vulgaris*, как и два вышеописанных модельных вида, встречается с небольшим ПП (не более 5%) на всех стадиях сукцессии, однако реже всего — на пионерной. На карьере Калелово *A. vulgaris* иногда становится “наполнителем” в сообществах пионерной и злаковой стадий.

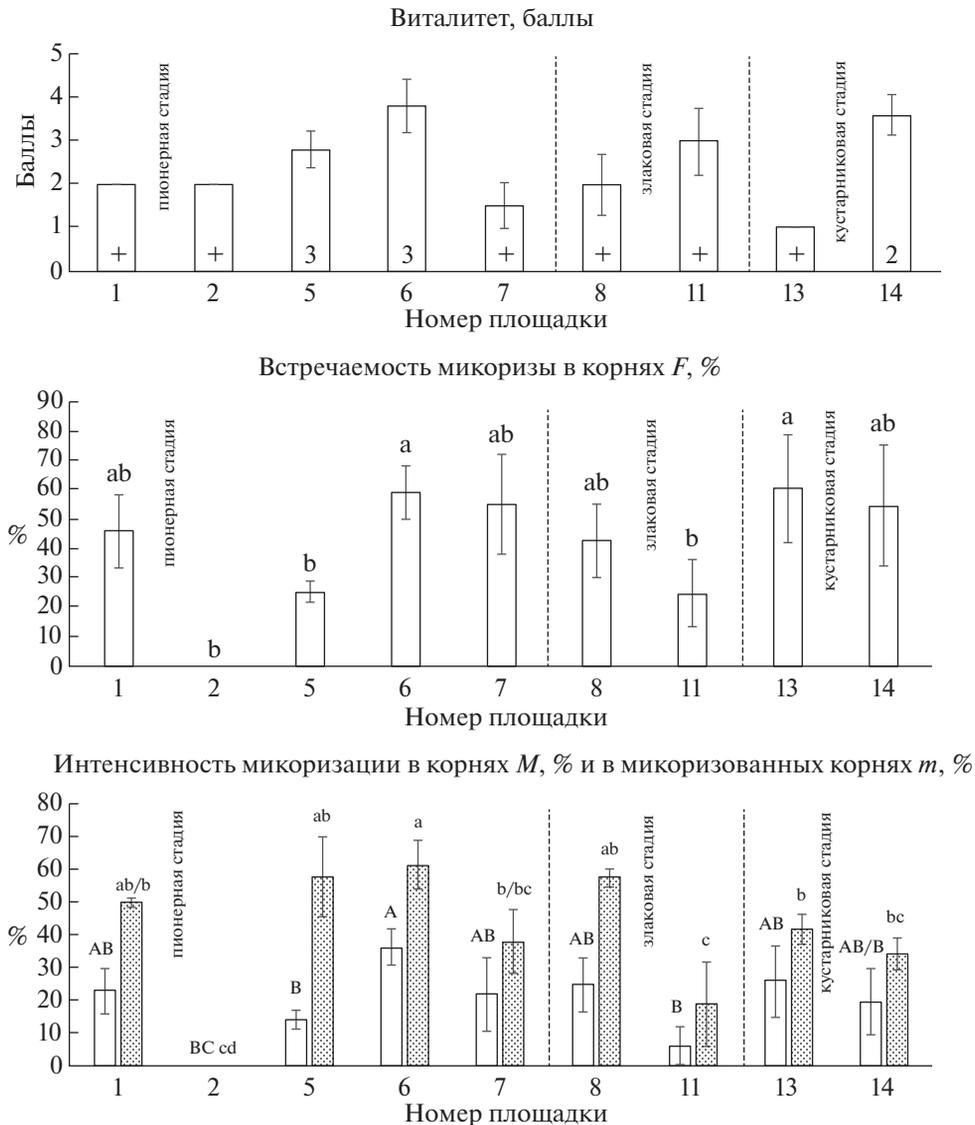
Злаки *Agrostis capillaris* и *Deschampsia cespitosa* появляются на пионерной стадии, достигают максимального ПП на следующей — злаковой — стадии, а затем снижают свое обилие в сообществах. *D. cespitosa* — вид влажных или заболоченных лугов и сыроватых лесов. В сообществах пионерной, злаковой и кустарниковой стадий на карьере Калелово он имеет ценотическую роль “наполнителя”. В ольшанике щучковом на лесной стадии *D. cespitosa* господствует в травяном покрове, высокое ПП объясняется экологическими особенностями вида, характерного как для луговых, так и для лесных сообществ (Dobonina, 2007), и, возможно, развитием ольшаника щучкового на материале вскрыши, богатом органикой и изначально содержавшем диаспоры растений.

*Agrostis capillaris* — вид лугов, опушек, песков и других местообитаний с бедными почвами. В некоторых пионерных сообществах на карьерах этот вид занимает положение согосподствующего. На злаковой стадии *A. capillaris* доминирует, лишь в одном случае (площадка № 10), уступая *Calamagrostis epigeios*. На кустарниковой стадии *A. capillaris* согосподствует или же становится “наполнителем” сообществ, на лесной — присутствует с ПП менее 1%.

#### Арбускулярная микориза и виталитет модельных видов

У *Tussilago farfara* не прослеживается четкого тренда изменения показателей микоризации по стадиям сукцессии<sup>3</sup> (рис. 1). На пионерной стадии встречаемость микоризы варьирует сильнее всего, от полного отсутствия гриба в корнях до высоких значений ( $F = 59 \pm 3.7\%$ ). Оба показателя интенсивности микоризации ( $M, m$ ) также сильно варьируют, как и встречаемость микоризы. Виталитет *T. farfara*, как правило, выше в тех сообществах, где вид имеет наибольшее покрытие (рис. 1). Максимальный виталитет отмечен на площадке № 6 (пионерная стадия). В этом же сообществе достоверно более высокие значения интенсивности микоризации корней ( $M = 36 \pm 2.2\%$ )

<sup>3</sup> Вид встречался не на всех стадиях, поэтому данные по нему собраны на 9 площадках.



**Рис. 1.** *Tussilago farfara*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы).

**Обозначения.** На графике виталитета в основании столбцов показано ПП вида в %, + означает ПП < 1%. На графиках интенсивности микоризации буквами a, b, A, B и т.д. обозначены группы значимо различающихся параметров согласно ANOVA и тесту Тьюки ( $P < 0.05$ ). Планки погрешностей соответствуют стандартному отклонению.

**Fig. 1.** *Tussilago farfara*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency (F), intensity of root mycorrhization (M, white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhized roots (m, gray columns).

**Footnote.** On the graph of vitality, the species cover (%) is shown at the base of columns; + indicates the cover less than 1%. On the other graphs, letters a, b, A, B etc. represent significant differences ( $P < 0.05$ ) using ANOVA and Tukey post-hoc tests. Bars represent  $\pm 1$  SD.

пионерная стадия – pioneer stage

злаковая стадия – grassy stage

кустарниковая стадия – shrubby stage

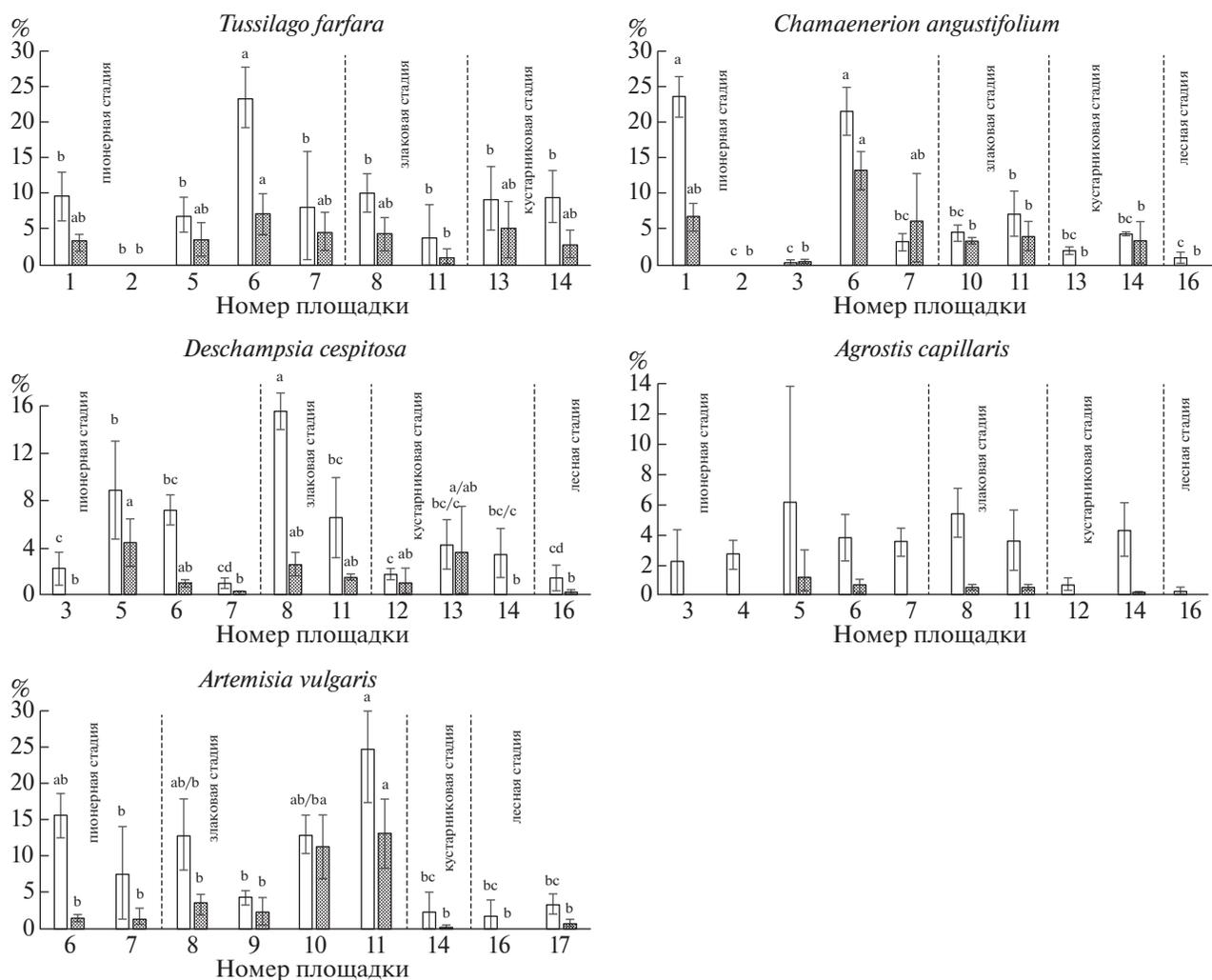
номер площадки – plot number

баллы – points of vitality

и обилие арбускул и везикул в корневой системе достоверно выше, чем во всех других сообществах ( $A = 23.4 \pm 1.7\%$ ;  $V = 7.1 \pm 1.2\%$ ). Особенностью развития АМ у данного вида в исследованных сообществах является то, что обилие арбускул все-

гда превышает обилие везикул в 2 раза и более (рис. 2).

Микоризация *Chamaenerion angustifolium* сильно варьирует на пионерной стадии (рис. 3), в сообществах которой наблюдается как минималь-



**Рис. 2.** Обилие (%) арбускул (белые столбцы) и везикул (серые столбцы) в корнях модельных видов

**Обозначения.** Буквами a, b и т.д. обозначены группы значимо различающихся параметров согласно ANOVA и тесту Тьюки ( $P < 0.05$ ). У *Agrostis capillaris* обилие арбускул и везикул в корнях достоверно не различается в разных сообществах. Планки погрешностей соответствуют стандартному отклонению.

**Fig. 2.** The abundance (%) of arbuscules (white columns) and vesicles (gray columns) in the roots of model plant species

**Footnote.** On the graphs letters a, b, c etc. represent significant differences ( $P < 0.05$ ) using ANOVA and Tukey post-hoc tests. The abundance of arbuscules and vesicles in roots of *Agrostis capillaris* does not differ significantly in all communities. Bars represent  $\pm 1$  SD.

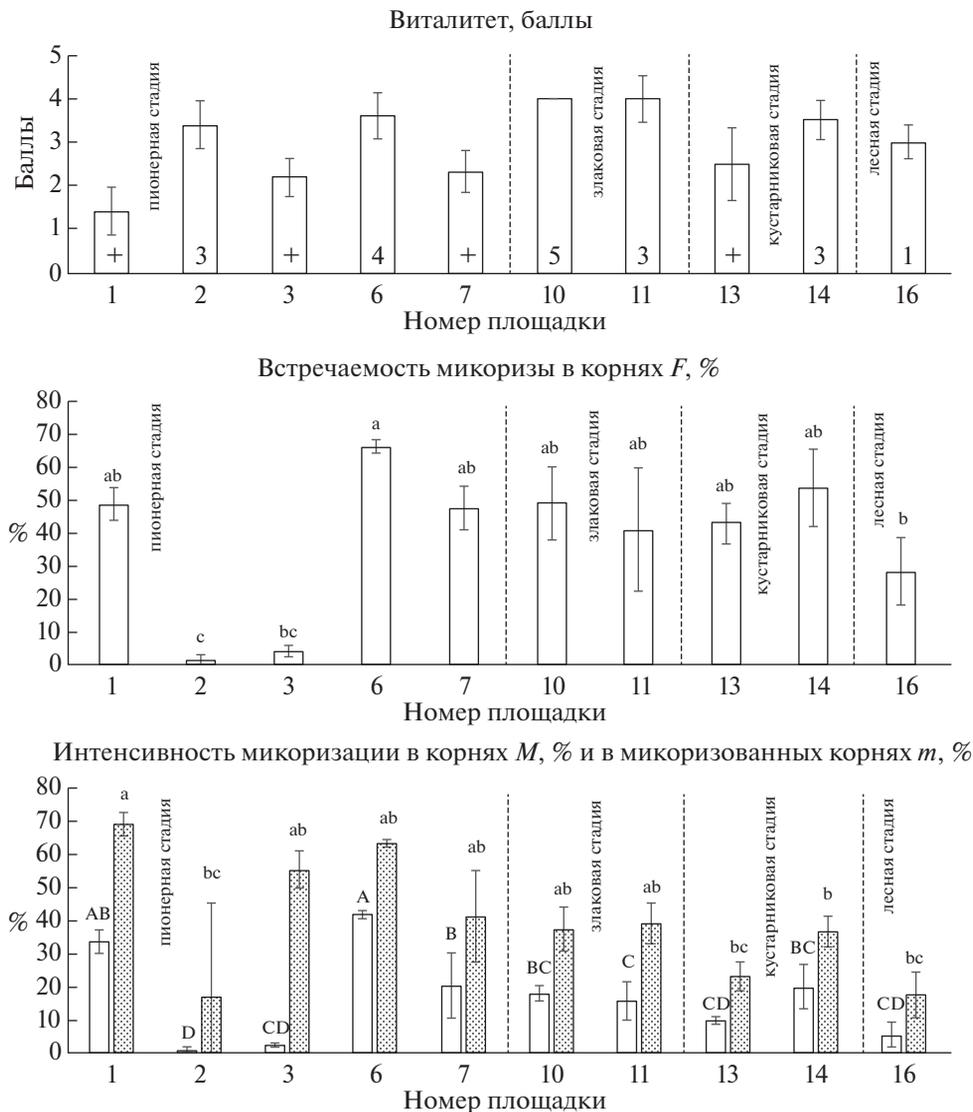
лесная стадия – forest stage

For other designations see the footnote to Fig. 1.

ная ( $F = 1.1 \pm 1.1\%$ ), так и максимальная ( $F = 66 \pm \pm 1.1\%$ ) встречаемость микоризы. На злаковой и кустарниковой стадиях встречаемость АМ несколько ниже, на лесной стадии – достоверно ниже, чем в пионерном сообществе на площадке № 6, где этот показатель максимален. Интенсивность микоризации (M, m), так же как встречаемость, сильно варьирует на начальной стадии, причем M на всех последующих стадиях достоверно ниже, чем показатели, отмеченные в пионерных сообществах на площадках № 1 и № 6. На этих же площадках отмечено максимальное оби-

лие арбускул ( $A = 23.6 \pm 1.7\%$  и  $21.5 \pm 1.9\%$ , соответственно) и везикул ( $V = 13.3 \pm 1.5\%$  на площадке № 6), достоверно отличающееся от показателей сообществ других стадий (рис. 2).

Виталитет *C. angustifolium* наиболее высок в сообществах, где вид имеет проективное покрытие более 1% и максимален на злаковой стадии (рис. 3). Интересно, что на площадке № 1 проективное покрытие и виталитет *Chamaenerion angustifolium* незначительны, оба эти показателя не достигают максимальных значений и на площадке № 6.



**Рис. 3.** *Chamaenerion angustifolium*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы). Обозначения см. на рис. 1.

**Fig. 3.** *Chamaenerion angustifolium*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhized roots (gray columns).

лесная стадия – forest stage

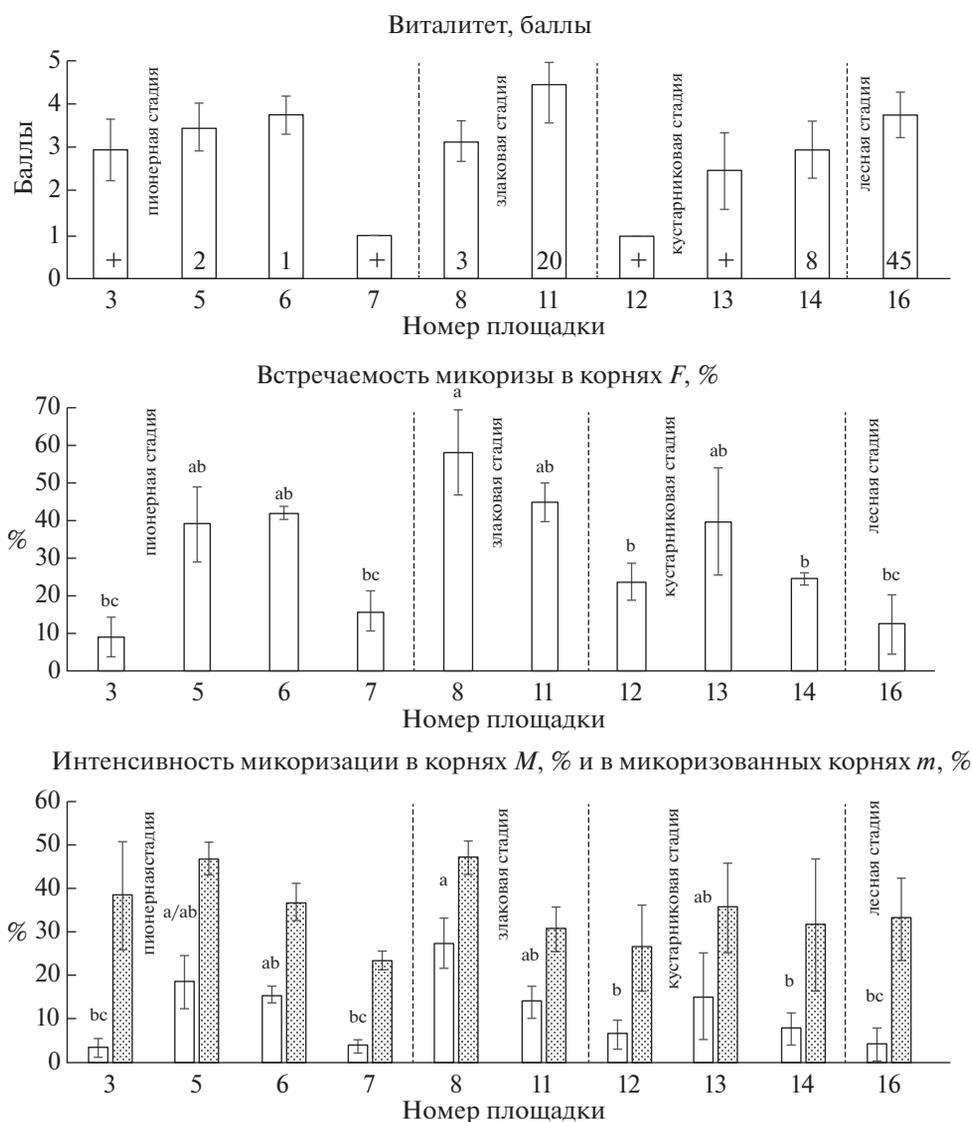
For other designations see the footnote to Fig. 1.

В сообществах лесной стадии вид представлен редкими вегетирующими особями.

Очень низкая встречаемость АМ в корнях *Chamaenerion angustifolium* и *Tussilago farfara* в пионерном сообществе на площадке № 2, вероятно, объясняется отсутствием в грунте пропагул АМ-грибов. На площадке № 3, расположенной неподалеку, немногочисленные пропагулы образовали лишь слабую микоризу с *C. angustifolium*. Данные публикаций свидетельствуют о том, что АМ-колонизация у данного вида в условиях сукцессии очень вариабельна: в интервале от 0 до 60% (Allen, 1988; Chapin, 1995), что связано с неравномерностью

распределения грибных пропагул и, возможно, генетической изменчивостью растений по способности ассоциироваться с АМ-грибами (Wolfe et al., 2005).

Для *Deschampsia cespitosa* характерен облигатный симбиоз с АМ-грибами (Mejstrik, 1972). Однако у этого вида наблюдается сильный разброс всех показателей микоризации в пределах каждой из стадий сукцессии (рис. 4). Так, в сообществах пионерной стадии встречаемость микоризы варьирует от низких ( $F = 9 \pm 3.1\%$ ) до высоких значений ( $F = 42.1 \pm 1\%$ ). Максимум встречаемости АМ ( $F = 58.3 \pm 6.5\%$ ), достоверно отличаю-



**Рис. 4.** *Deschampsia cespitosa*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы). Обозначения см. на рис. 1.

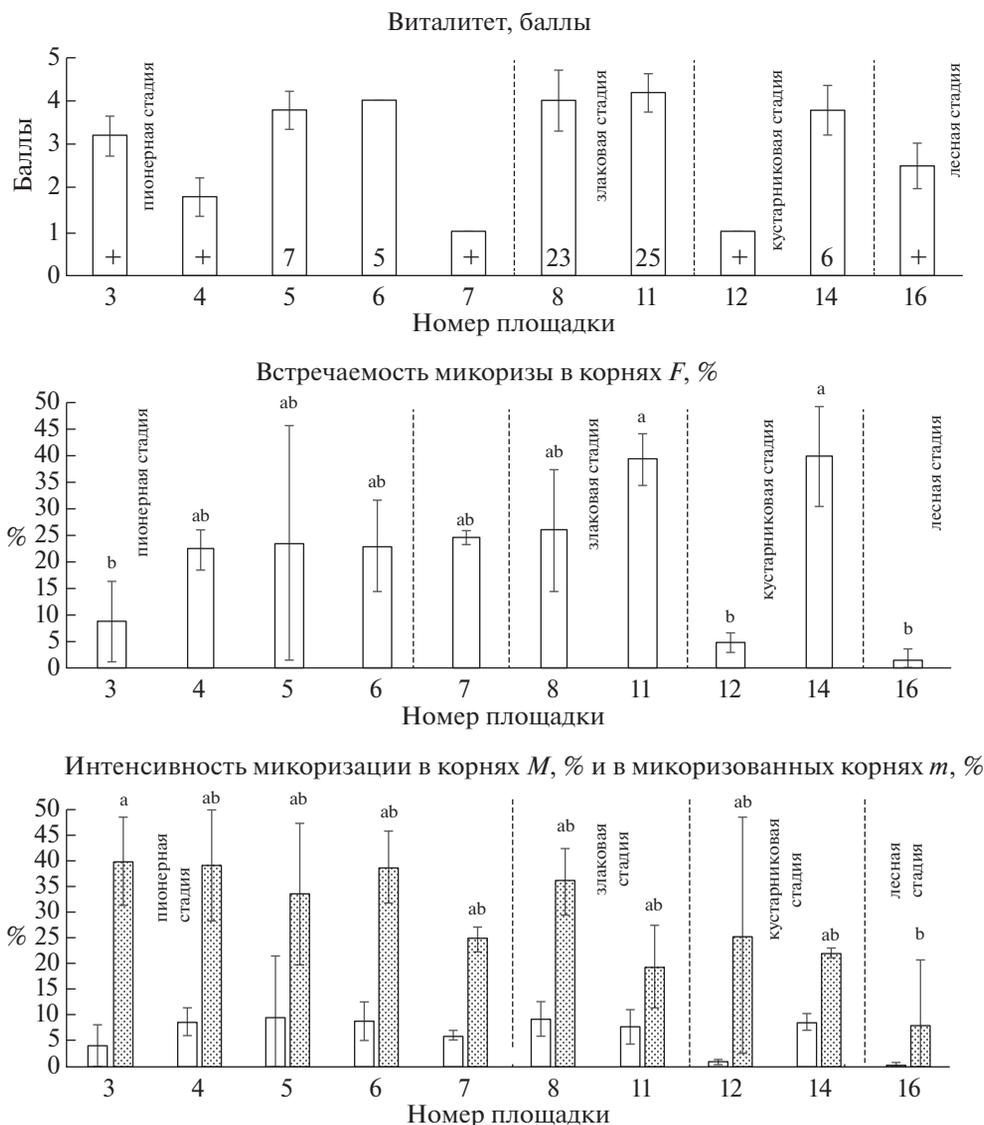
**Fig. 4.** *Deschampsia cespitosa*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhizal roots (gray columns).

See the footnotes to Figs. 1 and 3.

щийся от значений на большинстве площадок других стадий, отмечен в сообществе злаковой стадии (площадка № 8). Здесь же зафиксировано максимальное обилие арбускул ( $A = 15.5 \pm 0.9$ ), достоверно отличное от других сообществ (рис. 2). Интенсивность микоризации корней *D. cespitosa* (M) показывает сходную со встречаемостью динимику от стадии к стадии, в то время как интенсивность микоризации в микоризованных фрагментах корней (m) достоверно не различается в разных сообществах. Обилие арбускул и везикул у *D. cespitosa* ниже, чем у двух ранее описанных видов. Виталитет варьирует в пределах каждой стадии, причем лучшие показатели соответствуют

злаковой и лесной стадиям (рис. 4). Однако на площадке № 8, для которой характерна максимальная (по показателям встречаемости и интенсивности) микоризация корней *D. cespitosa*, отмечен худший виталитет и наименьшее проективное покрытие вида среди сообществ злаковой стадии. На кустарниковой стадии обилие и виталитет *D. cespitosa* несколько снижаются, а в лесном сообществе ольшаника на площадке № 16 повышаются: вид доминирует в травяном покрове (45%) и формирует маломощные дерновины, обильно развивающие генеративные побеги.

У *Agrostis capillaris* встречаемость АМ заметно варьирует в пределах пионерной и кустарниковой



**Рис. 5.** *Agrostis capillaris*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы).

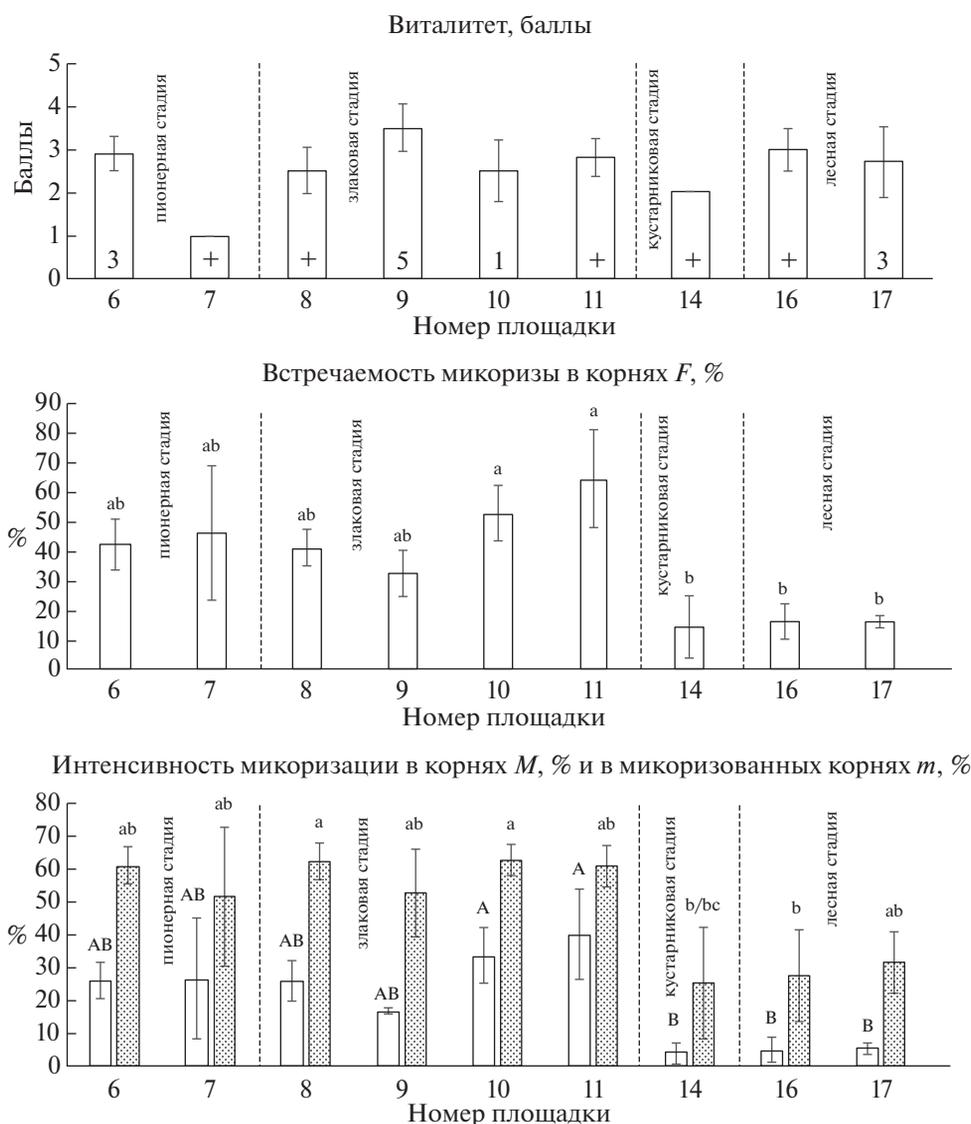
Обозначения см. на рис. 1.

**Fig. 5.** *Agrostis capillaris*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhized roots (gray columns).

See the footnotes to Figs. 1 and 3.

стадий сукцессии (рис. 5). Минимальное значение встречаемости микоризы отмечено в лесном сообществе ( $F = 1.3 \pm 1.3\%$ ), а максимальные ( $F = 39.3 \pm 2.8\%$  и  $39.6 \pm 5.4\%$ ) – в сообществах злаковой (площадка № 11) и кустарниковой (площадка № 14) стадий, соответственно. Интенсивность микоризации корней (M) невелика и достоверно не различается в сообществах разных стадий. В микоризованных фрагментах корней (m) интенсивность АМ наибольшая в сообществах пионерной стадии. Среди модельных видов у *A. capillaris* было наименьшее и достоверно не различающееся в разных сообществах обилие ар-

бускул и везикул в корнях, причем обилие везикул редко превышало 1% (рис. 2). Лучший виталитет *A. capillaris* отмечен в сообществах, где ее проективное покрытие составляет 5% и более (рис. 5). Кроме того, в этих сообществах особи *A. capillaris* имеют в корнях везикулы, тогда как в других сообществах они отсутствуют. В сообществах кустарниковой (площадка № 12) и лесной (площадка № 16) стадий, где виталитет вида снижается, отмечены минимальные значения встречаемости и интенсивности микоризации его корней.



**Рис. 6.** *Artemisia vulgaris*: виталитет, встречаемость АМ, интенсивность микоризации в корнях (белые столбцы) и в микоризованных корнях (серые столбцы).

Обозначения см. на рис. 1.

**Fig. 6.** *Artemisia vulgaris*: vitality, arbuscular mycorrhiza frequency, intensity of root mycorrhization (white columns) and intensity of mycorrhization in mycorrhized roots (gray columns).

See the footnotes to Figs. 1 and 3.

У *Artemisia vulgaris* встречаемость микоризы на двух первых и двух последних стадиях сукцессии достоверно различается<sup>4</sup> (рис. 6). Максимальные значения встречаемости ( $F = 53 \pm 5.5\%$  и  $64.7 \pm 9.6\%$ ) отмечены в сообществах злаковой, а минимальные ( $F = 14.3 \pm 6.1\%$  и  $16.2 \pm 1.2\%$ ) – в сообществах кустарниковой и лесной стадий, соответственно. Аналогично встречаемости АМ в сообществах разных стадий различаются и оба показателя интенсивности микоризации корней.

<sup>4</sup> Вид встречался реже других, поэтому данные по нему собраны на 9 площадках.

Обилие арбускул в корнях *A. vulgaris* больше, чем обилие везикул примерно в 2 раза. Достоверно более высокое обилие везикул наблюдается у особей, произрастающих в сообществах злаковой стадии на карьере Кузьмолово ( $V = 11.4 \pm 2.6\%$  и  $13.1 \pm 2.8\%$ ). Обилие арбускул в некоторых сообществах пионерной и злаковой стадий достоверно выше, чем на кустарниковой и лесной стадиях (рис. 2). Виталитет *A. vulgaris* не связан прямо с покрытием вида и параметрами микоризации. Однако в сообществе, где вид имел максимальное покрытие (площадка № 9), отмечен и его наилучший виталитет (рис. 6). В большинстве сообществ

ценотическая роль *A. vulgaris* низкая, как и ее виталитет. В сообществе кустарниковой стадии (площадка № 14), где наблюдалось самое слабое развитие микоризы, *A. vulgaris* встречался с покрытием менее 1% и имел низкий виталитет.

Таким образом, микоризация модельных видов в ходе восстановительной сукцессии не возрастает, а иногда даже снижается. При этом у каждого вида она наиболее сильно варьирует в пионерных сообществах. Слабо выраженная тенденция увеличения интенсивности микоризации наблюдается у модельных видов при переходе к злаковой стадии, в сообществах которой увеличивается их проективное покрытие и, в некоторых случаях, виталитет.

*Tussilago farfara* и *Chamaenerion angustifolium* — обычные первопоселенцы свободных субстратов. Ценотическая роль *T. farfara* в сукцессионном ряду исследованных сообществ незначительна и мало меняется. Ее максимальное обилие и виталитет соответствуют пионерной стадии сукцессии, хотя сравнительно высокие встречаемость и интенсивность микоризации у данного вида наблюдались и на злаковой, и на кустарниковой стадиях.

*Chamaenerion angustifolium* местами господствует на пионерной стадии, в сообществах злаковой и кустарниковой стадий становится второстепенным, а в лесном сообществе — редким. На пионерной стадии у *C. angustifolium* отмечены как максимальные, так и минимальные показатели микоризации, хотя наилучший виталитет он имеет в сообществах злаковой стадии.

Виды, типичные для второй стадии — *Deschampsia cespitosa* и *Agrostis capillaris*. *D. cespitosa* чаще всего является “наполнителем” в исследованных сообществах. Наилучший виталитет вид имеет на злаковой стадии, в сообществах которой отмечена также наибольшая встречаемость АМ, хотя интенсивность микоризации корней *D. cespitosa* высока и на пионерной, и на кустарниковой стадиях. В лесном сообществе этот вид господствует в травяном покрове, но его виталитет ниже, чем на злаковой стадии, и встречаемость микоризы в корнях низкая.

*Agrostis capillaris* наибольшего господства и виталитета достигает на злаковой стадии, в лесных сообществах встречаемость вида не превышает нескольких особей на площадку. У *A. capillaris* высокая встречаемость микоризы отмечена и на злаковой, и на кустарниковой стадиях, а интенсивность микоризации корней почти не различается на всех стадиях, кроме лесной.

*Artemisia vulgaris* встречается на всех стадиях с небольшим проективным покрытием (не более 5%). Похожие значения проективного покрытия и виталитета *A. vulgaris* имеет в сообществах разных стадий (вплоть до лесной), однако наиболь-

шие показатели микоризации вида соответствуют пионерной и злаковой стадиям.

Близкие результаты были получены в работах Д. Касовской, изучавшей пионерные сообщества на отвалах месторождения глины (Kasowska, 2002). Эдафические условия сильно отличались от исследованных нами: субстрат содержал больше глинистой и илистой фракций, его рН был более приближен к нейтральному. Были изучены две стадии сукцессии: инициальная (1–2 года) и продвинутая (8–9 лет). Инициальная стадия характеризовалась ОПП растительности около 15% и доминированием рудеральных видов, в первую очередь *Polygonum aviculare* L. На продвинутой стадии ОПП составляло около 20%, преобладала рудеральная и злаковая растительность с доминированием *Tussilago farfara*. На первой стадии у *Agrostis capillaris* АМ не была обнаружена, а у *T. farfara* и *Artemisia vulgaris* — выявлена АМ без везикул. На второй стадии у *A. capillaris* развилась АМ, а у *T. farfara* и *A. vulgaris* образовались везикулы в корнях. Д. Касовская заключает, что на инициальной стадии АМ симбиоз не был эффективным, что отражалось в малом обилии арбускул и везикул, тогда как на более долго зараставшем участке АМ грибы оказались более адаптированными к условиям среды и растениям-хозяевам.

Все изученные нами модельные виды на лесной стадии, как правило, имели слабую микотрофность. Это можно объяснить тем, что все они — светолюбивы и хуже развиваются в условиях затенения пологом леса, что негативно сказывается и на микоризации. Кроме того, возможно угнетение АМ грибов вследствие конкуренции с другими почвенными организмами и/или неподходящих условий в почвах лесных сообществ.

Предположение, что высокая степень микоризации обеспечивает высокие виталитет и ценотическую роль вида, не подтверждено полученными данными. Только в отдельных случаях (на отдельных площадках) виталитет, ценотическая роль и интенсивность микоризации модельных видов были связаны положительно. Например, у *Tussilago farfara* в пионерном сообществе на площадке № 6 отмечены максимальные значения всех перечисленных показателей, а у *Agrostis capillaris* в сообществе кустарниковой стадии (площадка № 12) наблюдались минимальные значения виталитета, проективного покрытия и интенсивности микоризации корней.

С другой стороны, были описаны сообщества пионерной (площадка № 6) и злаковой (площадка № 11) стадий, в которых все модельные виды имели наилучший виталитет и высокую встречаемость АМ в корнях (не менее 20%). В почве на площадке № 11 (табл. 2) выявлено высокое содержание фосфора, азота и органики, что благоприятно для развития растений и не подавляет разви-

тие АМ грибов. На площадке № 6 на глубине 20 см также отмечено значительное для пионерной стадии содержание подвижного фосфора.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восстановительная сукцессия на песчаных карьерах представлена четырьмя последовательными стадиями зарастания свободного субстрата и восстановления древесной растительности: пионерной, злаковой, кустарниковой и лесной.

У всех модельных видов показатели микоризации наиболее сильно варьируют в пионерных сообществах, что можно объяснить неодинаковыми условиями, поскольку каждый первичный экотоп заселяется случайным набором видов, по-разному взаимодействующих друг с другом и изменяющих абиотическую среду. Слабо выраженная тенденция увеличения интенсивности микоризации наблюдается при переходе к злаковой стадии, в сообществах которой увеличивается проективное покрытие и, в некоторых случаях, виталитет модельных видов. Общим для последних оказалось значительное снижение показателей АМ в сообществах лесной стадии, сопровождавшееся уменьшением роли видов, наиболее характерных для начальных стадий сукцессии.

Полученные данные не подтверждают предположение, что высокая степень микоризации всегда обеспечивает высокие виталитет и ценологическую роль вида. Более того, богатство субстрата часто оказывается более важным фактором, определяющим жизнеспособность растений. Для более точной оценки взаимосвязей видов трав и арбускулярной микоризы в сообществах восстановительной сукцессии на песчаных карьерах необходимы дальнейшие исследования.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект РФФИ-мк № 19-29-05275).

Благодарим за ценные консультации старшего научного сотрудника лаборатории экологии симбиотических и ассоциативных ризобактерий ФГБНУ ВНИИСХМ к.б.н. Андрея Павловича Юркова.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aikio S. 2000. Plant adaptive strategies in relation to variable resource availability, soil microbial processes and ecosystem development: Diss. ... Doct. Sci. Oulu. 35 p.
- Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H.C. 2012. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. — *Ecology*. 93(2): 689–690.  
<https://doi.org/10.2307/23143955>
- Allen M.F. 1988. Re-establishment of VA mycorrhizas following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano. — *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. 94(B): 63–71.  
<https://doi.org/10.1017/S0269727000007132>
- [Barkman] Баркман Я. 1991. Верность и характерные виды: критическая оценка. — *Бот. журн.* 76(7): 936–949.
- Broderick D.H. 1990. The biology of Canadian weeds. 93. *Epilobium angustifolium* L. (Onagraceae). — *Can. J. Plant Sci.* 70: 247–259.  
<https://doi.org/10.4141/cjps90-027>
- Cázares E., Trappe J.M., Jumponnen A. 2005. Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. — *Mycorrhiza*. 15: 405–416.  
<https://doi.org/10.1007/s00572-004-0342-1>
- Chapin D.M. 1995. Physiological and morphological attributes of two colonizing plant species on Mount St. Helens. — *Am. Midl. Nat.* 133: 76–87.
- Daft M.J., Nicolson T.H. 1974. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal wastes in Scotland. — *New Phytol.* 73: 1129–1138.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1974.tb02142.x>
- [Doronina] Доронина А.Ю. 2007. Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область). М. 574 с.
- Gemma J.N., Koske R.E. 1990. Mycorrhizae on recent Volcanic substrates in Hawaii. — *Am. J. Bot.* 79: 1193–1200.  
<https://doi.org/10.2307/2444630>
- [ГОСТ 26107-84] ГОСТ 26107-84. 1984. Почвы. Методы определения общего азота. М. 11 с.
- [ГОСТ 26483-85] ГОСТ 26483-85. 1985. Почвы. Приготовление солевой вытяжки и определение ее pH по методу ЦИНАО. М. 6 с.
- [ГОСТ 26213-91] ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. 1993. М. 8 с.
- [ГОСТ Р 54650-2011] ГОСТ Р 54650-2011. 2013. Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО. М. 8 с.
- Heijden van der M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. — *Nature*. 396: 72–75.  
<https://doi.org/10.1038/23932>
- Heijden van der M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. — *New Phytol.* 205: 1406–1423.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- [Ипатов, Мирин] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. СПб. 71 с.

- IPNI: The International Plant Names Index. 2020. <http://www.ipni.org> (Accessed 12.06.2020).
- Kasowska D. 2002. Mycorrhizal status of plants in two successional stages on spoil heaps from fireloam mining in Lower Silesia (SW Poland). — *Acta Soc. Bot. Pol.* 71: 155–161. <https://doi.org/10.5586/asbp.2002.018>
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. — *Trends Ecol. Evol.* 23(2): 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- [Lukina, Ryazanova] Лукина Н.В., Рязанова С.В. 2012. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах. — *Экосистемы, их оптимизация и охрана.* 7: 261–269.
- Mejstrik V.J. 1972. Vesicular-arbuscular mycorrhizas of the species of a *Molinietum coeruleae* L.I. association: the ecology. — *New Phytol.* 71: 883–890. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1972.tb01968.x>
- [Mirkin et al.] Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитосоциологии. М. 223 с.
- Mycorrhiza Manual. 2001. <https://www2.dijon.inrae.fr/mychintec/Protocol/protframe.html> (Accessed 12.06.2020).
- Öpik M., Moora M., Liira J., Zobel M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. — *J. Ecol.* 94: 778–90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01136.x>
- Phillips J.M., Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. — *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 158–161. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Püschel D., Rydlova J., Vosatka M. 2007. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. — *Basic Appl. Ecol.* 8: 510–520. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2006.09.002>
- Reeves F.B., Wagner D., Moorman T., Kiel J. 1979. Role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. Comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs natural environments. — *Amer. J. Bot.* 66: 6–13.
- Rydlová J., Vosátka M. 2001. Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. — *Folia Geobot.* 36: 85–97. <https://doi.org/10.1007/BF02803141>
- Smith S.E., Read D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Cambridge. 787 p.
- Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., Lazarus K., Smith M.E., Berbee M.L., Bonito G., Corradi N., Grigoriev I., Gryganskyi A., James T.Y., O'Donnell K., Roberson R.W., Taylor T.N., Uehling J., Vilgalys R., White M.M., Stajich J.E. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. — *Mycologia.* 108(5): 1028–1046. <https://doi.org/10.3852/16-042>
- [Sumina] Сумина О.И. 2013. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера. СПб. 337 с.
- The Plant List. 2013. Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 12.06.2020).
- Trouvelot A., Kough J.L., Gianinazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes ayant une signification fonctionnelle. — In: *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae.* Paris. P. 217–221.
- [Veselkin] Веселкин Д.В. 2012а. Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса — один из аттрактантов прогрессивных сукцессий? — *Известия Самарского научного центра РАН.* 1206–1209.
- [Veselkin] Веселкин Д.В. 2012б. Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании “агростепи”. — *Экология.* 4: 270–275.
- [Veselkin, Betekhtina] Веселкин Д.В., Бетехтина А.А. 2011. Участие растений разного микотрофного статуса в техногенно обусловленных сукцессиях в степной зоне Урала — *Вест. ОГУ.* 131(2): 44–46.
- [Veselkin et al.] Веселкин Д.В., Лукина Н.В., Чибрик Т.С. 2015. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях. — *Экология.* 5: 345–353. <https://doi.org/10.7868/S0367059715050200>
- [Vorobiev et al.] Воробьев Н.И., Юрков А.П., Проворов Н.А. 2016. Свидетельство № 2016612112 от 12.02.2016 о регистрации программы ЭВМ “Программа вычисления индексов микоризации корней растений”. М. Федеральная служба по интеллектуальной собственности.
- Wang B., Qiu Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. — *Mycorrhiza.* 16: 299–363. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
- Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. — In: *Classification of plant communities.* The Hague. P. 287–399.
- Wolfe B.E., Husband B.C., Klironomos J.N. 2005. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. — *Ecol. Letters.* 8: 218–223. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00716.x>
- [Yurkov, Semenov] Юрков А.П., Семенов Д.Г. Биология. Особенности применения световой микроскопии в анализе биологических тканей. 2019. СПб. 56 с.
- [Yurkov et al.] Юрков А.П., Шишова М.Ф., Семенов Д.Г. Особенности развития люцерны хмелевидной с эндомикоризным грибом. 2010. Саарбрюккен. 215 с.

## DYNAMICS OF MYCORRHIZATION IN SOME PLANT SPECIES DURING PROGRESSIVE SUCCESSION ON SAND QUARRIES (LENINGRAD REGION)

A. O. Gorbunova<sup>a,b,#</sup> and O. I. Sumina<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Saint Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

<sup>b</sup> All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology

Podbelsky Rd. 3, Pushkin, St. Petersburg, 196608, Russia

<sup>#</sup>e-mail: st057575@student.spbu.ru

<sup>##</sup>e-mail: o.sumina@spbu.ru

The aim of our research is to reveal the role of arbuscular mycorrhiza as a factor affecting the species vitality and coenotic status in plant communities at the different stages of natural progressive succession. Data collection was carried out on 2 sand quarries in the Leningrad Region. 4 stages of progressive succession were distinguished: pioneer, grassy, shrubby, and forest. 5 herbaceous mycotrophic plant species presented in communities of all stages were selected as the model ones (*Agrostis capillaris* L., *Artemisia vulgaris* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Tussilago farfara* L.). The coenotic status was determined on the Ipatov–Mirin's scale of dominance (Ipatov, Mirin, 2008), the vitality was assessed on a five-point A. Grossheim's scale (Westhoff, van der Maarel, 1978). When assessing mycorrhization, the frequency of arbuscular mycorrhiza occurrence, the intensity of mycorrhization, and the abundance of arbuscules and vesicles were calculated (Trouvelot et al., 1986; Mycorrhiza Manual, 2001; Yurkov et al., 2010; Yurkov, Semenov, 2019). A comparison of the coenotic role and vitality of grass species with the parameters of their root mycorrhization was carried out for the first time. The mycorrhization of the model species does not increase during progressive succession, and even decreases sometimes. The mycorrhization of each species most varies in pioneer communities. A weak tendency to an increase in mycorrhization indicators was observed in model species at the grassy stage, while the percentage cover of species and, in some cases, vitality in the communities increased. Common to all the species at the forest stage was a significant decrease in the mycorrhizal indices. The hypothesis that a high mycorrhization provides high vitality and the coenotic role of species was not confirmed by the obtained data. These parameters of model species showed positive correlation only in a few specific communities. The vitality and coenotic role of the studied species are influenced more strongly by the substrate richness and other environmental conditions.

**Keywords:** natural recovery of vegetation, progressive succession, arbuscular mycorrhiza, vegetation dynamics, disturbed habitats, vitality, symbiosis

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research within the project № 19-29-05275 mk. We thank a senior researcher of the Laboratory of Symbiotic and Associative Rhizobacteria Ecology of the All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, PhD Andrey P. Yurkov for consultations.

### REFERENCES

- Aikio S. 2000. Plant adaptive strategies in relation to variable resource availability, soil microbial processes and ecosystem development: Diss. ... Doct. Sci. Oulu. 35 p.
- Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H.C. 2012. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union. — *Ecology*. 93(2): 689–690.  
<https://doi.org/10.2307/23143955>
- Allen M.F. 1988. Re-establishment of VA mycorrhizas following severe disturbance: comparative patch dynamics of a shrub desert and a subalpine volcano. — *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. 94(B): 63–71.  
<https://doi.org/10.1017/S0269727000007132>
- Barkman J. 1991. Vernost' i kharakternye vidy: kriticheskaya otsenka. [Fidelity and characteristic species: critical assessment]. — *Botanicheskii zhurnal*. 76(7): 936–949 (In Russ.).
- Broderick D.H. 1990. The biology of Canadian weeds. 93. *Epilobium angustifolium* L. (Onagraceae). — *Can. J. Plant Sci.* 70: 247–259.  
<https://doi.org/10.4141/cjps90-027>
- Cázares E., Trappe J.M., Jumponnen A. 2005. Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. — *Mycorrhiza*. 15: 405–416.  
<https://doi.org/10.1007/s00572-004-0342-1>
- Chapin D.M. 1995. Physiological and morphological attributes of two colonizing plant species on Mount St. Helens. — *Am. Midl. Nat.* 133: 76–87.
- Daft M.J., Nicolson T.H. 1974. Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal wastes in Scotland. — *New Phytol.* 73: 1129–1138.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1974.tb02142.x>

- Doronina A.Yu. 2007. Vascular plants of the Karelian Isthmus (Leningrad Region). Moscow. 574 p. (In Russ.).
- Gemma J.N., Koske R.E. 1990. Mycorrhizae on recent Volcanic substrates in Hawaii. — *Amer. J. Bot.* 79: 1193–1200.  
<https://doi.org/10.2307/2444630>
- GOST 26107-84. 1984. Soils. Methods for determination of total nitrogen. Moscow. 11 p. (In Russ.).
- GOST 26483-85. 1985. Soils. Preparation of salt extract and determination of its pH by CINAQ method. Moscow. 6 p. (In Russ.).
- GOST 26213-91. 1993. Soils. Methods for determination of organic matter. Moscow. 8 p. (In Russ.).
- GOST P 54650-2011. 2013. Soils. Determination of mobile phosphorus and potassium compounds by Kirsanov method modified by CINAQ. Moscow. 8 p. (In Russ.).
- Heijden van der M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglou P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. — *Nature*. 396: 72–75.  
<https://doi.org/10.1038/23932>
- Heijden van der M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. — *New Phytol.* 205: 1406–1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisaniye fitotsenoza: metodicheskiye rekomendatsii. [Description of phytocenosis: guidelines]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- IPNI: The International Plant Names Index. 2020. <http://www.ipni.org> (Accessed 12.06.2020).
- Kasowska D. 2002. Mycorrhizal status of plants in two successional stages on spoil heaps from fireloam mining in Lower Silesia (SW Poland). — *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 71: 155–161.  
<https://doi.org/10.5586/asbp.2002.018>
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. — *Trends Ecol. Evol.* 23(2): 95–103.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lukina N.V., Ryazanova S.V. 2012. The peculiarity of mycorrhiza in technogenic ecosystems. — *Optimization and Protection of Ecosystems*. 7: 261–269 (In Russ.).
- Mejstrik V.J. 1972. Vesicular-arbuscular mycorrhizas of the species of a *Molinietum coeruleae* L.I. association: the ecology. — *New Phytol.* 71: 883–890.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1972.tb01968.x>
- Mirkin B.M., Rosenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii. [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Mycorrhiza Manual. 2001.  
<https://www2.dijon.inrae.fr/mychintec/Protocole/protoframe.html> (Accessed 12.06.2020).
- Öpik M., Moora M., Liira J., Zobel M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. — *J. Ecol.* 94: 778–90.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01136.x>
- Phillips J.M., Hayman D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. — *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 55: 158–161.  
[https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(70\)80110-3](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(70)80110-3)
- Püschel D., Rydlova J., Vosatka M. 2007. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. — *Basic Appl. Ecol.* 8: 510–520.  
<https://doi.org/10.1016/j.baec.2006.09.002>
- Reeves F.B., Wagner D., Moorman T., Kiel J. 1979. Role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. 1. Comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs natural environments. — *Amer. J. Bot.* 66: 6–13.
- Rydlová J., Vosátka M. 2001. Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. — *Folia Geobot.* 36: 85–97.  
<https://doi.org/10.1007/BF02803141>
- Smith S.E., Read D.J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Cambridge. 787 p.
- Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., Lazarus K., Smith M.E., Berbee M.L., Bonito G., Corradi N., Grigoriev I., Gryganskiy A., James T.Y., O'Donnell K., Roberson R.W., Taylor T.N., Uehling J., Vilgalys R., White M.M., Stajich J.E. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. — *Mycologia*. 108(5): 1028–46.  
<https://doi.org/10.3852/16-042>
- Sumina O.I. 2013. Formirovaniye rastitel'nosti na tekhnogennykh mestoobitaniyakh Kraynego Severa. [The formation of vegetation in the technogenic habitats of the Far North]. St. Petersburg. 337 p. (In Russ.).
- The Plant List. 2013. Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 12.06.2020).
- Trouvelot A., Kough J.L., Gianinazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes ayant une signification fonctionnelle. — In: *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. Paris. P. 217–221.
- Veselkin D.V. 2012a. The proportion stabilization between plant species with different mycorrhizal status — one of the attractors of progressive successions? — *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. P. 1206–1209 (In Russ.).
- Veselkin D.V. 2012b. Uchastiye rasteniy raznogo mikotrofnogo statusa v suksessii pri formirovaniy "agrostepi". [The participation of plants of different mycotrophic status in succession in the formation of "agrosteppe"]. — *Ekologiya*. 4: 270–275 (In Russ.).
- Veselkin D.V., Betekhtina A.A. 2011. Participation of plants of different mycotrophic status in technogenic successions in the Urals steppe zone. — *Vestnik OGU*. 131(2): 44–46 (In Russ.).
- Veselkin D.V., Lukina N.V., Chibrik T.S. 2015. Sootnosheniye mikoriznykh i nemikoriznykh vidov rasteniy v pervichnykh tekhnogennykh suksessiyakh. [The ratio of mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species in primary technogenic successions]. — *Ekologiya*. 5: 345–353 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0367059715050200>

- Vorobiev N.I., Yurkov A.P., Provorov N.A. 2016. Svidetel'stvo № 20166612112 ot 12.02.2016 o registratsii programmy EVM "Programma vychisleniya indeksov mikorizatsii korney rasteniy". [Certificate No. 20166612112 of February 12, 2016 on registration of the computer program "Program for the calculation of mycorrhization indices of plant roots."]. Moscow. Federal Service for Intellectual Property (In Russ.).
- Wang B., Qiu Y.L. 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. — *Mycorrhiza*. 16: 299–363.  
<https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>
- Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. — In: *Classification of plant communities*. The Hague. P. 287–399.
- Wolfe B.E., Husband B.C., Klironomos J.N. 2005. Effects of a belowground mutualism on an aboveground mutualism. — *Ecol. Letters*. 8: 218–223.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00716.x>
- Yurkov A.P., Semenov D.G. 2019. *Biologiya. Osobennosti primeneniya svetovoy mikroskopii v analize biologicheskikh tkaney*. [Biology. Features of the use of light microscopy in the analysis of biological tissues]. St. Petersburg. 56 p. (In Russ.).
- Yurkov A.P., Shishova M.F., Semenov D.G. 2010. *Osobennosti razvitiya lyutserny khmelevidnoy s endomikoriznym gribom*. [Features of the development of black medick with endomycorrhizal fungus]. Saarbrücken. 215 p. (In Russ.).

## ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GAGEA PAUCIFLORA* (LILIACEAE) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. О. А. Николаева<sup>1</sup>, В. В. Семенова<sup>1,\*</sup>, Н. С. Данилова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН  
пр. Ленина 41, Якутск, 677980, Россия

\*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.11.2019 г.

После доработки 25.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

В статье приводятся результаты изучения 4 природных ценопопуляций *Gagea pauciflora*, произрастающих в различных экологических условиях, а также интродукционной и реинтродукционной популяций в Центральной Якутии. Изученные ценопопуляции *Gagea pauciflora* относятся к молодому нормальному неполночленному типу. Онтогенетические спектры изученных ценопопуляций *Gagea pauciflora* имеют левосторонний тип. Оценка состояния популяций показала, что в благоприятных условиях произрастания находится интродукционная популяция. Реинтродукционная и природные ценопопуляции находятся в удовлетворительных условиях (13–15 баллов). В культуре в режиме регулярного ухода, полива, питания, отсутствия конкурентного давления растения проявляют свои максимальные организменные возможности. Выращивание *Gagea pauciflora* в культуре может быть одним из надежных способов его сохранения. Сравнительное изучение состояния природных ценопопуляций, интродукционной и реинтродукционной популяций показали целесообразность восстановительных мероприятий. В реинтродукционной популяции генеративными особями в течение 5 лет на достаточно высоком уровне поддерживается поток семенного и вегетативного потомства, позволивший повысить плотность восстановленной популяции в 5 раз.

**Ключевые слова:** *Gagea pauciflora*, онтогенез, ценопопуляции, онтогенетический спектр, интродукционная популяция, реинтродукционная популяция, Центральная Якутия

DOI: 10.31857/S0006813621010063

*Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb. — гусиный лук малоцветковый. Азиатский вид. Распространен в степной зоне Западной Сибири, в Прибайкалье, Забайкалье, Приморье, бассейне р. Амур, Центральной Якутии. За пределами России вид встречается в Китае и Японии. Якутская часть ареала изолирована от основного. В Якутии встречается в долине р. Лены в окр. г. Якутска (клас. мест.); в нижнем течении р. Алдан (Flora Sibiri, 1987; Konspekt flory Yakutii, 2012). Большинство местообитаний в окр. г. Якутска безвозвратно потеряны в связи с расширением границ городских и дачных застроек и в настоящее время как о существующих можно говорить только о ценопопуляциях, произрастающих на коренном берегу р. Лены на природной территории Якутского ботанического сада (ЯБС).

Растет на солончаковых лугах, на степных склонах.

Вид занесен в Красную книгу Якутии (Krasnaya kniga Respubliki Saha (Yakutiya), 2017) в категорию 1 — видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Целью работы является изучение структуры природных ценопопуляций, интродукционной и реинтродукционной популяций *Gagea pauciflora* в Центральной Якутии.

### РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2013–2018 гг. в Якутском ботаническом саду — на его природной территории и в коллекции флоры Якутии. Материалом для исследований служили 4 природных ценопопуляции (ЦП), интродукционная и реинтродукционная популяции.

При описании растительных сообществ использованы общепринятые геоботанические методы (Korzhagin, 1964). Ниже приводятся описания сообществ с участием *Gagea pauciflora* в окр. г. Якутска.

**Ценопопуляция 1 (ЦП 1)** входит в состав протрелово-типчакковой ассоциации, расположенной на вершине коренного берега р. Лена — краевого останца древнеаллювиальной равнины под названием Чучур-Муран, относительная его вы-

сота составляет 92 м. Почва уплотненная, участок расположен рядом с туристической тропой, ценопопуляция испытывает умеренное антропогенное воздействие в виде вытаптывания. В сообществе отмечено 10 видов, доминируют *Festuca lenensis* Drob., *Pulsatilla angustifolia* Turcz., *Veronica incana* L., *Alyssum lenense* Adam. Высота травостоя — 10–20 см. Мохово-лишайниковый покров отсутствует. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) — 40–50%. Проективное покрытие (ПП) *G. pauciflora* менее 1%.

**Ценопопуляция 2 (ЦП 2)** входит в состав прострелово-попынной степи, расположенной на южном склоне коренного берега р. Лена с уклоном 30–40°, на высоте 55 м от подножья. Рельеф полого-увалистый, местами встречаются термокарстовые трещины. Сообщество испытывает слабое антропогенное воздействие. По склону редко встречается *Pinus sylvestris* L., подрост *Betula pendula* Roth. и *Populus tremula* L. Из кустарников единично отмечены *Rosa acicularis* Lindl., *Spiraea media* Schmidt. В сообществе присутствуют 32 вида, доминируют *Pulsatilla angustifolia* (сop2), *Artemisia frigida* Willd., *A. pubescens* Ledeb., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Koeleria cristata* (L.) Pers. Высота травостоя 30–40 см. Мохово-лишайниковый покров развит слабо (3–5%). ОПП 50–60%, ПП *G. pauciflora* менее 1%.

**Ценопопуляция 3 (ЦП 3)** входит в состав веронико-твердоватоосочкового остепненного луга, расположенного на второй надпойменной террасе р. Лена. Сообщество находится в условиях сильной антропогенной нагрузки в виде вытаптывания, кроме того, через участок проходит нерегламентированная грунтовая автомобильная дорога. В сообществе отмечено 11 видов, доминируют *Carex duriuscula* С.А. Mey и *Veronica incana*, содоминирует *Potentilla bifurca* L. Высота травостоя составляет 20–30 см. Мохово-лишайниковый покров отсутствует. ОПП — 50–55%, ПП *G. pauciflora* менее 1%.

**Ценопопуляция 4 (ЦП 4)** входит в состав прострелово-осоковой ассоциации, расположенной на юго-восточном склоне коренного берега р. Лена с уклоном 35–45°, на высоте 45 м от подножья. Сообщество испытывает сильную антропогенную нагрузку в виде вытаптывания, через него проходит туристическая тропа с интенсивной нагрузкой. В сообществе отмечено 14 видов, доминируют *Pulsatilla angustifolia*, *Carex duriuscula*. Высота травостоя составляет 15–20 см. Мохово-лишайниковый покров отсутствует. ОПП — 50–60%, ПП *G. pauciflora* менее 1%.

Описание онтогенеза *G. pauciflora* с выделением онтогенетических состояний и определение онтогенетических спектров ценопопуляций были проведены согласно общепринятым методикам

(Rabotnov, 1950; Serebrjakov, 1952; Uranov, 1967, 1975; Tsenopopulyatsii rastenii..., 1976, 1988; Baranova, 1990; Levichev, 2001, 2013; Sorokopudova, 2005). Изучение ценопопуляций *G. pauciflora* проводилось методом учетных площадок размером 0.25 × 0.25 м<sup>2</sup> на трансектах длиной от 1 до 4 м. В качестве счетной единицы использовали одноосные побеги или компактный клон. Онтогенетическую структуру исследуемых ценопопуляций описывали в соответствии с представлениями о характерном (Zaugol'nova, 1994) и усредненном спектрах. Определение типа популяций осуществлялось по классификации “дельта–омега” Л.А. Животовского (Zhivotovski, 2001).

Оценка состояния ценопопуляций проводилась с использованием организменных и популяционных признаков (Zaugol'nova, 1994). Организменные признаки зрелых генеративных особей: 1 — высота растения, см; 2 — число стеблевых листьев; 3 — число цветков на побеге, см; популяционные признаки: 4 — плотность особей на единицу площади, экз./0.25 м<sup>2</sup>; 5 — доля молодой фракции ( $j-g_1$ ), %; 6 — доля генеративной фракции ( $g_2-g_3$ ), %. Диапазон каждого признака разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; каждому классу присваивался балл; наименьший балл соответствовал наименьшим показателям (табл. 1).

#### ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА *GAGEA PAUCIFLORA* И СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ

*Gagea pauciflora* — многолетнее луковичное травянистое растение с монокарпическими побегами. Мезоксерофит. Смена моноподиального нарастания начинается на 2-й или 3-й год после отмирания монокарпического побега в молодом генеративном состоянии. Вегетативное размножение начинается в имматурном онтогенетическом состоянии и происходит в результате отделения лукович-деток, сформированных в пазухе листьев укороченной части розеточного или полурозеточного побега (на донце материнской луковицы).

Эфемероид. Весеннее отрастание отмечается в конце апреля — начале мая с появлением листьев, через 2–3 дня после отрастания на поверхности почвы выходит побег со сформированными бутонами, цветение наблюдается во второй декаде мая, семена созревают в конце мая — начале июня, вегетация заканчивается в середине июня. В середине августа в культуре отмечается вторичная вегетация. В природе вторичная вегетация наблюдается очень редко, во влажные годы.

Описание онтогенеза особей *G. pauciflora* было проведено в условиях культуры, выделено 8 онтогенетических состояний.

**Таблица 1.** Оценка признаков *Gagea pauciflora* (в баллах)  
**Table 1.** Assessment of the *Gagea pauciflora* characters (in points)

Признак Character	Баллы Points				
	I	II	III	IV	V
Высота растения, см Plant height, cm	4.6–5.5	5.6–6.5	6.7–7.6	7.7–8.6	8.7–9.6
Число стеблевых листьев Number of stem leaves	3.2–3.4	3.5–3.7	3.8–4.0	4.1–4.3	4.4–4.6
Число цветков на побеге Number of flowers on shoot	1.3–2.0	2.1–2.8	2.9–3.6	3.7–4.4	4.5–5.2
Плотность особей, экз./0.25 м <sup>2</sup> Density of individuals, plants/0.25 m <sup>2</sup>	0.9–21.2	21.3–41.6	41.7–62.0	62.1–82.4	82.5–102.8
Доля молодой фракции, $j-g_1$ , % Share of $j-g_1$ plants, %	77.6–81.2	81.3–84.9	85.0–88.6	88.7–92.3	92.4–96.0
Доля генеративной фракции $g_2-g_3$ , % Share of $g_2-g_3$ plants, %	4.1–7.7	7.8–11.4	11.5–15.1	15.2–18.8	18.9–22.5

Семена тонко-плоские, светло-коричневые, длина и ширина семени 0.2 и 0.3 см соответственно. Лабораторная всхожесть семян *G. pauciflora* высокая, 98%. Прорастание семян надземное. Проростки длиной до 1.5–2.0 см, главный корень длиной до 0.7 см.

С появлением настоящего листа особи переходят в *ювенильное* состояние. Розеточный лист нитчатый, без жилок, 2–6 см дл., основание листа широкое, представляет влагалище листа, которое после отмирания пластинки листа становится покровом луковицы. Луковички образуются из утолщенных оснований листьев, 0.2–0.3 см в диаметре. Главный корень отмирает. Корневая система представлена придаточными корнями в числе 4–5 и более, 0.7–1.0 см дл. Первый настоящий лист в середине июля засыхает и отмирает. В начале или середине августа отмечается вторичное отрастание, т.е. формируется узколинейный лист с 3–4 слегка выпуклыми жилками 3–8 см дл., в этом случае особи переходят в *имматурное* состояние. В некоторых случаях в имматурное состояние особи переходят на второй год вегетации. Луковицы увеличиваются до 0.3–0.4 см в диаметре и на базальной части укороченного побега на коротких столонах появляются луковички-детки каплевидной формы в числе 1–2 шт. По И.Г. Левичеву (Levichev, 2013), почки у луковичек-деток видов рода *Gagea* образуются во влагалище нижележащего листа на укороченном побеге, рост которого идет в направлении его дорсальной стенки. Растяжение stolона происходит в результате интеркалярного удлинения гипоподия первого

метамера боковой почки. Придаточные корни удлиняются до 1.2–1.5 см.

На второй или третий год особи переходят в *виргинильное* состояние. На побеге число листьев составляет 1–2, узколинейный надземный лист увеличивается в размере, выпуклые жилки листа становятся ребристыми в числе 5–6 шт., с внутренней стороны листа появляется вогнутость. В природе в виргинильном состоянии жилки остаются слегка выпуклыми, и виргинильное состояние особей выделяется по размеру листа и числу жилок. Диаметр луковиц – 0.4–0.5 см, число деток-луковиц увеличивается и может достигать 4. Корни углубляются до 1.5–2.5 см. В тот же год особи переходят в *молодое генеративное* состояние. Моноподиальный рост особей *G. pauciflora* после отмирания побега сменяется на симподиальный. В молодом генеративном состоянии особи представлены полурозеточным репродуктивным побегом высотой 8–12 см с 1–2 розеточными листьями. На побеге формируются до 2–4 стеблевых листа и 1, реже 2 цветка. Диаметр луковиц увеличивается до 0.5–0.7 см.

На 3-й или 4-й год особи переходят в *зрелое генеративное* состояние. Репродуктивный полурозеточный побег удлиняется до 5–15 см, он несет 1–3 розеточных листа и 4–5 стеблевых. В культуре число цветков на побеге может достигать 3–9 ( $5.5 \pm 0.7$ ), реже до 14, в природе число цветков не более 1–3 ( $1.5 \pm 0.1$ ). Диаметр цветка в культуре – 1.9–3.0 см, в природе 1.0–3.0 (табл. 2). Плод – коробочка 0.5–1.0 см дл. и 0.4–0.7 см шир. Диаметр луковиц увеличивается до 0.6–1.0 см.

**Таблица 2.** Биометрические данные *Gagea pauciflora* в зрелом генеративном состоянии  
**Table 2.** Biometric data of *Gagea pauciflora* at the mature generative stage

Признак Sign	Ценопопуляция Coenopopulation			
	Интродукционная Introduced	Реинтродукционная Reintroduced	Ценопопуляция 2 Coenopopulation 2	Ценопопуляция 3 Coenopopulation 3
Высота растения, см Plant height, cm	9.5 ± 0.5	4.6 ± 0.3	9.8 ± 0.5	6.7 ± 0.6
Число стеблевых листьев Number of stem leaves	4.4 ± 0.1	3.6 ± 0.2	3.2 ± 0.1	3.3 ± 0.2
Длина стеблевых листьев, см Length of stem leaves, cm	5.5 ± 0.6	4.5 ± 0.2	3.3 ± 0.8	4.8 ± 0.2
Ширина стеблевых листьев, см Width of stem leaves, cm	0.4 ± 0	0.3 ± 0	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0
Число прикорневых листьев Number of basal leaves	1.6 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.6 ± 0.2
Длина надземных листьев, см Length of aerial leaves, cm	13.7 ± 0.8	7.6 ± 0.4	12.1 ± 1.0	7.4 ± 0.6
Число цветков на побеге Number of flowers on the shoot	5.5 ± 0.7	2.1 ± 0.4	1.5 ± 0.1	1.5 ± 0.2
Диаметр цветка, см Flower diameter, cm	2.4 ± 0.1	2.2 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.9 ± 0.1

До старого генеративного состояния доживают единицы особей. Единственный экземпляр старой генеративной особи был зафиксирован в интродукционной популяции (табл. 4).

#### ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GAGEA PAUCIFLORA*

Природные ценопопуляции *Gagea pauciflora* изучены на остепненных склонах (ЦП 2 и 4) и вершине коренного берега (ЦП 1) и на второй надпойменной террасе р. Лены (ЦП 3). Ценопопуляция (ЦП 2), расположенная на южном склоне, испытывает слабый антропогенный пресс, ЦП 1 находится в условиях умеренного и ЦП 3 и 4 – в условиях сильного антропогенного воздействия, подвергаясь интенсивному вытаптыванию.

Интродукционная популяция *G. pauciflora* заложена в 1972 г., основой ее служили семена, собранные в ценопопуляциях, расположенных на степном склоне коренного берега в окр. г. Якутска. Позже в состав интродукционной популяции вошли образцы, собранные в разных точках якутской части ареала. Интродукционная популяция ежегодно самовозобновляется семенным и вегетативным путем. Плотность интродукционной популяции составляет 112.7 особей на 0.25 м<sup>2</sup> (табл. 3).

Плотность особей в природных ценопопуляциях довольно низкая и колеблется от 1 до 8 осо-

бей на 0.25 м<sup>2</sup>. Наиболее низкая плотность отмечается в ценопопуляциях, расположенных на склонах – ЦП 2 (0.9) и ЦП 4 (1.2). Здесь складываются особые условия, нежели на вершине коренного берега или на надпойменной террасе. Почвы на склонах песчаные, рыхлые, легко осыпаящиеся, весной с таянием снега возникают оползни, что часто приводит к гибели растений. Спокойный рельеф вершины коренного берега и второй надпойменной террасы более благоприятен для произрастания *G. pauciflora*. Плотность ценопопуляций здесь значительно выше – 8.3 особи на 0.25 м<sup>2</sup> в ЦП 1 и 5.6 в ЦП 3 (табл. 3). Сравнительно высокая плотность ценопопуляции 3, расположенной на участке с сильной антропогенной нагрузкой, свидетельствует об устойчивости *G. pauciflora* к вытаптыванию. Эта устойчивость обеспечивается эфемероидным циклом развития вида.

Реинтродукционная популяция была заложена в 2015 г. на второй надпойменной террасе в угасающей природной ценопопуляции *G. pauciflora*, в которой было зафиксировано всего 2 генеративные особи. Ценопопуляция входит в состав разнотравно-злаковой степи. В сообществе доминируют *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa pratensis* L., *Festuca lenensis*, всего присутствуют 14 видов. Высота травостоя составляет 60–70 см. Мохово-лишайниковый покров 2–3%. ОПП – 70–80%. Были высажены особи *G. pauciflora* в 2 ряда с минимальным нарушением напочвенного покрова:

**Таблица 3.** Демографические показатели ценопопуляций *Gagea pauciflora*  
**Table 3.** Demographic parameters of the *Gagea pauciflora* coenopopulations

Показатель Parameter	Ценопопуляция Coenopopulation					
	1	2	3	4	Интродукционная Introduced	Реинтродукционная Reintroduced
Плотность Density	8.3	0.9	5.6	1.2	112.7	73.5
$\Delta$	0.18	0.24	0.13	0.22	0.1	0.07
$\omega$	0.48	0.64	0.36	0.59	0.29	0.22
*	молодые young	зреющие ripening	молодые young	молодые young	молодые young	молодые young

Примечание: плотность особей вида в ценопопуляциях (число особей/0.25 м<sup>2</sup>);  $\Delta$  – индекс возрастности;  $\omega$  – индекс эффективности; \* – классификация популяций

Note: Density – density of the species individuals in coenopopulations (plants/0.25 m<sup>2</sup>);  $\Delta$  – index of age;  $\omega$  – efficiency index; \* – classification of populations

18 генеративных и 41 виргинильных (Nikolaeva et al, 2018). Плотность особей реинтродукционной популяции составила 14.7 на 0.25 м<sup>2</sup>. В течение последующих лет поток семенного и вегетативного потомства поддерживался на достаточно высоком уровне, и к 2019 г. плотность популяции возросла в 5 раз и составила 73.5 особи на 0.25 м<sup>2</sup>.

На основании полученных данных ценопопуляции *G. pauciflora* можно отнести к молодому нормальному неполночленному типу. Согласно классификации характерных спектров растений Л.Б. Заугольной (Zaugol'nova, 1994), видам со сложным онтогенезом и глубоким омоложением вегетативных зачатков свойственен левосторонний тип онтогенетического спектра. Онтогенетические спектры изученных ценопопуляций *G. pauciflora* показали, что все они имеют левосторонний тип. По классификации “дельта-омега” три ценопопуляции относятся к молодым (табл. 3), кроме ЦП 2, которая является зреющей ( $\Delta$  – 0.24,  $\omega$  – 0.64), в ее онтогенетическом спектре доля генеративных групп заметно превышает долю прегенеративных (57.1 и 42.9%, табл. 4). Близкой к зреющей является ЦП 4 ( $\Delta$  – 0.22,  $\omega$  – 0.59), в которой генеративная группа также превышает прегенеративную (53.8 и 46.2%), кроме того, в спектрах этих ценопопуляций отсутствуют ювенильные особи. Обе ценопопуляции расположены на склоне коренного берега. Онтогенетические спектры ЦП 1 и 3 двухвершинные, абсолютные максимумы особей отмечены в виргинильной и иматурной группах (36.2 и 35.7%), локальные пики расположены на средневозрастных группах особей (22.4 и 12.5%). В усредненном онтогенетическом спектре

природных ценопопуляций максимум особей приходится на виргинильную группу (26.9%).

В онтогенетических спектрах интродукционной и реинтродукционной популяций абсолютные максимумы приходятся соответственно на иматурную и ювенильную группы особей (31.0 и 49.6%). Самовозобновление популяций происходит семенным и вегетативным путем. Интродукционная популяция имеет двухвершинный спектр, локальный пик расположен на средневозрастной группе особей (8.0%).

**Таблица 4.** Онтогенетический спектр ценопопуляций *Gagea pauciflora*, %

**Table 4.** Ontogenetic spectrum of the *Gagea pauciflora* coenopopulations, %

Ценопопуляция Coenopopulation	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	$g_1$	$g_2$	$g_3$
1	10.3	24.1	36.2	7.0	22.4	–
2	–	14.3	28.6	35.7	21.4	–
3	23.2	35.7	19.7	8.9	12.5	–
4	–	23.1	23.1	38.4	15.4	–
***	8.4	24.3	26.9	22.5	17.9	–
Интродукционная Introduced	30.8	31.0	27.3	2.7	8.0	0.2
Реинтродукционная Reintroduced	49.6	28.6	12.9	4.8	4.1	–

Примечание: Прочерк – отсутствие особей данного онтогенетического состояния.

\*\*\* – усредненный онтогенетический спектр.

Note: A dash is for missing individuals of this ontogenetic stage.

\*\*\* – average ontogenetic spectrum.

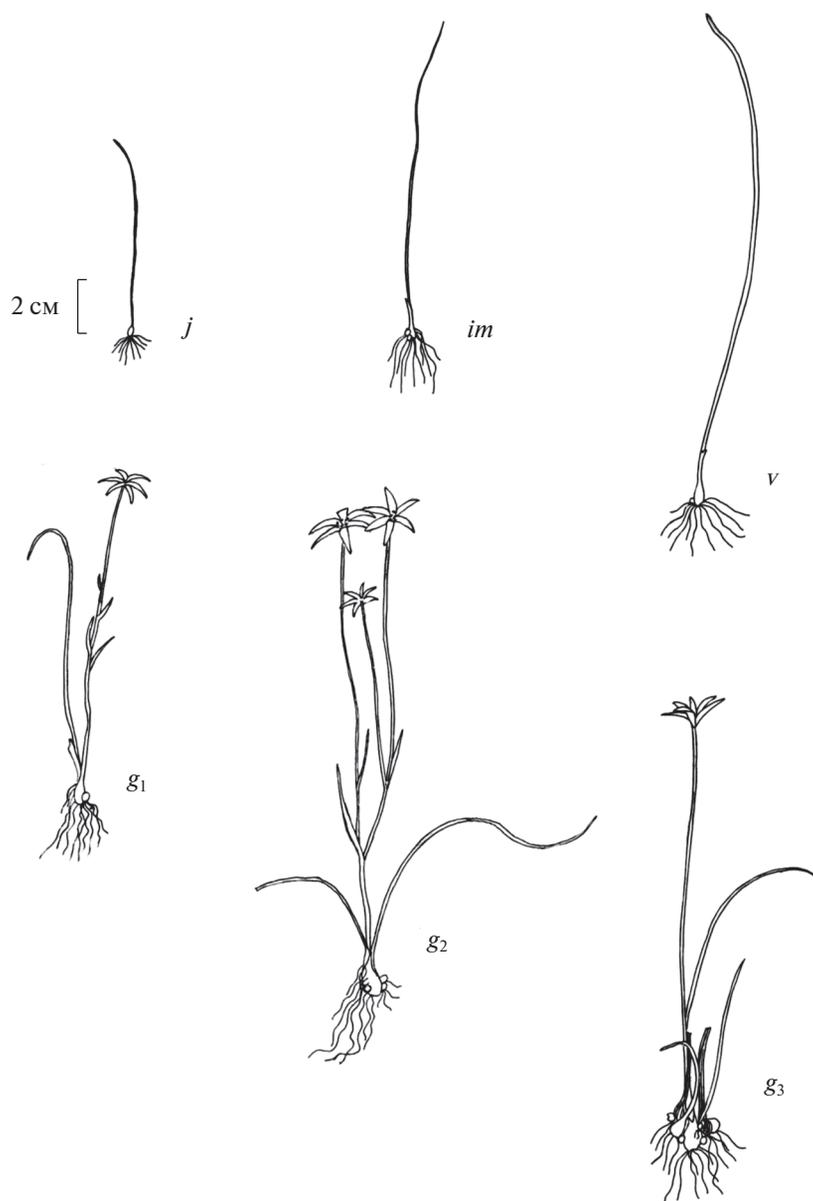
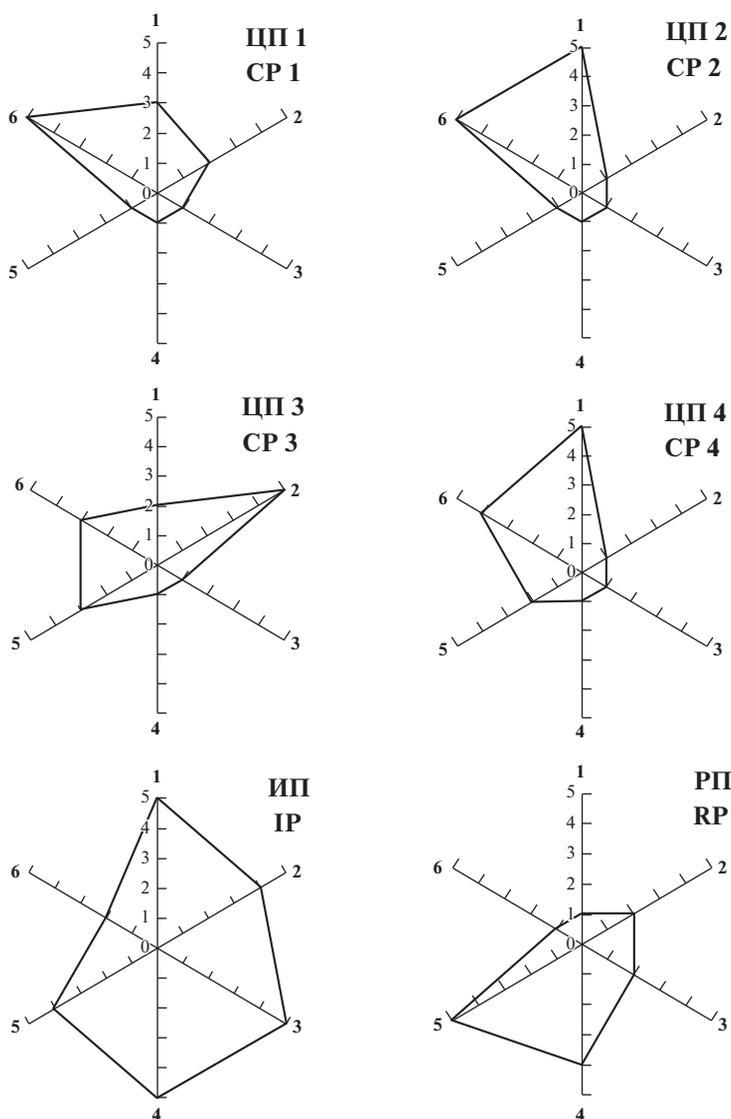


Рис. 1. Онтогенез *Gagea pauciflora* в культуре.  $j-g_3$  — онтогенетические состояния.

Fig. 1. Ontogeny of *Gagea pauciflora* under cultivation.  $j-g_3$  — ontogenetic stages.

По показателям организменных и популяционных признаков *G. pauciflora* проведена оценка состояния ценопопуляций. По организменным признакам наиболее высокими показателями отличается интродукционная популяция (14 баллов, рис. 2). В природных ценопопуляциях эти показатели имеют средние значения (6–8), в реинтродукционной популяции сумма организменных баллов равна 5. Вероятно, это объясняется тем, что в состав интродукционной популяции, из которой черпался материал для реинтродукции, входили и образцы, которые выращивались в течение длительного времени (с 1972 г.) и перенесли значительные генетические изменения,

что затруднило их адаптацию в природных условиях. По популяционным признакам все изученные природные ценопопуляции имеют средние показатели (по 7 баллов). Высокие баллы имеют интродукционная и реинтродукционная популяции (11 и 10). Таким образом, по сумме баллов наиболее благоприятные условия складываются в интродукционной популяции (25). В условиях регулярного ухода, полива, питания и отсутствия конкуренции растения проявляют свои максимальные организменные возможности. Остальные популяции находятся в удовлетворительных условиях для произрастания (13–15 баллов).



**Рис. 2.** Диаграмма состояния ценопопуляций *Gagea pauciflora* (в баллах).

*Организменные признаки* (средневозрастной генеративной особи): 1 – высота растения, см; 2 – число стеблевых листьев; 3 – число цветков на побеге; *популяционные признаки*: 4 – плотность особей, экз./0.25 м<sup>2</sup>; 5 – доля молодой фракции ( $j-g_1$ ), %; 6 – доля генеративной фракции ( $g_2-g_3$ ), %. ИП – интродукционная популяция; РП – реинтродукционная популяция.

**Fig. 2.** Diagram of the state of *Gagea pauciflora* coenopopulations (CP), in points.

*Characters of organism* (mature generative plant): 1 – plant height, cm; 2 – number of stem leaves; 3 – number of flowers on the shoot; *characters of populations*: 4 – density of individuals, plants/0.25 m<sup>2</sup>; 5 – share of  $j-g_1$ , %; 6 – share of  $g_2-g_3$ , %. IP – introduced population; RP – reintroduced population.

### ВЫВОДЫ

В результате изучения онтогенеза и состояния 4 природных ценопопуляций, интродукционной и реинтродукционной популяций *Gagea pauciflora* можно сделать следующие выводы:

1. *G. pauciflora* – многолетнее луковичное травянистое растение с монокарпическими побегами. Мезоксерофит. Эфемероид. Смена монопоидиального нарастания на симподиальное отмечается на 2-й или 3-й год после отмирания

монокарпического побега в молодом генеративном состоянии. Вегетативное размножение начинается в имматурном онтогенетическом состоянии и происходит в результате отделения луковиц-деток, сформированных в пазухе листьев укороченной части розеточного или полурозеточного побега (на донце материнской луковицы).

2. В онтогенезе *G. pauciflora* выделены 8 онтогенетических состояний.

3. Изученные ценопопуляции *G. pauciflora* относятся к молодому нормальному неполночленному типу. Усредненный онтогенетический спектр является левосторонним, абсолютный максимум в нем приходится на виргинильную группу особей и совпадает с характерным типом спектра.

4. По оценке организменных и популяционных показателей природных ценопопуляции *G. pauciflora* находятся в относительно одинаковых и удовлетворительных условиях для произрастания. В силу биологических особенностей вид довольно устойчив к вытаптыванию.

5. Оценка состояния популяций показала, что в наиболее благоприятных условиях произрастания находится интродукционная популяция *G. pauciflora*. В культуре в условиях регулярного ухода, полива, питания, отсутствия конкурентов растения проявляют свои максимальные организменные возможности. Интродукция *G. pauciflora* может быть одним из надежных способов его сохранения.

6. Сравнительное изучение состояния природных ценопопуляций, интродукционной и реинтродукционной популяций показали целесообразность восстановительных мероприятий. В реинтродукционной популяции генеративными особями в течение 5 лет на достаточно высоком уровне поддерживается поток семенного и вегетативного потомства, позволяющий повысить плотность восстановленной популяции в 5 раз.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания Института биологических проблем криолитозоны СО РАН на 2017–2020 гг. по теме “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (№ госрегистрации АААА-А17–117020110056-0).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Baranova] Баранова М.В. 1990. Лилии. Л. 384 с.  
[Flora...] Флора Сибири. 1987. Araceae-Orchidaceae. Новосибирск. 272 с.

[Konspekt...] Конспект флоры Якутии. 2012. Сосудистые растения. Новосибирск. 272 с.

[Korchagin] Корчагин А.А. 1964. Видовой состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. 3. С. 39–62.

[Krasnaya...] Красная книга Республики Саха (Якутия). 2017. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. М. 1: 412 с.

[Levichev] Левичев И.Г. 2001. Новые виды *Gagea* Salisb. (Liliaceae) из западных районов Азии. — Turczaniowia. 4 (1–2): 5–35.

[Levichev] Левичев И.Г. 2013. Структурные особенности побегов *Lloydia*, *Gagea*, *Kharkevichia* (Liliaceae) как эволюционная изменчивость модулей мезомой природы у однодольных. — Бот. журн. 98 (4): 409–452.

[Nikolaeva et al.] Николаева О.А., Данилова Н.С., Андросова Д.Н. 2018. Реставрация ценопопуляций редкого вида *Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb. на природной территории Якутского ботанического сада. — Вестник Северо-Восточного федерального ун-та им. М.К. Амосова. Якутск. 1 (63): 30–37.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах — Тр. БИН АН СССР. 3 (6): 7. 197 с.

[Serebrjakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений: Учеб. пособие для гос. ун-тов. М.: 392 с.

[Sorokopudova] Сорокопудова О.А. 2005. Биологические особенности лилий в Сибири. Белгород. 244 с.

[Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.

[Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. 1988. М. 184 с.

[Uranov] Уранов А.А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. С. 3–8.

[Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.

[Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.

[Zhivotovskij] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. — Экология. 1: 3–7.

## ONTOGENY AND COENOPOPULATION STRUCTURE OF *GAGEA PAUCIFLORA* (LILIACEAE) IN THE CENTRAL YAKUTIA

O. A. Nikolaeva, V. V. Semenova<sup>#</sup>, and N. S. Danilova

*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS*

*Lenin Ave., 41, Yakutsk, 677980, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru*

The article presents the study of 4 natural coenopopulations of *Gagea pauciflora* growing in various environmental conditions and the introduced and reintroduced populations of the plant in the Central Yakutia. The studied coenopopulations belong to the young normal incomplete type, and have a left-sided type of the on-

togenetic spectrum. The assessment of the state of the populations showed that the introduced population grows under favorable conditions. The remaining populations are in passable conditions for growth (13–15 points). It is under cultivation, with a regular care, watering, nutrition, removal of competitors, when the plants show their maximum capacities. One of the surest ways of the *Gagea pauciflora* conservation can be its cultivation. A comparative study of the state of the natural coenopopulations, introduced and reintroduced populations showed the advisability of restoration measures. In the reintroduced population, the flow of seed and vegetative offspring has been maintained at a sufficiently high level for 5 years, that has allowed to increase the density of the restored population 5 times.

*Keywords:* *Gagea pauciflora*, ontogeny, coenopopulations, ontogenetic spectrum, introduced population, reintroduced population, Central Yakutia

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS for 2017–2020: “Fundamental and applied aspects of the study of the vegetation world diversity of the Northern and Central Yakutia” (AAAA–A17–117020110056–0).

#### REFERENCES

- Baranova M.V. 1990. Lilii. [Lilies]. L. 384 s. (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 1994. Struktura populjatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoring [Method of collecting and the amount of material]: Diss... Doct. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovski L.A. 2001. Ontogenetic state, the effective density of population and classification population. — *Ecologia*. 1: 3–7 (In Russ.).
- Konspekt flory Yakutii. Sosudistye rasteniya. 2012. [Synopsis of the Yakutian flora. Vascular plants]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1964. The species composition of plant communities and the methods of its study. — In: *Polevaya geobotanika*. 3. P. 39–62 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutia) 2017. [Red Book Republic of the Sakha (Yakutia)]. Rare and endangered plant and mushroom species. Moscow. 1: 412 p. (In Russ.).
- Levichev I.G. 2001. New species of *Gagea* Salisb. (Liliaceae) from Western Asia. — *Turczaninowia*. 4 (1–2): 5–35 (In Russ.).
- Levichev I.G. 2013. Structural features of the shoots of *Lloydia*, *Gagea*, *Kharkevichia* (Liliaceae) as evolutionary variability of mesomic modules in monocotyledons. — *Botanicheskij zhurnal*. 98 (4): 409–452 (In Russ.).
- Nikolaeva O.A., Danilova N.S., Androsova D.N. 2018. Restoration of coenopopulations of the rare species *Gagea pauciflora* (Turcz. Ex Trautv.) Ledeb. on the natural territory of the Yakut Botanical Garden. — *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta im. M.K. Ammosova. Jakutsk*. 1 (63): 30–37 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. — *Tr. BIN AN SSSR*. 3 (6): 7–197 (In Russ.).
- Serebrjakov I.G. 1952. Morfologija vegetativnykh organov vysshih rastenij [Morphology of vegetative organs of higher plants]: Ucheb. posobie dlja gos. un-tov. M.: 392 s.
- Sorokopudova O.A. 2005. Biologicheskie osobennosti lilii v Sibiri. Belgorod. [Biological features of lilies in Siberia]. 244 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1967. Ontogeny and age composition of the population. — In: *Ontogenez i vozrastnoi sostav populjatsii tsvetkovykh rastenii*. Moscow. P. 3–8 (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Age range fitocoenopopulation as a function of time and energy wave processes. — *Biol. nauki*. 2: 7–34 (In Russ.).
- Flora Sibiri. 1987. [Flora of Siberia]. Vol. 4: Araceae – Orchidaceae. Novosibirsk. 208 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rastenii (Osnovnye ponjatiya i struktura). 1976. [Coenopopulations plants: basic concepts and structure]. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsenopopulyatsii rastenii: Ocherki populyacionnoi biologii. 1988. [Coenopopulations plants: essays in population biology]. 184 p. (In Russ.).

## НОВЫЕ ВИДЫ ДИАТОМОВЫХ (BACILLARIOPHYTA) ДЛЯ ФЛОРЫ ЗАЛИВА КАРА-БОГАЗ-ГОЛ (КАСПИЙСКОЕ МОРЕ)

© 2021 г. С. А. Булатов

Международный институт моделирования и прогнозирования развития морских и гипергалинных экосистем  
пос. Майданово, 18, 19, Клин, Московская обл., 141603, Россия

e-mail: mimgе\_rus@mail.ru; mimgе2020@gmail.com

Поступила в редакцию 27.02.2020 г.

После доработки 15.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Впервые проведены электронно-микроскопические исследования с использованием сканирующего электронного микроскопа диатомовых водорослей (Bacillariophyta) из гипергалинного залива Кара-Богаз-Гол, позволившие выявить 8 новых для флоры залива видов, способных обитать при солёности воды от 44.0 до 240.0‰. Выявлено, что клетки *Staurosira binodis* и *Fragilaria capucina* отличаются меньшим числом структурных элементов на створках, чем указывалось ранее в диагнозах. Размеры створок *S. binodis* из залива также расходятся с общепринятыми диагнозами. Показан предел солёности, при котором в условиях залива происходит редукция количества структурных элементов на створках диатомовых водорослей. Виды *Aulacoseira ambigua*, *Planothidium lanceolatum*, *S. binodis*, *F. rumpens*, *F. vaucheriae*, *F. famelica* и *Pantocsekiella ocellata* впервые приводятся для Каспийского моря.

**Ключевые слова:** Bacillariophyta (или диатомовые), флористические находки, изменчивость признаков, солёность вод, Кара-Богаз-Гол, Каспийское море

DOI: 10.31857/S000681362101004X

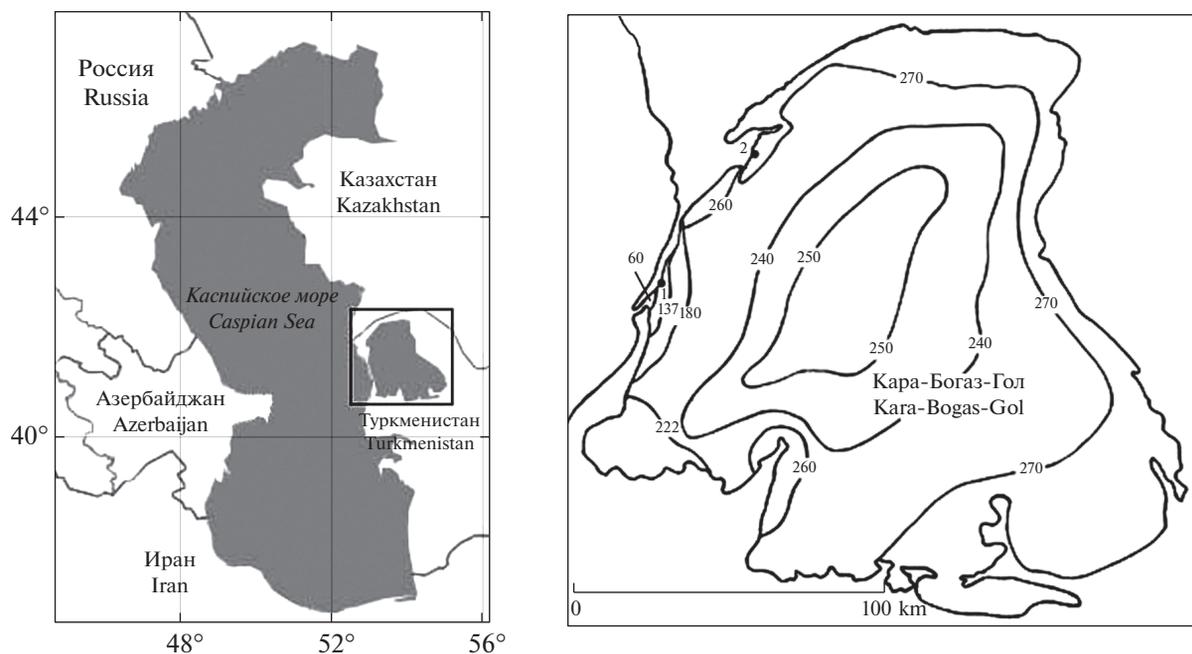
Залив Кара-Богаз-Гол является самым крупным природным соляным резервуаром морского происхождения, расположенным в восточной части Каспийского моря на территории Туркменистана, с длиной по меридиану 165 км и параллели 154 км и границами между 50°40'E–52°30'E и 40°35'N–41°50'N (Аковетский, Богданов, 1988). Залив Кара-Богаз-Гол связан с Каспийским морем проливом Карабогазгол, через который морские воды Каспия в огромных количествах поступают в залив (Leroy et al., 2006). Площадь поверхности зеркала залива составляет около 18000 км<sup>2</sup>, уровень воды в нем на 28 м ниже уровня Каспийского моря. Солёность вод залива колеблется от 40.0 до 270.0‰ (Bulatov, Shakirova, 2005). Более постоянная величина солёности в заливе отмечается в его центральной части, менее постоянная — в литоральной зоне водоема.

Первые сведения по альгофлоре залива Кара-Богаз-Гол содержатся в работе А.Д. Пельша (Pel'sh, 1936). Позднее Н.И. Караева (Karaeva, 1972) приводит сведения об обитании 21 вида и разновидностей диатомовых водорослей в заливе Кара-Богаз-Гол при солёности 20.4‰. Более подробное изучение таксономического разнообразия и экологии диатомовых водорослей в заливе

Кара-Богаз-Гол были проведены в начале 2000-х годов, в результате чего список был расширен до 65 видов и разновидностей (Bulatov, 2002, 2004). Причем, из 21 таксона диатомовых водорослей, упоминаемых в работе Н.И. Караевой, для залива Кара-Богаз-Гол, автором настоящей работы было отмечено только 5 таксонов. Возможно, что изменение таксономического разнообразия диатомовых водорослей в заливе Кара-Богаз-Гол связано с его полным перекрытием в 1980 г. дамбой, оказавшей существенное влияние на химический состав рассолов (Bulatov, 2020), в результате чего залив полностью высох. В 1992 г. дамба, преграждавшая путь морских вод из Каспийского моря в залив, была разрушена, отток вод в залив был восстановлен.

Недавние исследования диатомовых водорослей залива Кара-Богаз-Гол позволили описать новый для науки вид — *Brachysira carabogazgolensis* Bulatov, обитающий при солёности 50.0‰ (Bulatov, 2020). Следует отметить, что этот вид является единственным в мире представителем рода *Brachysira* Kützing, обитающим исключительно в условиях гипергалинных вод.

Наши предыдущие исследования показали, что диатомовые водоросли залива Кара-Богаз-



**Рис. 1.** Карта-схема расположения залива Кара-Богаз-Гол с указанием величин солености на акватории залива, по литературным данным, в 2000–2001 гг. (Bulatov, Shakirova, 2005), а также расположением станций отбора проб диатомовых водорослей. Станция 1 – зона смешения вод, район с координатами 41°06'43"N – 52°54'32"E; Станция 2 – коса Карасукут, район с координатами 41°32'51"N – 52°52'13"E.

**Fig. 1.** Schematic map of the location of Kara-Bogaz-Gol Bay, indicating salinity values in the area of the bay according to published data in 2000–2001 (Bulatov, Shakirova, 2005), and the diatom sampling stations. Station 1 – mixing zone, 41°06'43"N – 52°54'32"E; Station 2 – Karasukut, 41°32'51"N – 52°52'13"E.

Гол представлены множеством мелких форм, структура которых трудно различима при изучении с помощью световой микроскопии. В этой связи, для уточнения видовой принадлежности таких мелких форм, мы использовали метод электронной микроскопии.

В ходе проведенных исследований было выявлено 8 новых для флоры Кара-Богаз-Гола видов диатомовых водорослей, в отношении которых ранее отсутствовали сведения об обитании в природных рассолах, семь из них являются новыми для Каспийского моря.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей статьи послужили пробы, собранные автором в течение 2000–2001 гг. с двух станций в акватории залива Кара-Богаз-Гол, первая станция располагалась в акватории зоны смешения вод залива и Каспийского моря (далее по тексту – зона смешения вод), в районе с координатами 41°06'43"N, 52°54'32"E, а вторая – у косы Карасукут, в районе с координатами 41°32'51"N, 52°52'13"E (рис. 1).

Освобождение створок от органического содержимого проводили методом сжигания концентрированной серной кислотой (Opredelitel'..., 1951; Vodorosli ..., 1989). Исследование проводи-

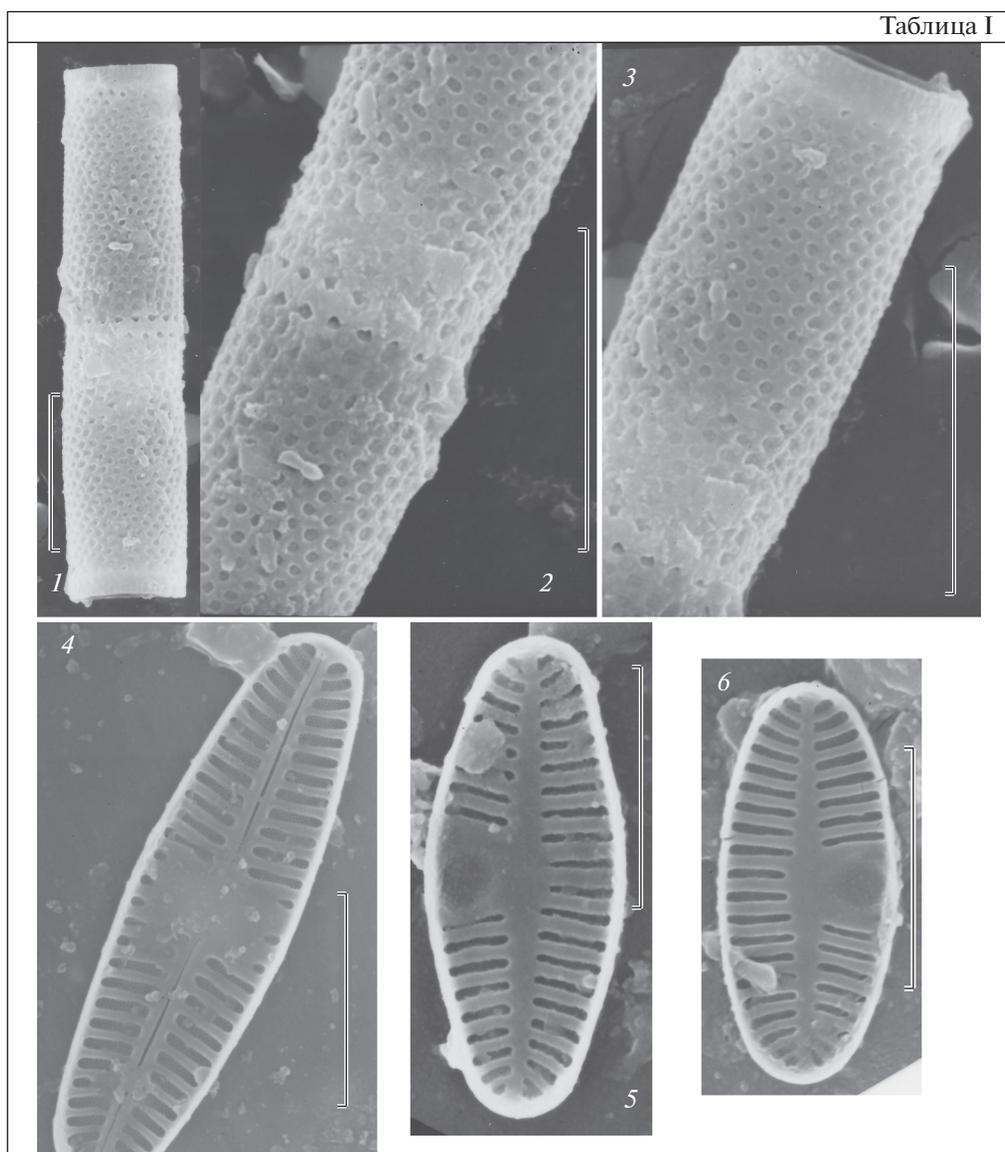
лось на базе Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (пос. Борок, Ярославская область) с помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL JSM-25S. Препараты напылялись золотом с помощью установки марки Eico IB 3 ion coater.

Фотографии створок диатомовых водорослей из залива Кара-Богаз-Гол являются частью коллекции С.А. Булатова, находящейся в Международном институте моделирования и прогнозирования развития морских и гипергалинных экосистем.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые проведено изучение диатомовых водорослей залива Кара-Богаз-Гол с использованием сканирующей электронной микроскопии, позволившей выявить особенности структуры створок мелких форм диатомовых водорослей в условиях обитания в водах с высоким содержанием солей. Описание 8 новых для залива Кара-Богаз-Гол видов диатомовых, а также их фотографии, приводятся ниже.

*Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen 1979 (табл. I, 1–3)



**Таблица I.** 1–3 – *Aulacoseira ambigua* (1 – соединенные створки; 2 – видны соединительные шипы и форма ареол; 3 – структура загиба створки); 4–6 – *Planothidium lanceolatum* (4 – шовная створка, 5, 6 – бесшовная створка). Масштабная линейка: 1–6 – 10 мкм.

**Table I.** 1–3 – *Aulacoseira ambigua* (1 – connected valves; 2 – view of linking spines and areolae shape; 3 – structure of valve mantle); 4–6 – *Planothidium lanceolatum* (4 – raphe valve, 5, 6 – rapheless valve). Scale bars: 1–6 – 10  $\mu\text{m}$ .

Панцирь высокоцилиндрический. Створки диаметром 6.4–9.8 мкм. Загиб высотой 14.4–16.6 мкм. Структура загиба створки в виде продольных спирально закрученных рядов ареол, 16–17 поперечных рядов ареол в 10 мкм и 17–18 продольных рядов ареол в 10 мкм. Соединительные шипы – раздвоенные на концах.

При изучении в световом микроскопе *A. ambigua* внешне сходен с *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen. Но детальное изучение структуры *A. ambigua* из залива Кара-Богаз-Гол в сканирующем электронном микроскопе выявило ряд морфологических отличий от *A. granulata*, в том числе в

строении соединительных шипов. На особенность строения соединительных шипов у *A. ambigua*, которые раздвоены на концах, как отличительный признак от *A. granulata*, также указывают в своей работе К. Krammer и Н. Lange-Bertalot (1991a). Кроме того, на наш взгляд, отличительной особенностью *A. ambigua* от *A. granulata* является большее число ареол в поперечных и продольных рядах, что также не опровергается другими исследователями (Usol'tseva, Likhoshvay, 2007; Genkal, Chekryzheva, 2015; Kulikovskiy et al., 2016). Еще одной характерной особенностью *A. ambigua*, отличающей его от *A. granulata*, является на-

личие спирально правосторонне закрученных рядов ареол, берущих начало между шипами (Houk, 2003, Tab. XXVIII, Fig. 1–15), что также наблюдалось на исследованном нами материале.

Следует отметить, что ранее исследователями диатомовых водорослей Каспийского моря А.И. Прошкиной-Лавренко и И.В. Макаровой ставилась под сомнение возможность обитания *A. ambigua* в Каспийском море, а все ранее встречаемые единичные клетки *A. ambigua*, по их мнению, были отмершими, случайно попавшими в воды Северного Каспия с водами рек Волги и Урала (Proshkina-Lavrenko, Makarova, 1968). Однако, как показали наши исследования, вид *A. ambigua* свободно акклиматизировался в условиях высокосоленых вод залива Кара-Богаз-Гол, где отмечался в большом количестве в районе зоны смешения вод, характеризующейся непостоянством минерализации.

В заливе вид отмечался в прибрежном планктоне в виде колоний, состоящих в основном из соединенных между собой двух, реже трех клеток, при солености 50.0–210.0‰ и температуре воды 18.0–22.5°C. Максимальное развитие *A. ambigua* отмечалось в мае–июле и октябре в районе зоны смешения вод.

Для Каспийского моря вид указывается впервые.

Ранее считалось, что *A. ambigua* относится к планктонным пресноводным видам, предпочитающим мезотрофные и эвтрофные водоемы (Opredelitel' ..., 1951; Krammer, Lange-Bertalot 1991a; Genkal, Vekhov, 2007; Genkal, Trifonova, 2009; Kulikovskiy et al., 2016).

*Planothidium lanceolatum* (Brébisson) Lange-Bertalot 1999 (табл. I, 4–6)

Створки ланцетные, короткие или длинные, длиной 16.8–31.8 мкм, шириной 7.3–9.5 мкм, концы широкозакругленные. На створке со швом имеется линейное осевое поле, центральное поле прямоугольно расширено в стороны, не доходит до краев створки. На бесшовной створке расположено линейно-ланцетное осевое поле, в центральной части имеется подковообразная структура. Штрихи радиальные, грубые, с многорядными ареолами на обеих створках, 9–11 штрихов в 10 мкм.

В заливе вид отмечался в прибрежном планктоне зоны смешения вод и косы Карасукут при солености 50.0–240.0‰ и температуре воды 19.0–25.0°C. Максимальное развитие *P. lanceolatum* наблюдалось в сентябре и октябре.

Для Каспийского моря приводится впервые. Имеются сведения об обитании *P. lanceolatum* в Ивановском, Угличском, Горьковском, Чебок-

сарском водохранилищах, а также низовьях Волги (Genkal, 1992).

Ранее указывался исключительно как пресноводный вид, широко распространенный в водоемах различного типа (Opredelitel' ..., 1951; Kogan et al., 1985; Krammer, Lange-Bertalot, 1991b; Kulikovskiy et al., 2016).

*Staurosira binodis* (Ehrenberg) Lange-Bertalot 2011 (табл. II, 1–3)

Клетки одиночные. Створки широколанцетные, посередине суженные, длиной 22.3–25.7 мкм, шириной 5.4–8.6 мкм. Концы оттянутые, клювовидные. Осевое поле линейное или ланцетное. Штрихов 8–11 в 10 мкм.

У встреченного в заливе *S. binodis* количество штрихов на створках было значительно меньше (8–11 в 10 мкм), в отличие от указаний в диагнозах (13–16 в 10 мкм) (Kulikovskiy et al., 2016). Из литературных источников известно, что длина и ширина створок *S. binodis* составляет 7.0–21.0 мкм и 4.0–6.0 мкм, соответственно (Kulikovskiy et al., 2016), наши исследования показали, что *S. binodis* обладает створками большего размера (22.3–25.7 мкм и 5.4–8.6 мкм).

В заливе вид встречался в прибрежном планктоне, при солености 50.0–240.0‰ и температуре воды 19.0–25.0°C. В больших количествах отмечался в сентябре и октябре в районах зоны смешения вод и косы Карасукут.

Для Каспийского моря *S. binodis* приводится впервые.

Солоноватоводный широко распространенный вид (космополит), в стоячих эвтрофных и мезотрофных водоемах, а также среди обрастающих (Opredelitel' ..., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991a; Kulikovskiy et al., 2016).

*Fragilaria capucina* Desmazières 1830 (табл. II, 4)

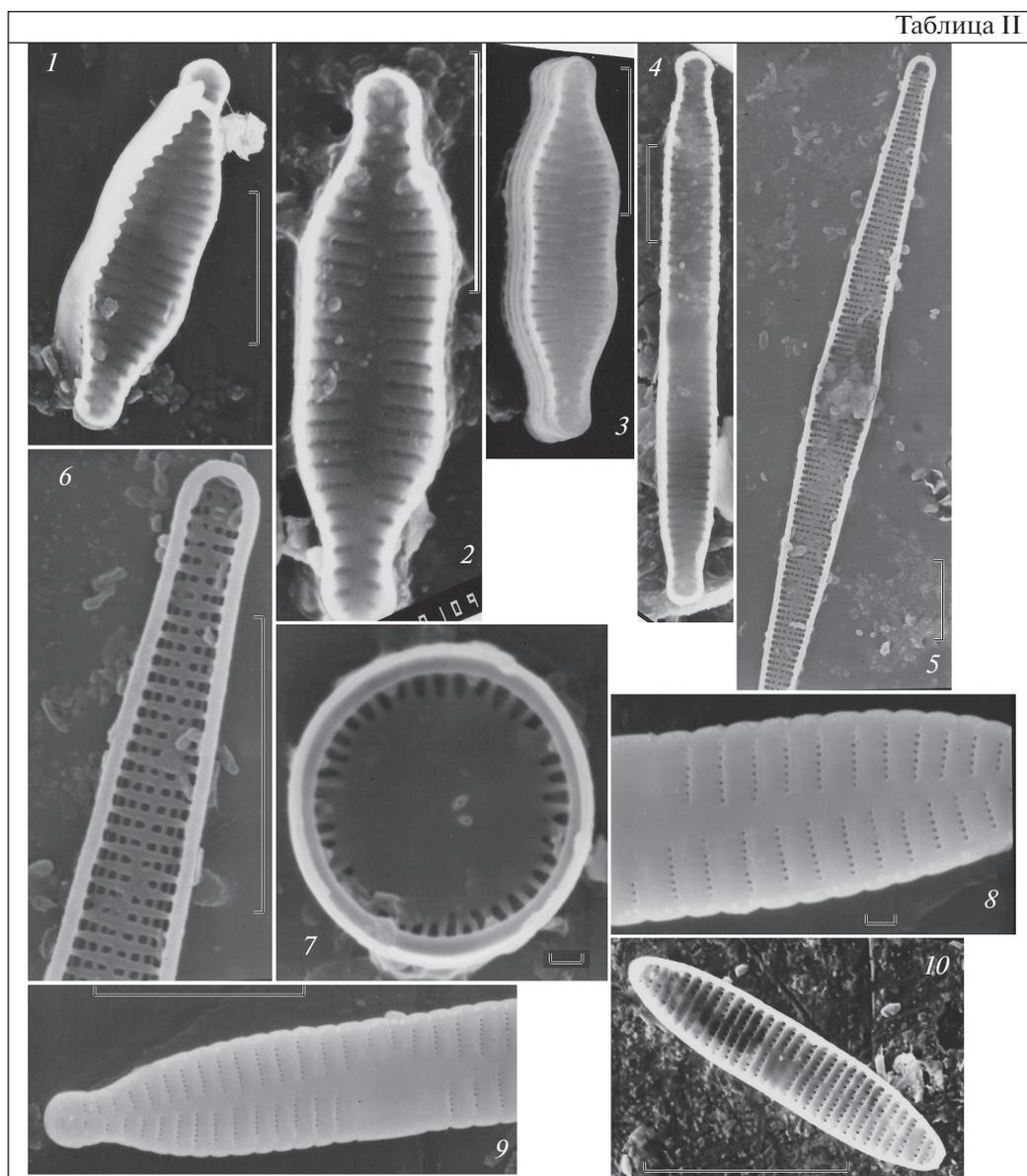
Створки линейные, с ровными краями и оттянутыми головчатыми концами, длиной 53.9–57.8 мкм, шириной 3.6–5.8 мкм. Осевое поле линейное. Центральное прямоугольное. Штрихи линеолированные, 8–10 в 10 мкм.

В существующих диагнозах для данного вида приводится 12–17 штрихов в 10 мкм (Krammer, Lange-Bertalot, 1991a; Hofmann et al., 2011; Kulikovskiy et al., 2016).

Вид отмечался в прибрежном планктоне, при солености 240.0‰ и температуре воды 25.0°C. Максимальное развитие наблюдалось в сентябре в районе косы Карасукут.

В литературе имеются указания на обитание *F. capucina* в составе планктона в иранском секторе Каспийского моря (Bagheri, Fallahi, 2014).

Солоноватоводный широко распространенный вид (Opredelitel' ..., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991a).



**Таблица II.** 1–3 – *Staurosira binodis* (вид со створки); 4 – *Fragilaria capucina* (вид со створки); 5, 6 – *F. rumpens* (5 – вид со створки, 6 – конец створки, виден двугубый вырост); 7 – *Pantocsekiella ocellata* (вид со створки); 8, 9 – *F. vaucheriae* (8 – вид структуры створки, 9 – вид со створки, видна центральная часть створки); 10 – *F. famelica* (вид со створки). Масштабные линейки: 1–6, 9, 10 – 10 мкм, 7, 8 – 1 мкм.

**Table II.** 1–3 – *Staurosira binodis* (valve view); 4 – *Fragilaria capucina* (valve view); 5, 6 – *F. rumpens* (5 – valve view, 6 – valve from the end, view of labiate process); 7 – *Pantocsekiella ocellata* (valve view); 8, 9 – *F. vaucheriae* (8 – valve structure, 9 – valve view, central part of the valve is visible); 10 – *F. famelica* (valve view). Scale bars: 1–6, 9, 10 – 10  $\mu\text{m}$ , 7–8 – 1  $\mu\text{m}$ .

*F. rumpens* (Kützing) G.W.F. Carlson 1913 (табл. II, 5, 6)

Створки ланцетные, посередине слегка расширенные, с клювовидными широко закругленными концами, длиной 65.4–68.0 мкм, шириной 5.0–5.5 мкм. Поперечные штрихи линеолированные, 16–18 в 10 мкм. Центральное поле почти округлое, осевое – линейное. На одном из концов створки имеется двугубый вырост.

В заливе отмечен в прибрежном планктоне при солености 73.2 ‰ и температуре воды 22.5°C. Развитие наблюдалось в июне в районе зоны смешения вод.

Для Каспийского моря *F. rumpens* приводится впервые. Имеются сведения об обитании вида в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском водохранилищах (Genkal, 1992).

Ранее считался исключительно пресноводным широко распространенным видом, встречающимся в водоемах различного типа (Opredelitel' ..., 1951; Hofmann et al., 2011; Kulikovskiy et al., 2016).

*F. vaucheriae* (Kützing) J.V. Petersen 1938 (табл. II, 8, 9)

Створки удлиненно ланцетные, длиной 36.4 мкм, шириной 3.6 мкм, концы оттянутые, почти головчатые. Штрихи пунктирные, радиальные, 10 в 10 мкм. Осевое поле ланцетное, центральное расширенное в одном направлении до края створки.

В заливе *F. vaucheriae* отмечен в прибрежном планктоне, при солености 50.0‰ и температуре воды 19.0°C. В небольшом количестве вид развивался в октябре в районе зоны смешения вод.

Для Каспийского моря вид приводится впервые. Имеются сведения об обитании *F. vaucheriae* по всей Волге (Genkal, 1992).

Солоноватоводный широко распространенный вид, встречается в литорали стоячих и текучих водоемов, обрастая макрофиты (Opredelitel' ..., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991a; Kulikovskiy et al., 2016).

*F. famelica* (Kützing) Lange-Bertalot 1980 (табл. II, 10)

Створки линейно-ланцетные, сужающиеся к широко закругленным концам, длиной 18.0 мкм, шириной 3.9 мкм. Штрихи прямые, в виде ареол, 17 в 10 мкм. Осевое поле узколинейное, центральное поле односторонне расширено к краю створки с короткими штрихами.

В заливе встречен в прибрежном планктоне, при солености 44.0 ‰ и температуре воды 5.0°C. Развитие *F. famelica* наблюдалось в октябре в районе зоны смешения вод.

Для Каспийского моря вид приводится впервые.

Пресноводный и солоноватоводный вид (Hofmann et al., 2011).

*Pantocsekiella ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Acs 2016 (табл. II, 7)

Створки круглые, 6.0–8.6 мкм в диаметре. Краевая зона с короткими штрихами, различной длины, 20–23 штриха в 10 мкм. В центре створки расположено 2–3 выроста с опорами, в краевой зоне створки также имеются выросты с опорами в количестве 7–8, располагающиеся через каждые четыре-шесть штрихов.

В заливе вид встречался в прибрежном планктоне на глубине 0.5 м при солености 50.0–72.3‰ и температуре воды 18.0–22.5°C. Максимальное

развитие наблюдалось в июле и октябре в районе зоны смешения вод.

Для Каспийского моря вид приводится впервые.

По данным более ранних литературных источников, *P. ocellata* является олигогалобом, предпочитающим пресные воды (Krammer, Lange-Bertalot, 1991a; Acs et al., 2016).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты указывают на перспективность продолжения исследований диатомовых водорослей в гипергалинном заливе Кара-Богаз-Гол с целью установления их более полного таксономического разнообразия, формируемого в условиях высокосоленых вод уникального природного водоема, а также выявления различных экологических форм, способных адаптироваться в условиях высокого содержания солей в воде.

Анализ литературных данных по схожим экосистемам показал, что видовой состав диатомовых водорослей залива Кара-Богаз-Гол существенно отличался от видового состава, географически близко расположенного и сопоставимого по размерам Аральского моря на этапе ультрагалинизации. Так, для донных отложений Арала, соленость которого колебалась от 81.0 до 136.0‰, в период с 2002 по 2009 г. приводится список из 97 таксонов диатомовых водорослей (Sapozhnikov, 2010; Sapozhnikov et al., 2009), из которых только 17 таксонов отмечены в заливе Кара-Богаз-Гол. Центрическая диатомея *Actinocyclus octonarius* Ehrenberg, обитающая в мелководном Кара-Богаз-Голе при солености 40.0–250.0‰ (Bulatov, 2002), отмечалась в Арале на глубине 24.6 м при солености 92.0‰, и в изобилии встречалась до глубины 15 м (Sapozhnikov et al., 2009). Кроме *A. octonarius*, в Аральском море развивались *Campylodiscus neofastuosus* Ruck et Nakov при солености 93.0‰ и *Nitzschia sigma* (Kützing) W. Smith при солености 136.0‰ (Sapozhnikov, 2010), являющиеся обычными для береговых альгоценозов залива Кара-Богаз-Гол.

Установлено, что наибольшей изменчивостью в условиях высокой минерализации вод залива обладают популяции *Staurosira* Ehrenberg и *Fragilaria* Lyngbye, которая проявилась в виде увеличения размеров створок и уменьшения числа структурных элементов на створках, отличного от их количества, указываемого в ранее известных систематических диагнозах. Признаки изменчивости в виде редукции количества структурных элементов створок диатомовых водорослей, в условиях залива Кара-Богаз-Гол отмечались

уже при солености 240.0‰. Аналогичная картина наблюдалась нами ранее у некоторых видов рода *Mastogloia* Thwaites ex W. Smith (Bulatov, 2013). Из восьми новых для залива Кара-Богаз-Гол видов диатомовых семь впервые приводятся для Каспийского моря.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Akovetskiy, Bogdanov] Аковецкий В.И., Богданов И.Я. 1988. Кара-Богаз-Гол: вчера, сегодня, завтра. Ашхабад. 195 с.
- Acs É., Ari E., Duleba M., Dressler M., Genkal S.I., Jakó É., Rimet F., Ector L., Kiss K.T. 2016. *Pantocsekiella*, a new centric diatom genus based on morphological and genetic studies. — *Fottea*. 16 (1): 56–78. <https://doi.org/10.5507/fot.2015.028>
- Bagheri S., Fallahi M. 2014. Checklist of phytoplankton taxa in the Iranian Waters of the Caspian Sea. — *Caspian J. Env. Sci.* 12 (1): 81–97.
- [Bulatov] Булатов С.А. 2002. Структура и состояние диатомовых сообществ высокоминерализованных вод залива Кара-Богаз-Гол. — В сб.: Тез. докл. VIII школы диатомологов России и стран СНГ “Морфология, экология и биогеография диатомовых водорослей”. Борок. С. 11–12.
- [Bulatov] Булатов С.А. 2004. Особенности экологии артемии ультрагалинного залива Кара-Богаз-Гол и некоторые аспекты ее питания в естественных условиях. — В сб.: Мат. докл. межд. научно-исслед. конф. “Биоразнообразие Артемии в странах СНГ: современное состояние ресурсов и их использование”. Тюмень. С. 94–101.
- [Bulatov] Булатов С.А. 2013. Об обитании видов родов *Navicula* и *Mastogloia* в водах залива Кара-Богаз-Гол. — В сб.: Матер. XIII Межд. науч. конф. альгологов “Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследований”. Борок. С. 114–115.
- Bulatov S.A. 2020. A New Species of the Bacillariophyta from the Kara-Bogaz-Gol Bay (Caspian Sea, Turkmenistan). — *International Journal on Algae*. 22 (2): 123–128. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v22.i2.20>
- [Bulatov, Shakirova] Булатов С.А., Шакирова Ф.М. 2005. Современное состояние популяции *Artemia* sp. (Crustacea, Branchiopoda) залива Кара-Богаз-Гол и перспективы ее рационального использования. — *Selevinia*. P. 123–128.
- [Genkal] Генкал С.И. 1992. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб. 128 с.
- [Genkal, Vekhov] Генкал С.И., Вехов Н.В. 2007. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики. Архипелаг Новая Земля и остров Вайгач. М. 64 с.
- [Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск. 72 с.
- [Genkal, Chekryzheva] Генкал С.И., Чекрыжева Т.А. 2015. Центрические диатомовые водоросли озер южной части Республики Карелия (Вендюрская группа и Заонежье). — *Биология внутренних вод*. 3: 5–13. <https://doi.org/10.7868/S0320965215030043>
- Hofmann G., Werum M., Lange-Bertalot H. 2011. Diatomeen im Sübwasser-Benthos von Mitteleuropa. *Konigstein*. 908 p.
- Houk V. 2003. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and description. Part I. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. — *Czech Phycology Suppl.* 1: 3–29.
- [Karayeva] Караева Н.И. 1972. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку. 258 с.
- [Kogan et al.] Коган Ш.И., Любезнов Ю.Е., Садыков Х.С. 1985. К альгофлоре водоемов Ташаузской области Туркменской ССР. — *Изв. акад. наук Туркм. ССР. Сер. биол. наук*. 6: 3–9.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyta. Teil 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 2/3. Stuttgart. 576 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyta. Teil 4. Achnantheaceae und Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 2/4. Stuttgart. 437 p.
- [Kulikovskiy et al.] Куликовский М.С., Глушенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль. 804 с.
- Leroy S.A.G., Marret F., Giralt S., Bulatov S.A. 2006. Natural and anthropogenic rapid changes in the Kara-Bogaz Gol over the two centuries reconstructed from palynological analyses and a comparison to instrumental records. — *Quaternary International*. 150 (1): 52–70. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.01.007>
- [Opredelitel' ...] Определитель пресноводных водорослей СССР: Диатомовые водоросли. 1951. Вып. 4. М. 618 с.
- [Pel'sh] Пельш А.Д. 1936. К гидробиологии Карабугаза. — *Тр. Соляной лаборатории АН СССР*. Вып. 5. С. 49–80.
- [Proshkina-Lavrenko, Makarova] Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. 1968. Водоросли планктона Каспийского моря. Л. 291 с.
- [Sapozhnikov] Сапожников Ф.В. 2010. Ценозы донных микроводорослей Большого Арала на этапе ультрагалинизации: Дис. ... канд. биол. наук. М. 179 с.
- Sapozhnikov F.V., Ivanishcheva P.S., Simakova U.V. 2009. Modern assemblage changes of benthic algae as a result of hypersalinization of the Aral Sea. — *Journal of Marine Systems*. 76: 343–358. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.03.021>
- [Usol'tseva, Likhoshvay] Усольцева М.В., Лихошвай Е.В. 2007. Тонкое строение панцирей видов рода *Aulacoseira* Thwaites (Bacillariophyta) из реки Обь (Россия). — *Альгология*. 17 (2): 139–147.
- [Vodorosli ...] Водоросли. Справочник. 1989. Киев. 608 с.

**NEWLY FOUND DIATOM SPECIES FOR FLORA  
OF KARA-BOGAZ-GOL BAY (CASPIAN SEA)**

**S. A. Bulatov**

*International Institute for Modeling and Forecasting the Development of Marine and Hypersaline Ecosystems  
LLC Maidanovo, 18, Apt. 19, Klin town, Moscow Region, 141603, Russia  
e-mail: minge\_rus@mail.ru; minge2020@gmail.com*

The electron microscopic study of diatoms (Bacillariophyta) from the hypersaline bay of Kara-Bogaz-Gol was carried out for the first time using a scanning electron microscope. This made it possible to identify 8 species and varieties of diatoms new to the flora of the bay, which are capable of surviving under water salinity from 44.0 to 240.0‰. The populations of *Staurosira binodis* and *Fragilaria capucina* from Kara-Bogaz-Gol Bay are characterized by fewer structural elements on the valves than their number previously specified in available taxonomic diagnoses. The sizes of the *S. binodis* valves from the bay also do not agree with generally accepted diagnoses. There salinity limit is determined where the reduction in the number of structural elements of diatom valves occurs under conditions of the bay. *Aulacoseira ambigua*, *Planothidium lanceolatum*, *S. binodis*, *F. rumpens*, *F. vaucheriae*, *F. famelica* and *Pantocsekiella ocellata* are for the first time recorded for the Caspian Sea.

*Keywords:* Bacillariophyta, floristic finds, variability, salinity, Kara-Bogaz-Gol, Caspian Sea

**REFERENCES**

- Akovetskiy V.I., Bogdanov I.Ja. 1988. Kara-Bogaz-Gol: vchera, segodnya, zavtra [Kara-Bogaz-Gol: yesterday, today, tomorrow]. Ashgabat. 195 p. (In Russ.).
- Acs É., Ari E., Duleba M., Dressler M., Genkal S.I., Jakó É., Rimet F., Ector L., Kiss K.T. 2016. *Pantocsekiella*, a new centric diatom genus based on morphological and genetic studies. — *Fottea*. 16 (1): 56–78. <https://doi.org/10.5507/fot.2015.028>
- Bagheri S., Fallahi M. 2014. Checklist of phytoplankton taxa in the Iranian Waters of the Caspian Sea. — *Caspian J. Env. Sci.* 12 (1): 81–97.
- Bulatov S.A. 2002. Struktura i sostoyaniye diatomovykh soobshchestv vysokomineralizovannykh vod zaliva Kara-Bogaz-Gol [The structure and condition of diatom communities of highly saline water of the Kara-Bogaz-Gol Bay]. — In: Tezisy dokladov VIII shkoly diatomologov Rossii i stran SNG “Morfologiya, ekologiya i biogeografiya diatomovykh vodorosley”. Borok. P. 11–12 (In Russ.).
- Bulatov S.A. 2004. The features of ecology of artemia in ultr saline Kara-Bogaz-Gol bay and some aspects its of the nutrition in natural condition. In: NATO advanced research workshop (ARW) “*Artemia* Biodiversity in the Newly Independent States: Current Global Resource and their Sustainable Exploitation”. Tumen. P. 94–101 (In Russ.).
- Bulatov S.A. 2013. About taxonomic units of *Navicula* and *Mastogloia* in the Kara-Bogaz-Gol bay. — In: Proceedings of XIII International scientific algological conference “The Diatoms: present and future studies”. Borok. P. 114–115 (In Russ.).
- Bulatov S.A. 2020. A New Species of the Bacillariophyta from the Kara-Bogaz-Gol Bay (Caspian Sea, Turkmenistan). — *International Journal on Algae*. 22 (2): 123–128. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v22.i2.20>
- Bulatov S.A., Shakirova F.M. 2005. The present state of *Artemia* sp. (Crustacea, Branchiopoda) population in Kara-Bogaz-Gol bay and perspectives of its rational use. — *Selevinia*: P. 123–128 (In Russ.).
- Genkal S.I. 1992. Atlas diatomovykh vodorosley planktona reki Volgi [Atlas of diatoms plankton of the Volga River]. St. Petersburg. 128 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Vekhov N.V. 2007. Diatomovye vodorosli vodoyemov Russkoy Arktiki. Arkhipelag Novaya Zemlya i ostrov Vaygach [Diatoms of water bodies of the Russian Arctic. Novaya Zemlya Archipelago and Vaygach Island]. M. 64 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Trifonova I.S. 2009. Diatomovye vodorosli planktona Ladozhskogo ozera i vodoyemov ego basseyna [Diatoms of plankton of Lake Ladoga and reservoirs of its basin]. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Chekryzheva T.A. 2015. Diatoms in the Southern Part of the Republic of Karelia (Lakes of the Vandyurskaya Group and Zaonezhiye). — *Biologiya vnutrennikh vod*. 3: 5–13 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0320965215030043>
- Hofmann G., Werum M., Lange-Bertalot H. 2011. Diatomeen im Sübwasser-Benthos von Mitteleuropa. *Konigstein*. 908 p.
- Houk V. 2003. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and description. Part I. Melosiraceae, Orthoseiraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. — *Czech Phycology Suppl.* 1: 3–29.
- Karayeva N.I. 1972. The diatom algae of Caspian Sea benthos. Baku. 258 p. (In Russ.).
- Kogan Sh.I., Lubeznov Yu.E., Sadykov H.S. 1985. K al’goflore vodoyemov Tashauzskoy oblasti Turkmenskoy SSR [To the algoflora of the reservoirs of the Tashauz region of the Turkmen SSR]. — *Izv. Akad. Nauk Turkmen SSR. Ser. Biol. Nauk*. 6: 3–9 (In Russ.).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophytae. Teil 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/3. Stuttgart. 576 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophytae. Teil 4. Achnantheaceae & Kritische Ergänzungen zu

- Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/4. Stuttgart. 437 p.
- Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. Identification book of diatoms from Russia. Yaroslavl. 804 p. (In Russ.).
- Leroy S.A.G., Marret F., Giralt S., Bulatov S.A. 2006. Natural and anthropogenic rapid changes in the Kara-Bo-gaz Gol over the two centuries reconstructed from palynological analyses and a comparison to instrumental records. – *Quaternary International*. 150 (1): 52–70. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.01.007>
- Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR: Diatomoye vodorosli. 1951. [Identification book of freshwater algae of the USSR: Diatoms]. Iss. 4. M. 618 p. (In Russ.).
- Pel'sh A.D. 1936. K gidrobiologii Karabugaza. [To the hydrobiology of Karabugaz]. – In: Tr. Solyanoy laboratorii AN SSSR. Iss. 5. P. 49–80 (In Russ.).
- Proshkina-Lavrenko A.I., Makarova I.V. 1968. Vodorosli planktona Kaspiyskogo morya [Plankton algae of the Caspian Sea]. Leningrad. 291 p. (In Russ.).
- Sapozhnikov F.V. 2010. Tsenozy donnykh microvodorosley Bol'shogo Arala na etape ul'tragalinizatsii [Cenoses of benthic microalgae of the Great Aral at the stage of ultrasalinization]: Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 179 p. (In Russ.).
- Sapozhnikov F.V., Ivanishcheva P.S., Simakova U.V. 2009. Modern assemblage changes of benthic algae as a result of hypersalinization of the Aral Sea. – *Journal of Marine Systems*. 76: 343–358. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.03.021>
- Usol'tseva M.V., Likhoshvay E.V. 2007. The fine structure of loricae in the species of the genus *Aulacoseira* Thwaites (Bacillariophyta) from Ob' River (Russia). – *Algologiya*. 17 (2): 139–147 (In Russ.).
- Vodorosli. Spravochnik. 1989. [Algae. Reference book]. Kiev. 608 p. (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ НАХОДКИ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (CHARACEAE)  
В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2021 г. В. С. Вишняков<sup>1,\*</sup>, Р. Е. Романов<sup>2,3,\*\*</sup>, А. С. Комарова<sup>1</sup>, Е. А. Беляков<sup>1</sup>,  
Д. С. Мосеев<sup>4</sup>, Е. Ю. Чуракова<sup>5</sup>, А. Б. Чхобадзе<sup>6</sup>, Д. А. Филиппов<sup>1,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
п. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

<sup>2</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

<sup>3</sup> Институт водных и экологических проблем СО РАН  
ул. Молодежная, 1, Барнаул, 656038, Россия

<sup>4</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширинова РАН  
Нахимовский пр., 36, Москва, 117218, Россия

<sup>5</sup> Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН  
ул. Набережная Северной Двины, 23, Архангельск, 163000, Россия

<sup>6</sup> Вологодский государственный университет  
ул. Ленина, 15, Вологда, 160000, Россия

\*e-mail: aeonium25@mail.ru

\*\*e-mail: romanov\_r\_e@ngs.ru

\*\*\*e-mail: philippov\_d@mail.ru

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.

После доработки 07.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Приведены сведения о 110 новых находках 16 видов харовых водорослей на территории Архангельской, Владимирской, Вологодской, Костромской, Ленинградской, Московской, Рязанской, Тверской, Ярославской областей и Республики Карелия. Новые находки выравнивают изученность распространения харовых водорослей на севере европейской территории России и в некоторых случаях позволяют судить о состоянии популяций по прошествии длительного времени. Наибольший интерес представляют находки *Chara aculeolata*, *C. papillosa*, *C. strigosa*, *C. tomentosa*, *Nitella confervacea*, *N. syncarpa*, *N. wahlbergiana* и *Tolypella prolifera*. По результатам работы *C. papillosa*, *C. subspinosa*, *N. wahlbergiana* включены в Красную книгу Архангельской области, предложены к охране со статусом “исчезающий вид” – *N. confervacea* в Вологодской обл., “редкий вид” – *C. aculeolata* в Вологодской обл., *C. papillosa* – в Ленинградской обл. и *C. tomentosa* – в Архангельской обл., “вид, близкий к угрожаемому” – *N. wahlbergiana* в Вологодской обл. и Республике Карелия.

Ключевые слова: *Chara*, *Nitella*, *Tolypella*, новые находки, охрана видов, Европейская Россия

DOI: 10.31857/S0006813621010117

В период 2017–2019 гг. авторами проводилось флористическое изучение харовых водорослей в ряде регионов средней полосы и севера европейской территории России, в результате которого были выявлены многочисленные новые местонахождения 16 видов из родов *Chara* L. (10 видов), *Nitella* C. Agardh (5) и *Tolypella* (A. Braun) A. Braun (1). Дополнительно проведена работа в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW), Ботанического музея Университета Хельсинки (H), Болотной исследовательской группы Института биологии

внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (MIRE). Полученные новые данные существенно пополняют сведения о составе, особенностях распространения и состоянии популяций харовых водорослей в северных регионах европейской территории России, имеют большое значение для разработки Красной книги Российской Федерации и её отдельных субъектов.

В аннотированном списке представлены сведения по 110 находкам 16 видов на территории 10 регионов: Архангельской, Владимирской, Вологодской, Костромской, Ленинградской, Московской, Рязанской, Тверской, Ярославской об-

ластей и Республики Карелия. Виды приведены в алфавитном порядке. Для каждого образца приведена этикетка сбора с указанием номера квадрата по Атласу флоры Европы (AFE), номера, под которым образец хранится в коллекции (если имеется), акронима коллекции. После названий регионов в квадратных скобках приведены числа, означающие общее количество местонахождений в их пределах: первая — по ранее известным данным, вторая — по представленным в настоящей работе. При этом присутствие круглых скобок означает, что местонахождения были пересчитаны в результате повторного исследования образцов. Сокращения названий часто упоминаемых регионов: АО — Архангельская обл., ВО — Вологодская обл., ЛО — Ленинградская обл., ЯО — Ярославская обл. Основные коллекторы: АЧ — А.Б. Чхобадзе, АК — А.С. Комарова, ВВ — В.С. Вишняков, ДМ — Д.С. Мосеев, ДФ — Д.А. Филиппов, ЕБ — Е.А. Беляков, ЕЧ — Е.Ю. Чуракова. Образцы определены/проверены В.С. Вишняковым и/или Р.Е. Романовым (РР). Карта распространения *Chara strigosa* A. Braun построена на основе данных авторов настоящей статьи и проверенных литературных источников.

***Chara aculeolata* Kütz. (= *C. polyacantha* A. Braun) — ВО [0+1]** Сокольский р-н, 3 км севернее г. Сокол, 0.8 км юго-восточнее д. Медведево, копаные пруды-золоотвалы Сухонского целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК), пруд № 2, 59°29'25"N, 40°05'37"E (AFE: 37VEF3), илисто-каменистый грунт, глуб. 3 м, монодоминантные харовые сообщества, 2 VIII 2018, АК, MIRE 18-210, 18-211; там же, пруд № 2, 59°29'23.0"N, 40°05'36.5"E (AFE: 37VEF3), илисто-каменистый грунт, глуб. 3–4 м, рН 8.2, минерализация 196 мг/л, щелочность 2.5 мг-экв/л, электропроводность 300 мкСм/см, сульфаты 10 мг/л, монодоминантные харовые ценозы, 25 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-164, 18-165, 18-188, 18-189, 18-190.

Европейско-переднеазиатский вид. Ранее опубликованные находки *C. polyacantha* в России были основаны на образцах *C. dominii* Vilh., поэтому только недавние сборы на болоте Сольцы в Костромской обл. впервые подтвердили присутствие этого вида (Romanov et al., 2017c). Новое местонахождение относится к центральной части Вологодской обл., удалено на 160 км от ранее известных и выявляет северо-восточный предел распространения вида. Ближайшие находки известны в странах Балтии (Zviedre, Grinberga, 2012; Kovtun-Kante, 2015) и в Беларуси (Gigevich, 1985; Vishnyakov, unpubl.).

Образцы имели необычный этиолированный габитус с сильно удлинёнными междоузлиями, которые до 2–4 раз превышали длину листьев. Типичная кора с более резко выступающими первичными коровыми трубками отмечалась только

у верхушек, но иногда, особенно в нижних частях, первичные и вторичные коровые трубки были почти равновеликими. Коровые шипы неравной длины, в типичных для вида звездчатых пучках по 2–5, редко одиночные. Листочки образуются только на члениках с корой, не редуцируемые, передние обычно длиннее задних, оттопыренные.

***Chara aspera* Willd. — АО [8+4]** 1. Каргопольский р-н, оз. Лача (AFE: 37VDJ4), 28 VII 1983, В.М. Катанская, det. A. Langangen, teste PP, LE A0000135; 2. там же, западный берег, залив к северу от р. Лекшмы (AFE: 37VDJ4), 0.5 м, ил, 28 VII 1983, В.М. Катанская, det. A. Langangen, teste PP, LE A0000136; 3. Няндомский р-н, 3.2 км юго-западнее д. Шултус, оз. Ниеньгское в окрестностях Черных речек, 61°38'55"N, 39°49'48"E (AFE: 37VEJ4), сильно разреженные заросли тростника и камыша озерного (глуб. 0.2–0.5 м, песчаный грунт) и на открытых местах, одиночные экз. и рыхлые скопления, 17 IX 2018, АЧ, MIRE 18-185; 4. Пинежский р-н, Пинежский заповедник, оз. Кумичево, 64°34'33.9"N, 42°56'39.7"E (AFE: 38WMS1), зона литорали у западного берега, глуб. 0.8 м, торфянисто-илистый грунт, рН 7–7.03, минерализация 499.2 мг/л, в сообществах с *Chara strigosa*, 6 VII 2018, ДМ, det. PP, LE A0000137. **ВО [7+6]** 1. Вологодский р-н, 0.7 км западнее д. Павликово, оз. Косковское, 59°15'53.0"N, 39°03'11.5"E (AFE: 37VEF1), мелководье озера, песчаный с наилком грунт, глуб. 0.8–1 м, асс. *Phragmites australis*–*Chara aspera* (общее проективное покрытие хары 70–95%), 24 VII 2018, И.В. Филоненко, MIRE 18-152, 18-153; 2. там же, 1.1 км южнее д. Пески, р. Кой в месте впадения в оз. Кубенское, 59°47'36.5"N, 39°05'28.5"E (AFE: 37VEG2), песчано-каменистые мелководья и отмели, глуб. 0.1–0.2 м, заиленный песчаный грунт, единичные экз., 16 VIII 2018, АК, MIRE 18-226. 3. Вожегодский р-н, 0.7 км восточнее д. Песок, оз. Святое (Тавеньгское), 60°38'54"N, 39°38'56"E (AFE: 37VEN2), глуб. до 0.5 м, песчаный грунт, рН 8.4, TDS (общее количество растворенных частиц) 96 ppm, 26 VI 2019, АК, MIRE 19-294; 4. там же, 1.1 км юго-восточнее д. Гришковская, оз. Святое (Тавеньгское), 60°39'16"N, 39°39'14"E (AFE: 37VEN2), глуб. 0.1–0.5 м, песчаный грунт, рН 8.3, разреженные сообщества, 27 VI 2019, АК, MIRE 19-305; 5. Сокольский р-н, 3 км севернее г. Сокол, 0.8 км юго-восточнее д. Медведево, копаные пруды-золоотвалы Сухонского ЦБК, пруд № 2, 59°29'25"N, 40°05'37"E (AFE: 37VEF3), илисто-каменистый грунт, 2 VIII 2018, АК, MIRE 18-319; 6. там же, пруд № 1, 59°29'31.0"N, 40°05'54.5"E (AFE: 37VEF3), илисто-каменистый грунт, глуб. 1.0–1.2 м, рН 8.3, минерализация 223 мг/л, щелочность 2.15 мг-экв/л, электропроводность 300 мкСм/см), небольшие рыхлые заросли (небольшая примесь *Chara contraria*), 25 VIII 2018,

ДФ, АК, MIRE 18-204; там же, на глуб. 2.5–3 м, более плотные заросли харовых, 25 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-207.

Голарктический вид, довольно широко распространен в северных регионах Европейской России, особенно в области распространения карста. Северная часть его современного ареала на европейской территории России начинается на широте Республики Карелия, Ленинградской и Вологодской областей (Hirn, 1900; Cedercreutz, 1933; Н! teste PP; Zhakova, Balashova, 2001; Chermeris et al., 2011, 2013; Vishnyakov, Philippov, 2018). Южнее в Поволжье вид известен по приблизительно локализуемому сборам XIX века в Московской обл. и непроверяемому недостоверному сообщению для Республики Марий Эл (Romanov et al., 2017b, 2018a).

**Chara contraria** A. Braun ex Kütz. – АО [4+2] 1. Приморский р-н, оз. Нижнее Пачозеро, 65°18'12.3"N, 41°51'42.1"E (AFE: 37WFN2), мелководья до 1 м, 17 VIII 2018, ЕЧ, det. PP, LE A0000151; там же, 65°18'09.4"N, 41°48'14.6"E, 17 VIII 2018, ЕЧ, det. PP, LE A0000152; 2. там же, оз. Солозеро, 65°16'05.3"N, 41°45'22.4"E (AFE: 37WFN2), у берега, с глубины 1.5 м, 16 VIII 2019, ЕЧ, det. PP, LE A0000153. **BO** [4+2] 1. Сокольский р-н, 0.5 км юго-восточнее д. Меленка, 59°39'39.5"N, 39°57'13.5"E (AFE: 37VEG4), песчано-гравийный зарастающий карьер, песчаный с наилком грунт, глуб. 0.2–0.3 м, харовые сообщества, 27 VIII 2018, АК, MIRE 18-158; 2. Сокольский р-н, 3 км севернее г. Сокол, 0.8 км юго-восточнее д. Медведево, копаные пруды-золоотвалы Сухонского ЦБК, 59°29'31.0"N, 40°05'54.5"E (AFE: 37VEF3), пруд № 1, небольшие рыхлые заросли (в примеси к *Chara aspera*), 25 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-204; там же, на глуб. 2.5–3 м более плотные заросли харовых, 25 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-208. **ЛО** [3+1] Ломоносовский р-н, окр. д. Большое Забородье, р. Шингарка [руч. Ривкузи (Симоновский)], выше и ниже автодороги 41Л-274 (AFE: 35VPG2), на травертинах, 26 IX 2018, ВВ, IBIW 54263, LE A0000138. **ЮО** [2+2] 1. Тутаевский р-н, р. Урдома ниже дороги Рыбинск–Шашково–Тутаев, 57°56'27.706"N, 39°29'36.247"E (AFE: 37VEE2), мелководье правого берега, глуб. до 0.15 м, электропроводность 520 мкСм/см, 24 V 2019, ВВ, ЕБ, А.В. Тихонов, IBIW 65135. 2. Ярославский городской округ, Дзержинский р-н, микрорайон Брагино, карьеры за гаражами, 57.695010°N, 39.754428°E (AFE: 37VED1), у берега малого засоренного карьера, на глуб. до 0.3 м, электропроводность 220 мкСм/см, 24 V 2019, ВВ, IBIW 65136.

Широко распространенный (мультирегиональный) вид, довольно редкий на севере европейской территории России. Новые находки в карьерах, прудах, старых золоотвалах соответствуют

ранним наблюдениям, что в северных регионах *C. contraria* нередко возобновляется в искусственных водоемах (Vishnyakov, Philippov, 2018). Новое местонахождение в р. Шингарка подтверждает современное присутствие вида в Ленинградской обл., поскольку предыдущие указания были основаны на образцах XIX века (Vilhelm, 1930). Местонахождение также интересно тем, что относится к очагу современного травертиногенеза (Kolokol'tsev et al., 2014), в котором именно *C. contraria* принадлежит главная роль в формировании харовидного типа травертинов.

**Chara globularis** Thuill. (= *C. fragilis* Desv.) – АО [9+1] Няндомский р-н, 1 км юго-западнее д. Андреевская, близ ур. Беловское, оз. Беловское, 61°36'28"N, 40°02'32"E (AFE: 37VEJ4), разреженные хвощево-осоковые заросли, глуб. 0.4–0.6 м; илистый грунт, 17 IX 2018, АЧ, MIRE 18-184. **BO** [41+11] 1. Вологодский р-н, 0.3 км юго-восточнее д. Кусьево, оз. Косковское, 59°16'17.5"N, 39°03'49.5"E (AFE: 37VEF1), мелководье озера, рН 7.9, минерализация 126 мг/л, цветность 12° по Pt–Co, 9 IX 2015, ДФ, MIRE 15-307; 2. там же, с. Новленское, р. Большая Ельма, 59°37'28"N, 39°19'42"E (AFE: 37VEG2), мелководье реки, песчано-илистый грунт, глуб. 0.05–0.2 м, скорость течения 0.01 м/с, единичные экз. в смеси с *Chara vulgaris*, 26 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-155; 3. Вожегодский р-н, 9 км юго-восточнее д. Чаронда, окр. д. Вожеская, оз. Воже, 60°32'29.0"N, 39°10'04.5"E (AFE: 37VEN2), мелководье озера, песчаный с наилком грунт, глуб. 0.5 м, минерализация 150 мг/л, в сообществах *Fontinalis antipyretica* и *Potamogeton pectinatus*, 30 VIII 2018, АК, MIRE 18-159; 4. там же, 0.6 км восточнее д. Песок, оз. Святое (Тавеньгское), 60°38'55.5"N, 39°38'47.0"E (AFE: 37VEN2), мелководье озера, глуб. 0.01–0.1 м, плотный песчаный грунт, рН 8.39, TDS 96 ppm, 26 VI 2019, ДФ, АК, det. ДФ, teste ВВ, MIRE 19-293; 5. там же, 1.1 км юго-восточнее д. Гришковская, оз. Святое (Тавеньгское), 60°39'16"N, 39°39'14"E (AFE: 37VEN2), мелководье озера, глуб. 0.1–0.5 м, песчаный грунт, рН 8.3, разреженные сообщества, 27 VI 2019, АК, det. ДФ, teste ВВ, MIRE 19-296; 6. Кирилловский р-н, д. Коротецкая, р. Ухтомица, 60°18'12.5"N, 38°40'29.0"E (AFE: 37VDG3), лужа на отмели реки, песчаный грунт, глуб. 0.05 м, рН 8.5, 26 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-154; 7. Нюксенский р-н, 2.2 км северо-западнее д. Березовая Слободка, р. Уфтога, 60°24'01.0"N, 44°07'49.5"E (AFE: 38VMN4), лужа на отмели реки, каменисто-илистый грунт, глуб. 0.05–0.1 м, рН 8.5, 8 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-168; 8. там же, 0.5 км юго-восточнее д. Дунай, 0.6 км южнее д. Олешковка, р. Городишна, 60°24'33.5"N, 44°17'58.0"E (AFE: 38VMN4), стремнина реки, песчаный с наилком грунт, глуб. 0.2 м, скорость течения 0.1–0.2 м/с, рН 8.7, сильно разреженные харовые сообщества (ОПП 10–15%),

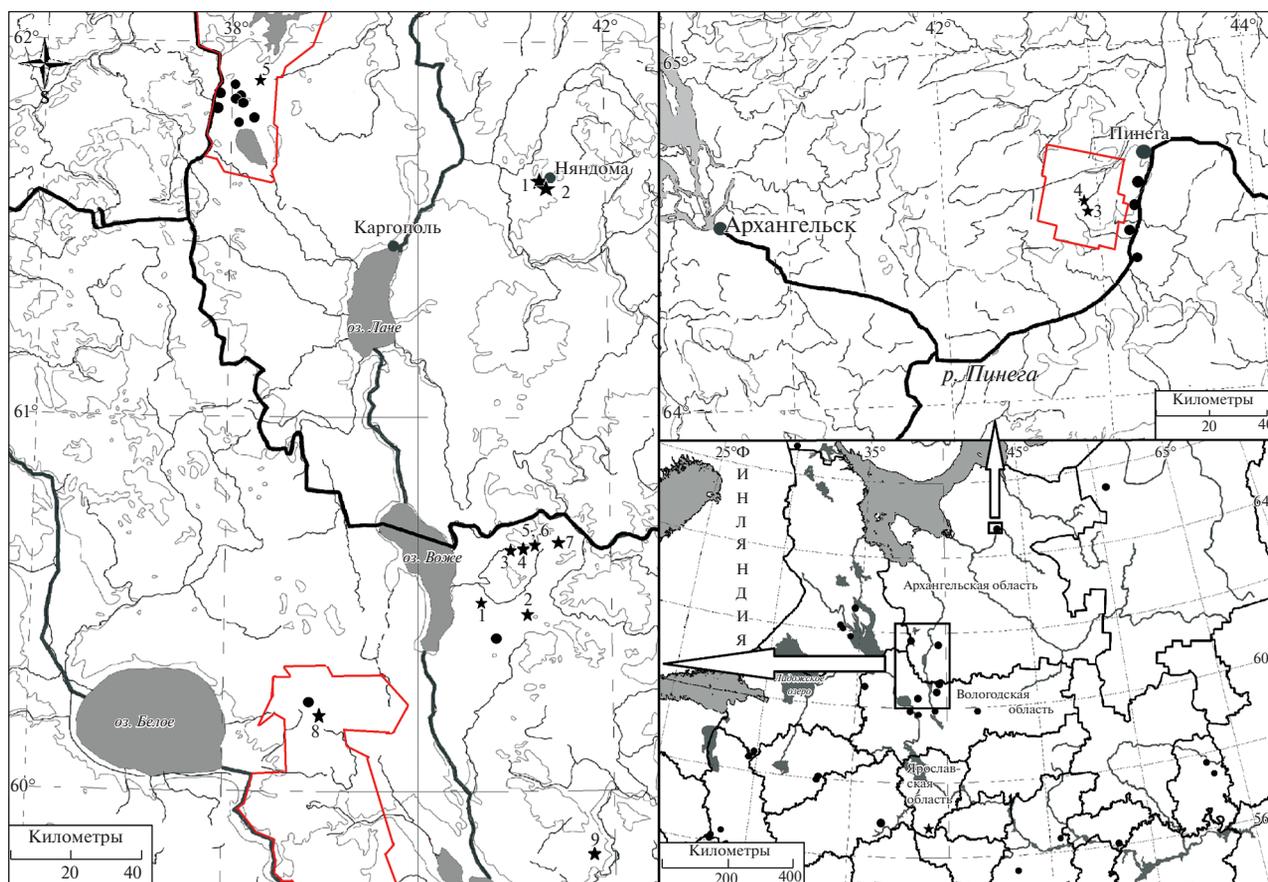
8 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-169; 9. Сокольский р-н, 0.5 км юго-восточнее д. Меленка, 59°39'39.5"N, 39°57'13.5"E (AFE: 37VEG4), песчано-гравийный зарастающий карьер, песчаный с наилком грунт, глуб. 0.2–0.3 м, харовые сообщества, 27 VIII 2018, АК, MIRE 18-287; 10. Устюженский р-н, 2.1 км юго-западнее п. им. Желябова, р. Молога, 58°56'19"N, 36°34'11"E (AFE: 37VCF4), плотный песок, глуб. 0.3 м, 1 VII 2019, АК, MIRE 19-316; 11. там же, 1.4 км восточнее д. Ванское, р. Молога, 58°56'07"N, 36°53'50"E (AFE: 37VCF4), песчаный грунт, глуб. 0.3 м, 31 VIII 2019, АК, MIRE 19-317. **Рязанская обл.** [1+1] Спасский р-н, окр. с. Ижевское, оз. Шатерга (AFE: 37UFA2), 8 X 2009, В.Г. Папченков, teste ВВ, IBIW 52154, 52155. **Тверская обл.** [5+0] Бологовский р-н, оз. Бологое в г. Бологое, Бологовский плес, 57.878880°N, 34.041289°E (AFE: 36VWK4), у мостка со стороны часовни, 22 IX 2018, ВВ, IBIW 65622. **ЯО** [32+12] 1. Большесельский р-н, временный водоем у дороги на г. Мышкин, 57.752892°N, 38.578379°E (AFE: 37VDE4), в сообществе с *Potamogeton* sp., 16 VI 2019, ВВ, ЕБ, IBIW 65125–65130; 2. Некоузский р-н, п. Борок, копань у гостиницы “Рыбинка”, 58.053362°N, 38.247196°E (AFE: 37VDE4), на глуб. 0.15–0.20 м, перезимовавшие талломы, 21 IV 2019, ВВ, Д.А. Капустин, IBIW 64834; 3. Рыбинский р-н, Назаровские карьеры рядом с д. Назарово, карьер под ЛЭП, 58.044119°N, 38.977322°E (AFE: 37VDE4), глуб. до 0.2 м, 26 VIII 2018, ВВ, IBIW 63933; 4. там же, большой карьер, 58.043360°N, 38.976328°E (AFE: 37VDE4), на глуб. до 0.5 м за зарослями тростника, 26 VIII 2018, ВВ, IBIW 63932; 5. там же, водоемы на насыпи (лужи) между крупными карьерами, 58.043620°N, 38.967411°E (AFE: 37VDE4), на глуб. до 0.5 м, 26 VIII 2018, ВВ, IBIW 63931; 6. Тутаевский р-н, копань у дороги Рыбинск–Шашково–Тутаев, 57°59'07.595"N, 39°20'43.62"E (AFE: 37VEE2), у берега на глуб. до 0.3 м, электропроводность 1533 мкСм/см, 24 V 2019, ВВ, ЕБ, А.В. Тихонов, IBIW 65133, 65134; 7. там же, р. Урдома ниже дороги Рыбинск–Шашково–Тутаев, 57°56'27.706"N, 39°29'36.247"E (AFE: 37VEE2), мелководье правого берега, глуб. до 0.15 м, электропроводность 520 мкСм/см, 24 V 2019, ВВ, ЕБ, А.В. Тихонов, IBIW 65122–65124. 8. Угличский р-н, д. Золоторучье, маленькая копань на берегу Волги, 57.551111°N, 38.310706°E (AFE: 37VDD3), пятнами в сообществе роголистника на илистом грунте, 29 IX 2017, ВВ, IBIW 64345; 9. там же, северо-западнее д. Шатеево, копаный водоем у автомобильной дороги Углич–Нов. Некоуз, 57.655612°N, 38.322901°E (AFE: 37VDD3), 23 VI 2019, ВВ, ЕБ, IBIW 65138, 65139. 10. Ярославский городской округ, Дзержинский р-н, микрорайон Брагино, карьеры за гаражами, 57.695010°N, 39.754428°E (AFE: 37VED1), у берега малого засоренного карьера, на глуб. до 0.5 м, электропроводность 220 мкСм/см,

24 V 2019, ВВ, IBIW 65137; 11. там же, Красноперкопский р-н, пруд Крестовский в парке Нефтяников, 57.583889°N, 39.851091°E (AFE: 37VED3), у берега, на глуб. до 0.3 м, спутанными массами, 16 VI 2019, ВВ, IBIW 65131, 65132; 12. Ярославский р-н, д. Карабиха, большая заросшая копань по ул. Школьная, 57.509084°N, 39.760758°E (AFE: 37VED1), на глуб. 0.2 м, единично, электропроводность 451 мкСм/см, 23 VI 2019, ВВ, IBIW 65144.

Обычный вид в средней полосе и на севере европейской территории России. В наиболее хорошо изученных Ярославской и Вологодской областях к настоящему времени известно по 44 и 52 местонахождения соответственно. Между тем, в некоторых сопредельных с ними регионах этот вид приходится рассматривать редким или вообще отсутствующим (Romanov et al., 2017a, b; Romanov, 2019), что, очевидно, артефакт, вызванный недостатком данных. Так, вторая находка вида в Рязанской обл. вряд ли объективно свидетельствует о его редкости.

Особого внимания заслуживает обнаружение *C. globularis* в ранее известном местонахождении в оз. Бологое в Тверской обл., поскольку предыдущие находки в нем датировались концом XIX века (Ivanoff, 1901) и не имели сохраненных гербарных образцов (Romanov et al., 2017b). В то время вид был широко распространен в озере по всему профилю глубин и массово развивался в мелководных заливах, но в 2018 г. было найдено всего несколько экземпляров. В XX веке вид значительно сократил свое распространение, по-видимому, на фоне прогрессирующего селитренного и промышленного загрязнения (Grigorieva, Komissarov, 2009).

***Chara papillosa* Kütz. (= *C. intermedia* A. Braun) – АО [(2)+2]** 1. Шенкурский уезд (в южной части), оз. Глухое (между д. Подпялус и Андрейково) [Вельский р-н, между д. Андрейковская и д. Подпялусье, 61°24'26"N, 42°19'29"E (AFE: 38VLP4)], 8 IX 1922, Ю. Цинзерлинг, det. PP, LE A0000139; 2. Коношский р-н, болото по восточному берегу эстуария [ошибка в термине: должно быть “исток”] р. Свидь, ЮВ быв[шего]. ж-д моста, небольшое озерко, 60°46'21.1"N, 38°56'22.5"E (AFE: 37VDH4), тростниковое сообщество (*Phragmites australis*–хара), описание 7в, водоросль покрывает дно озерка, 22 VI 2013, В.А. Смагин, det. PP, LE A0000140. **ЛО** [0+2] 1. [Волосовский р-н], ст. Елизаветинка Балтийской ж.д., около дер. Донцы [Донцо] в луже известкового карьера, 22 VI – 01 VII [без года, сбор середины двадцатого века], Ю. Меницкий, det. PP, LE; 2. Ломоносовский р-н, окр. д. Большое Забородье, р. Шингарка [руч. Ривкузи (Симоновский)], ниже автотрассы 41Л-274 (AFE: 35VPG2), на травертинах, 26 IX 2018, ВВ, det. PP, ВВ, IBIW 54264, LE A0000141.



**Рис. 1.** Распространение *Chara strigosa* на европейской территории России. Ближе расположенные местонахождения детализированы в выносках. Звездочки – новые сборы, точки – ранее известные местонахождения.

**Fig. 1.** Distribution of *Chara strigosa* in the European Russia. Close localities are depicted at inset maps. Stars – new localities, dots – previously known ones.

**Костромская обл.** [2+1] Чухломский р-н, 4.3 км западнее юго-западнее д. Георгий, болото Сольцы, правый берег р. Воча, 59°00'34" N, 42°43'08" E (AFE: 38VML2), ключевое болото, обводненные понижения, сообщество *Schoenoplectus tabernaemontani*–*Chara papillosa*, уровень воды 0.1 м, рН 7.5, электропроводность 3500 мкСм/см, 10 VIII 2017, ДФ, MIRE 17-318.

Палеарктический вид, более известный в б. СССР под названием *C. aculeolata* sensu Holterb. et Krassav. Впервые обнаружен в пределах Ленинградской обл. Первые конкретные местонахождения для Архангельской обл., откуда ранее был известен как *C. rudis* A. Braun f. *elongata* Mig. (образец из оз. Глухое, Vilhelm, 1930). К этому виду необходимо также относить образцы с нарушенным развитием стеблевой и листовой коры из безымянного внутриболотного озера в Пинежском р-не, ранее ошибочно принятые за *C. strigosa* (окр. д. Першково, 8 VIII 2014; Vishnyakov, Philiprov, 2018: 1020, рис. 1: 6–9, рис. 2: 1, 2). К настоящему времени в Архангельской обл. известны 4 местонахождения вида. Наша находка в

Костромской обл., как и две предыдущие (Romanov et al., 2017b), относится к болотной системе Сольцы. Ближайшие единичные или немногие местонахождения *C. papillosa* относятся к Владимирской (Romanov et al., 2015b, 2017b) и Псковской (Zhakova, Konechnaya, 2011) областям, республикам Карелия (Hirn, 1900; Cedercreutz, 1933; Н! teste PP) и Коми (Romanov et al., 2018b).

***Chara strigosa* A. Braun – АО [(15)+5]** 1. Няндо́мский р-н, 1.3 км западнее д. Кузьминская, 1.6 км северо-восточнее д. Андреевская, оз. Боровое, 61°37'31"N, 40°04'39"E (AFE: 37VEJ4), на открытых участках, глуб. 0.3–0.8 м, заиленный каменисто-песчаный и песчаный грунт, единичные экз., 17 IX 2018, АЧ, MIRE 18-186; 2. там же, 0.5 км восточнее д. Бережная, 0.8 км севернее д. Кузьминская, оз. Боровое, 61°37'50"N, 40°05'56"E (AFE: 37VEJ4), на открытых участках, глуб. 0.3–0.8 м, заиленный каменисто-песчаный и песчаный грунт, рыхлые скопления, 17 IX 2018, АЧ, MIRE 18-191, 18-192; 3. Пинежский р-н, Пинежский гос. заповедник, оз. Першковское, 64°32'08.4"N, 42°57'13.4"E (AFE: 38WMS1), зона литорали у

восточного берега, глуб. 0.8 м, илистый грунт, pH 7.1–7.9, минерализация 705.4 мг/л, 7 VII 2018, ДМ, det. PP, LE A0000142; 4. там же, оз. Кумичево, 64°34'33.9"N, 42°56'39.7"E (AFE: 38WMS1), зона литорали у западного берега, совместно с *Chara aspera*, торфянистый грунт, на глуб. 0.8 м, 6 VII 2018, ДМ, det. PP, LE A0000143; 5. Плесецкий р-н, НП "Кенозерский", оз. Порженское [Малое Порженское], 61°54'26.6"N, 38°06'33.1"E (AFE: 37VDJ3), зона литорали у юго-западного берега, глуб. 1 м, илистый грунт, минерализация 389.7 мг/л, 9 IX 2018, ДМ, det. PP, LE A0000144. **ВО** [5+9] 1. Вожегодский р-н, 3.9 км северо-западнее п. Бекетово-42, оз. Манозеро, 60°28'04"N, 39°37'20"E (AFE: 37VEN2), болотное озеро, доминирующий вид при донном зарастании, хвощево-харовые сообщества, глуб. 0.7–2.5 м, торфяно-илистый грунт, pH 7.8, цветность 110° по Pt–Co, гидрокарбонаты 50 мг/л, 3 VII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-174, 18-175, 18-176; 2. там же, 8.8 км юго-восточнее п. Бекетово-42, оз. Таменское, 60°25'12.0"N, 39°48'35.5"E (AFE: 37VEN2), болотное озеро, разреженные харовые сообщества, глуб. 0.2–0.6 м, торфяно-илистый грунт, pH 7.8, цветность 80° по Pt–Co, гидрокарбонаты 45 мг/л, 1 VII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-180, 18-181; 3. там же, 4.5 км юго-западнее д. Песок, оз. Моренно, 60°37'42.0"N, 39°34'00.5"E (AFE: 37VEN2), болотное озеро, глуб. 0.2–0.6 м, торфянистый грунт, pH 8.25, TDS 92 ppm, спорадически, 25 VI 2019, АК, ДФ, det. ДФ, teste BB, MIRE 19-298, 19-299; 4. там же, 1.7 км северо-восточнее д. Гришковская, внутриболотное оз. Коровье, 60°40'25.0"N, 39°39'30.5"E (AFE: 37VEN2), глуб. 0.1–0.5 м, торфянистый грунт, спорадически, 25 VI 2019, АК, ДФ, det. ДФ, teste BB, MIRE 19-301, 19-306; 5. там же, 7.2 км восточнее д. Песок, оз. Салозеро, 60°38'58.5"N, 39°46'07.0"E (AFE: 37VEN2), в нескольких метрах от берега озера, глуб. 0.5 м, торфянистый грунт, pH 7.94, TDS 68 ppm, 26 VI 2019, АК, det. ДФ, teste BB, MIRE 19-290; 6. там же, 60°39'09.5"N, 39°46'08.5"E (AFE: 37VEN2), ближе к береговой линии озера, глуб. 0.3–0.7 м, торфянистый грунт, pH 7.94, TDS 68 ppm, единичные экз., 26 VI 2019, АК, det. ДФ, teste BB, MIRE 19-291; 7. там же, 1.9 км юго-восточнее д. Песок, оз. Боровское, 60°38'19.0"N, 39°39'45.5"E (AFE: 37VEN2), внутриболотное озеро, глуб. 0.2–0.7 м, торфянистый грунт, pH 8.46, TDS 32 ppm, 27 VI 2019, АК, ДФ, det. ДФ, teste BB, MIRE 19-303; 8. Кирилловский р-н, НП "Русский Север", 3 км севернее д. Артемово, 0.7 км юго-западнее д. Фелово, оз. Феловское, 60°11'38"N, 38°31'49"E (AFE: 37VDG3), озеро в межхолмном понижении со сплавиными по периметру, на глуб. 0.4–0.6 м, на уступах и стенках торфяного слоя сплавины, единичные экземпляры среди *Carex rostrata* и *C. vesicaria*, 8 VIII 2018, АЧ, MIRE 18-151; 9. Усть-Кубинский р-н, 5.5 км северо-восточнее д. Ели-

зарово, оз. Глухое, 59°51'18.5"N, 39°51'04.5"E (AFE: 37VEG2), в 2–3 м от берега озера, глуб. 0.5 м, грунт детрит–ил, прозрачность 3.5 м, pH 8.2, минерализация 17.3 мг/л, единичные экз. на свободных от зарослей гидрофитов участках, 1 VII 2019, АК, MIRE 19-304. **ЮО** [1+0] Переславский р-н, оз. Вашутино, 56.891869°N, 39.053802°E (AFE: 37VED2), берег со стороны д. Вашутино, на слабо заиленном песке в зарослях тростника и рядом, массово, совместно с *Nitella* sp. ster., 17 IX 2017, ЕБ, ВВ, IBIW 64346–64348, LE A0000145.

Палеарктический гляциореликт. В России большая часть местонахождений сосредоточена на европейском Севере и Северо-Западе (Romanov et al., 2014, 2018b). В средней полосе *C. strigosa* известен по единичным находкам в Тверской, Ярославской, Нижегородской областях и Республике Марий Эл (Romanov et al., 2014, 2015a, 2018a; Romanov, 2019). Вместе с двумя местонахождениями в Удмуртской Республике (Krasnaya..., 2012) эти находки выявляют южную границу ареала на европейской территории России (рис. 1).

Представленные здесь и недавно опубликованные данные (Vishnyakov, Philippov, 2018) позволяют рассматривать болотные озера как основной тип водоемов-рефугиумов *C. strigosa* на европейской территории России, поэтому важным является понимание уникальности экологических условий в данных водных объектах. Болотные озера являются остаточными (первичными) водоемами, сформировавшимися в тектонических понижениях в результате деградации поздне- и послеледниковых озёр до начала образования самих болот (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1969; Ivanov, 1975). Для внутриболотных озера характерно резкое нарастание глубин от берега к центру, отсутствие мелководий (глубины в районе 1–3(6) м), относительно мягкие грунты (торф, ил, сапропель и их различные сочетания), с чем отчасти связана слабая степень их зарастания (обычно 1–10% акватории) в виде краевых, реже поясных, фрагментарных структур (Philippov, 2014; Sadokov, Philippov, 2017). Их размеры, форма и глубина во многом зависят от морфометрических особенностей исходной тектонической котловины, а также скорости болотообразования. За счет существенных объемов воды (по сравнению с другими типами гидрографических объектов болот) влияние закисления среды сфагновыми мхами крайне незначительно. Благодаря краевому положению в пределах болотного массива данные водоемы могут быть окружены болотными участками напорного грунтового питания, с которыми связано обогащение воды ионами и увеличение прозрачности (Philippov, 2017; Philippov, Yurchenko, 2020). В результате существенного накопления воды в торфяных залежах и медленного водообмена (Ivanov, 1975) внутриболотные озера имеют небольшие сезонные диапазоны колеба-

ния уровней. Таким образом, стабильные физико-химический и гидрологический режимы, отсутствие явной конкуренции с сосудистыми растениями делают внутриболотные озера одним из приоритетных биотопов для такого стенобионтного вида, как *C. strigosa*.

***Chara subspinosa* Rupr. (= *C. rudis* A. Braun) – АО [2+4]** 1. Каргопольский р-н, окр. д. Агафоновская, оз. Спаское [Белозерско-Каргопольский край, (по дороге Каргополь–Кенозеро), оз. Спасское, у берега] (AFE: 37VDJ4), Онежско-Двинская экспедиция Акад. наук СССР. J. Zinserling. *Plantae inter lac. Beloje et Latsche collectae*. 24 VIII 1930, В.А. Доньер, Д.Н. Галкин, det. PP, LE A0000146; 2. Пинежский р-н, Пинежский заповедник, оз. Першковское (AFE: 38WMS1), зона литорали у северо-западного берега, глуб. 0.2–0.5 м, вязкий илистый грунт серого цвета, сообщества, 7 VII 2018, ДМ, det. PP, LE A0000147; 3. там же, оз. Северное Ераськино (AFE: 38WMS1), мелководье, глуб. ~1 м, илисто-песчаный грунт, минерализация 1035.0 мг/л, 24 VII 2018, А.В. Брагин, det. PP, LE A0000148; 4. Приморский р-н, оз. Нижнее Пачозеро, 65°18'42.2"N, 41°50'23.5"E (AFE: 37WFN2), мелководный залив, глуб. 1–1.2 м, 16 VIII 2018, ЕЧ, det. PP, LE A0000154.

Палеарктический, преимущественно европейский вид с дизъюнктивным ареалом. Представления о его распространении в Архангельской обл. долгое время оставались неточными из-за ошибочного определения образца *C. papillosa* как *C. rudis* f. *elongata* из единственного местонахождения (Vilhelm, 1930). Первые находки *C. subspinosa* в регионе были опубликованы для двух карстовых озер Пинежского р-на (Vishnyakov, Philiprov, 2018), хотя была и хронологически более ранняя находка в оз. Спасское, которая впервые опубликована здесь. С учетом настоящего дополнения в Архангельской обл. вид известен из 6 местонахождений. Ближайшие находки относятся к Ленинградской обл., Санкт-Петербургу (Gollerbach, 1950) и Республике Коми (Romanov et al., 2018b).

***Chara tomentosa* L. АО [0+1]** Приморский р-н, оз. Нижнее Пачозеро, 65°18'12.3"N, 41°5'412.1"E (AFE: 37WFN2), мелководья до 1 м, совместно с *C. contraria*, 17 VIII 2018, ЕЧ, det. PP, LE A0000155.

Палеарктический вид, первая находка в Архангельской обл., наиболее северное местонахождение вида. Ближайшие немногие местонахождения известны из Вологодской и Ленинградской областей (Balashova et al., 1999; Chemeris et al., 2011). В Фенноскандии вид выявлен не севернее 64°N (Langangen, 2007).

***Chara virgata* Kütz. – АО [4+3]** 1. Плесецкий р-н, НП “Кенозерский”, оз. Большое [Большое Порженское], 61°55'15.9"N 38°06'59.6"E (AFE: 37VDJ3), зона литорали у юго-западного берега,

глуб. 1.2 м, илистый грунт, минерализация 238.7 мг/л, совместно с *Nitella flexilis/opaca*, 8 IX 2018, ДМ, det. PP, LE A0000149; 2. там же, оз. Порженское [Малое Порженское], 61°54'36.4"N, 38°06'56.3"E (AFE: 37VDJ3), на литорали северного берега, глуб. 1 м, илистый грунт, 9 IX 2018, ДМ, det. PP, LE A0000150; 3. там же, оз. Вендозеро, 61°50'04.6"N, 37°59'06.7"E (AFE: 37VDJ1), 11 IX 2019, ЕЧ, det. PP, LE A0000156. **Владимирская обл. [2+1]** Гусь-Хрустальный р-н, водохранилище на р. Гусь в г. Гусь-Хрустальный, 55.624352°N, 40.671940°E (AFE: 37UFB1), у берега на слабо заиленном песке в сообществе ежеголовника всплывшего, электропроводность 220 мкСм/см, рН 8.34, 27 VII 2019, ВВ, ЕБ, IBIW 65619, 65620. **ВО [7+6]** 1. Белозерский р-н, 0.5 км восточнее д. Калинино, оз. Андозеро, 59°59'29"N, 37°02'01"E (AFE: 37VCG3), глуб. 0.10–0.15 м, песчаный грунт, единичные экз., 17 VII 2019, АК, MIRE 19-309; 2. Вашкинский р-н, 4.1 км юго-восточнее д. Поповка-Волоцкая, близ ур. Волок, оз. Волоцкое, 60°15'25.0"N, 38°19'24.5"E (AFE: 37VDG3), плотный песчаный грунт с наилком, глуб. 0.3–0.4 м, минерализация 67 мг/л, отдельные экз. в сообществе *Fontinalis antipyretica*, 5 IX 2018, АК, MIRE 18-157; 3. Вожегодский р-н, 5.5 км северо-западнее п. Бекетово-42, оз. Кагатрино (Гагатрино), 60°27'24.5"N, 39°34'03.5"E (AFE: 37VEN2), болотное озеро, харовые сообщества. Общее проективное покрытие 20–50%; глуб. 0.2–1.5 м; торфяно-илистый грунт, рН 7.4; цветность 80° по Pt–Со, гидрокарбонаты 25 мг/л, 2 VII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-171, 18-172; 4. там же, 1.1 км юго-восточнее д. Гришковская, оз. Святое (Тавеньгское), 60°39'16"N, 39°39'14"E (AFE: 37VEN2), мелководье озера, глуб. 0.1–0.5 м, песчаный грунт, рН 8.3, разреженные сообщества, 27 VI 2019, АК, MIRE 19-296; 5. Кирилловский р-н, оз. северо-восточнее с. Чарозеро, оз. Пиявочное, 60°32'10"N, 38°44'01"E (AFE: 37VDH4), болотное озеро, на открытых участках и по краю тростниково-осоковых зарослей, глуб. 0.4–0.5 м; на слабо уплотненном торфяном грунте, скопления и участки сплошного зарастания, 22 IX 2018, АЧ, MIRE 18-187; 6. Сокольский р-н, 3 км севернее г. Сокол, 0.8 км юго-восточнее д. Медведево, копаные пруды-золоотвалы Сухонского ЦБК, пруд № 2, 59°29'25"N, 40°05'37"E (AFE: 37VEF3), илисто-каменистый грунт, 2 VIII 2018, АК, MIRE 18-320; там же, пруд № 2, 59°29'25.5"N, 40°05'59.0"E (AFE: 37VEF3), илисто-каменистый грунт, глуб. 2.5 м, рН 8.2, минерализация 196 мг/л, щелочность 2.5 мг-экв/л, электропроводность 300 мкСм/см, сульфаты 10 мг/л, вдоль зарослей тростника, 25 VIII 2018 ДФ, АК, MIRE 18-160, 18-161. **Московская обл. [3+2]** 1. Рузский р-н, оз. Глубокое, в окр. биологической станции ИПЭЭ РАН, 55°45'06"N, 36°30'39"E (AFE: 37UCB1), 29 VIII 2019, ЕБ, IBIW 65154. 2. г. Дубна, копань на

ул. Левобережная, 56.741374°N, 37.135128°E (AFE: 37VCC3), на глуб. 0.5 м, на песке, электропроводность 520 мкСм, 3 X 2019, ВВ, IBIW 65621. **Тверская обл.** [(8)+1] Удомельский р-н, оз. Кезадра в окр. д. Елейкино, 58.051588°N, 35.203011°E (AFE: 36VXK2), глуб. 0.1–0.2 м, грунт песчаный, 14 VIII 2018, ЕБ, IBIW 64365–64368. **Респ. Карелия** [5+1] Пряжинский р-н, оз. Тулмозеро, 61°40'33"N, 32°17'44"E (AFE: 36VVP4), мелководья северного берега у автодороги А-121 Сортавала, песчаный грунт, 4 IX 2019, ЕБ, IBIW 65145. **ЯО** [4+1] Ростовский р-н, оз. Чашническое, у вост. берега в окр. д. Чашницы, 56.943303°N, 39.384047°E (AFE: 37VED2), глуб. 1 м, песчаный грунт, в зарослях тростника, 9 VII 2018, ЕБ, А. Соколова, IBIW 64341.

Вид распространен преимущественно в северных регионах, в средней полосе известен из очень немногих местонахождений, которые относятся к зонам окраин последнего оледенения и его деградации (Romanov et al., 2015a, 2017a, b; Vishnyakov, Philippov, 2018; Romanov, 2019). К известным местонахождениям вида в Тверской обл. здесь причислено оз. Бельское, откуда известен *C. fragifera* Durieu (Markov, 2017). Определение было основано на образцах с многоклеточными клубеньками и короткими прилистниками верхнего ряда (photos by M.V. Markov, teste PP) без учета таких особенностей морфологической изменчивости как порой резко выраженная дихогамия и сильное укорочение верхних прилистников (Armluchteralgen..., 2016).

***Chara vulgaris* L. – BO [10+4]** 1. Сокольский р-н, 3 км севернее г. Сокол, 0.8 км юго-восточнее д. Медведево, копаные пруды-золоотвалы Сухонского ЦБК, пруд № 1, 59°29'24.5"N, 40°05'34.5"E (AFE: 37VEF3), илесто-каменистый грунт, глуб. 0.1 м, pH 8.3, минерализация 223 мг/л, щелочность 2.15 мг-экв/л, электропроводность 300 мкСм/см, единичные экз., 25 VIII 2018, ДФ, АК, MIRE 18-156; 2. Устюженский р-н, 1.1 км восточнее д. Малое Ванское, р. Молога, 58°56'07"N, 36°53'50"E (AFE: 37VCF4), 0.1–0.3 м, песчано-каменистый с наилком грунт, в примеси отмечается *Chara globularis*, 23 VIII 2018, АК, MIRE 18-222; 3. там же, мелководье реки, песчаный грунт, глуб. 0.3 м, в примеси *Chara globularis*, 31 VIII 2019, АК, MIRE 19-313; 4. там же, 2.1 км юго-западнее п. им. Желябова, р. Молога, 58°56'19"N, 36°34'11"E (AFE: 37VCF4), мелководье реки, плотный песок, глуб. 0.3 м, 1 VII 2019, АК, MIRE 19-321. **Московская область** [6+1] Талдомский р-н, окр. д. Станки, у моста через р. Хотча, 56°48'51.4"N, 37°46'42.6"E (AFE: 37VDC1), мелководье, у берега, 8 VII 2019, ЕБ, Э.В. Гарин, дет. PP, IBIW 65278, 65279. **ЯО** [23+2] 1. Некрасовский р-н, п.г.т. Некрасовское, пруд на пер. Пролетарский, 57.676321°N, 40.373104°E (AFE: 37VED3), у берега в воде, электропроводность 689 мкСм/см, 7 VII 2019, ВВ, IBIW 65111;

2. Рыбинский р-н, Назаровские карьеры рядом с д. Назарово, карьер под ЛЭП, 58.044119°N, 38.977322°E (AFE: 37VDE4), на глуб. до 0.1 м, 26 VII 2018, ВВ, IBIW 63930.

Мультирегиональный вид, довольно широко распространен на всей Европейской территории России, однако во многих регионах известен по очень немногочисленным находкам. Обитает в основном в разнотипных водоемах искусственного происхождения и на мелководьях рек.

***Nitella confervacea* (Bréb.) A. Braun ex Leonh. (= *N. batrachosperma* (Rchb.) A. Braun) – BO [0+1]** Вологодский р-н, 1.1 км южнее д. Пески, р. Кой в месте впадения в оз. Кубенское, 59°47'36.5"N, 39°05'28.5"E (AFE: 37VEG2), песчано-каменистые мелководья и отмели, глуб. 0.1–0.2 м, заиленный песчаный грунт, единичные экз. среди *Nitella syncarpa*, 16 VIII 2018, АК, MIRE 18-203, 18-225.

Один из самых редких видов флоры России, *N. confervacea*, был известен всего по четырем находкам, одной – в Верхневолжье на территории Московской обл. (Romanov et al., 2017b), двум – на Среднем и Южном Урале, и одной – в Курганской обл., при этом только уральские и зауральские находки можно было локализовать точно (Veisberg, Isakova, 2010; Romanov, 2017; Romanov, unpubl.). Находка в Вологодской обл. впервые после 1871 г. подтвердила присутствие вида на европейской территории России, где он предполагался исчезнувшим (Romanov, 2015; Romanov et al., 2017b). *N. confervacea* найден в оз. Кубенское – крупном водоеме с нестабильным уровнем режимом (Rasporov, 1985). Сильно обсыхающие и потому относительно слабо зарастающие песчаные мели, очевидно, благоприятствуют этому короткоциклическому виду, в других частях своего ареала предпочитающему неглубокие озера, копаные пруды, карьеры и канавы с чистой водой, свободные от плотных зарослей гидрофитов (Armluchteralgen..., 2016). В новом местонахождении вместе с *N. confervacea* обнаружены другие однолетние виды *N. syncarpa*, *N. wahlbergiana* и *T. prolifera*, которые также возобновляются на небольшой глубине воды в условиях ослабленной конкуренции с сосудистыми гидрофитами. Местонахождение в оз. Кубенское находится близ северо-восточной границы ареала в Европе, где вид не заходит севернее 64°N (Langangen, 2007). Ближайшие немногочисленные находки известны в южной Финляндии (Langangen, 2007), странах Балтии (Kostkevičiene, Sinkevičiene, 2008) и на Среднем Урале (Romanov, unpubl.).

***Nitella flexilis* (L.) C. Agardh – BO [4+1]** Вожегодский р-н, 7.2 км восточнее д. Песок, оз. Салозеро, 60°38'58.5"N, 39°46'07.0"E (AFE: 37VEN2), в нескольких метрах от берега озера, глуб. 1.5 м, торфянистый грунт, pH 7.94, TDS 68 ppm, еди-

ничные экз., 26 VI 2019, АК, MIRE 19-292. **ЯО** [3+1] Переславский р-н, оз. Савельево, 56.638982°N, 38.622128°E (AFE: 37VDC3), песчаный, вскрытый из-под торфа берег со стороны д. Савельево, массово, 12 VI 2018, ЕБ, ВВ, IBIW 64349–64353.

Мультирегиональный вид, редкий в регионах средней полосы и севера европейской территории России. В Вологодской обл. встречается в основном в реках (Chemeris et al., 2013), в Ярославской обл. — в озерах краевой зоны оледенения, имеющих выраженную песчаную литораль. В оз. Савельево вид точно идентифицирован только по раннелетнему материалу 2018 г., хотя впервые обнаружен в нем осенью предыдущего года в стерильном состоянии (IBIW 64343, 64344). Ранее в соседнем оз. Рюмники (Рюмниковское) вид тоже удалось определить только по образцам, собранным весной и ранним летом (Romanov et al., 2017a). Вместе эти наблюдения выявляют некоторые черты фенологии вида в этом регионе: в конце лета и осенью озерные популяции состоят из стерильных интенсивно растущих растений, которые зимуют, поздней весной и ранним летом следующего года формируют гаметангии, а после созревания ооспор большая часть растений, по-видимому, отмирает, замещаясь новыми.

*Nitella mucronata* (A. Braun) Miquel — **ВО** [(3)+1] Устюженский р-н, 2.1 км юго-западнее п. им. Желябова, р. Молога, 58°56'19"N, 36°34'11"E (AFE: 37VCF4), мелководье реки, плотный песок, глуб. 0.3 м, 1 VII 2019, АК, MIRE 19-310. **ЯО** [2+1] Некоузский р-н, вычищенная копань в парке с. Нов. Некоуз, 57.902685°N, 38.065867°E (AFE: 37VDE2), группами в воде у берега, массово, 7 VI 2019, ВВ, IBIW 65115, 65116, 65120, 65121.

Мультирегиональный, но при этом довольно редкий вид в регионах средней полосы и севера европейской территории России, находящийся у границы ареала. Распространение в Вологодской обл. уточнено не только новой находкой в р. Молога, но и исключением двух ранее опубликованных находок в Шекснинском водохранилище и оз. Кубенское (Chemeris et al., 2011), которые отнесены на счет *N. wahlbergiana* Wallman. В Ярославской обл. вид ранее был известен только из Рыбинского водохранилища, сильно обмелевшего в засушливое лето 2014 г. (Chemeris et al., 2015).

*Nitella syncarpa* (Thuill.) Chevall. — **ВО** [2+2] 1. Вологодский р-н, 1.1 км южнее д. Пески, р. Кой в месте впадения в оз. Кубенское, 59°47'36.5"N, 39°05'28.5"E (AFE: 37VEG2), песчано-каменистые мелководья и отмели, глуб. 0.01–0.15 м, единичные экз., 15 VIII 2018, К.Н. Ивичева, MIRE 18-198, 18-199; там же, 16 VIII 2018, АК, MIRE 18-195, 18-196, 18-226; 2. Устюженский р-н, 1.1 км восточнее д. Малое Ванское, р. Молога,

58°56'07"N, 36°53'50"E (AFE: 37VCF4), мелководье реки, глуб. 0.1–0.3 м, песчано-каменистый с наилком грунт, фрагмент мужского растения в образце *Nitella* sp. ster. (*mucronata* vel *wahlbergiana*), 23 VIII 2018, АК, MIRE 18-223; там же, мелководье реки, песчаный грунт, глуб. 0.3 м, 31 VIII 2019, АК, MIRE 19-311.

Европейский вид, очень редкий на всей европейской территории России, уже в регионах средней полосы находящийся на пределе своего распространения. В Вологодской обл. ранее был известен из единичных местонахождений, в том числе и из района оз. Кубенское (Chemeris et al., 2011). Ближайшие местонахождения находятся в Ленинградской (Balashova et al., 1999), Ярославской (Chemeris et al., 2015), Московской и Нижегородской (Romanov et al., 2015a, 2017a, b; Romanov, 2019) областях, но только из первого и последнего регионов известны сборы, подтверждающие современное присутствие вида.

*Nitella wahlbergiana* Wallman — **ВО** [0+8] 1. [Кирилловский р-н] Череповецкое [Шекснинское] водохранилище, мелководье за островами близ Ниловиц, гл. 0.2–0.4 м, 25 VII 1969, В.А. Экзерцев, IBIW 7711; 2. Вологодский р-н, д. Матвеевка, оз. Кубенское, 27 VII 2003, В.Г. Папченков, IBIW 51064; 3. Белозерский р-н, 0.5 км восточнее д. Калинино, оз. Андозеро, 59°59'29"N, 37°02'01"E (AFE: 37VCG3), мелководье озера, песчаный грунт, глуб. 0.10–0.15 м, единичные экз., 17 VII 2019, АК, MIRE 19-308; 4. Вологодский р-н, 1.1 км южнее д. Пески, р. Кой в месте впадения в оз. Кубенское, 59°47'36.5"N, 39°05'28.5"E (AFE: 37VEG2), песчано-каменистые мелководья и отмели, глуб. 0.1–0.2 м, заиленный песчаный грунт, единичные экз.; совместно с *Nitella syncarpa* и *Chara aspera*, 16 VIII 2018, АК, MIRE 18-226; 5. Вожегодский р-н, 9 км юго-восточнее д. Чаронда, окр. д. Вожеская, оз. Воже, 60°32'29.0"N, 39°10'04.5"E (AFE: 37VEN2), глуб. 0.5 м, песчаный с наилком грунт, минерализация 150 мг/л, единичные, разрозненно произрастающие экз., 30 VIII 2018, АК, MIRE 18-200, 18-201; 6. там же, 0.7 км восточнее д. Песок, оз. Святое (Тавеньгское), 60°38'54"N, 39°38'56"E (AFE: 37VEN2), глуб. до 0.5 м, песчаный грунт, pH 8.4, TDS 96 ppm, 26 VI 2019, АК, MIRE 19-295; 7. там же, 1.1 км юго-восточнее д. Гришковская, оз. Святое (Тавеньгское), 60°39'16"N, 39°39'14"E (AFE: 37VEN2), глуб. 0.1–0.5 м, песчаный грунт, pH 8.3, единичные экз., 27 VI 2019, АК, MIRE 19-297; 8. Устюженский р-н, 1.4 км восточнее д. Ванское, р. Молога, 58°56'07"N, 36°53'50"E (AFE: 37VCF4), мелководье реки, песчаный грунт, глуб. 0.3 м, 31 VIII 2019, АК, MIRE 19-312. **Респ. Карелия** [2+1] Пряжинский р-н, оз. Тулмозеро, мелководья северного берега у автодороги А-121 Сортавала, песчаный грунт, 61°40'33"N, 32°17'44"E (AFE: 36VVP4), 4 IX 2019, ЕБ, IBIW 65146–65148.

Вид, который долгое время в б. СССР рассматривался в объеме *N. mucronata* (Gollerbach, 1950; Gollerbach, Krassavina, 1983). Опубликованные данные о распространении в России были крайне скудны и отсылали к встречаемости вида только в Карелии (Hirn, 1900; Cedercrutz, 1933; H! teste PP) – регионе, который входит в основной ареал, Фенноскандию (Langangen, 2007). Общее число находок составляло всего 6 (Romanov, 2017; Chemeris, 2018; Romanov et al., 2018b; Romanov, unpubl.), при этом недавние находки в Сибири и на Чукотке позволили отнести этот вид к группе палеарктических. Таким образом, 9 новых находок в 8 местонахождениях Вологодской обл. и южной Карелии существенно уточняют ареал за пределами Фенноскандии и очерчивают его южную границу на Восточно-Европейской равнине (58–61°N).

*N. wahlbergiana* имеет отчасти промежуточные морфологические признаки между *N. mucronata* и *N. gracilis* (J.E. Smith) C. Agardh. Как и в случае *N. mucronata*, нижние клетки двуклеточных конечных сегментов листа более или менее превосходят по ширине верхние у *N. wahlbergiana*, однако растения имеют более слабый габитус и часто сильно укороченные верхние междоузлия и вторые сегменты листьев, в результате чего фертильные листья собираются в плотные головки, резко выделяющиеся на фоне стерильных распростертых листьев. Для *N. gracilis* нехарактерно образование выраженных головок, конечные сегменты его листьев трехклеточные, постепенно суживающиеся к окончанию листа. Поверхность зрелых ооспор *N. wahlbergiana* в световой микроскоп выглядит губчатой (нередко описывалась как мелко гранулированная) и не имеет характерной для *N. mucronata* отчетливой сетчатости, однако именно этот признак определяет его сходство с *N. gracilis*. Использование сканирующего электронного микроскопа позволяет видеть четкие различия между *N. mucronata*, с одной стороны, и *N. gracilis* и *N. wahlbergiana*, с другой стороны, по скульптуре поверхности ооспор (Ray et al., 2001; Romanov, unpubl.). Данные обстоятельства были не полностью учтены, когда с *N. gracilis* отождествлены миниатюрные образцы из Архангельской и Ленинградской областей с собранными в головки компактными листьями и губчатой поверхностью зрелых ооспор (р. Свидь (MIRE 11-087, 11-088, 11-089, 11-138), оз. Пидьмозеро (MIRE 16-086); Vishnyakov, Philippov, 2018: 1024, рис. 3: 7–9). Повторное исследование образцов показало их принадлежность *N. wahlbergiana*. Кроме того, часть ранее опубликованных находок *N. mucronata* в Вологодской обл. по образцам IBIW (Chemeris et al., 2011; teste PP) тоже принадлежит *N. wahlbergiana*.

*Tolypella prolifera* (Ziz ex A. Braun) Leonh. – **ВО** [1+1] Вологодский р-н, 1.1 км южнее д. Пески,

р. Кой в месте впадения в оз. Кубенское, 59°47'36.5"N, 39°05'28.5"E (AFE: 37VEG2), песчано-каменистые мелководья и отмели, глуб. 0.01–0.15 м, единично среди *Nitella* spp., 16 VIII 2018, АК, MIRE 18-150.

Мультирегиональный вид, на севере европейской территории России находящийся на пределе ареала. Новое местонахождение в Вологодской обл. относится к северной части оз. Кубенское, удалено от ранее известного в том же водоеме на 40 км (Chemeris et al., 2011). Ближайшая находка на севере Ярославской обл. (Romanov et al., 2017a), является пока единственной во всем Верхнем Поволжье. Южнее вид появляется только в Оренбургской и Самарской областях (Romanov et al., 2018a).

#### ЗАМЕЧАНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНО ОХРАНЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ

*C. strigosa* – вид федерального уровня охраны (Красная..., 2008), охраняется либо рекомендован к охране в регионах, к которым относятся приведенные здесь находки. В большинстве ранее известных местонахождений вид считался находящимся под угрозой исчезновения, а в некоторых даже исчезнувшим (cf. Romanov et al., 2014). В связи с этим новые наблюдения в оз. Вашутино Ярославской обл., где вид был известен с 1972 г., представляют большой интерес. В 2017 г. вид обнаружен в большом количестве стерильных экземпляров, как укороченных в песчаном грунте в прибрежных тростниковых зарослях, так и лежащих свободно на дне спутанными массами. В июне 2018 г. здесь были найдены единичные экземпляры, не собиравшиеся в гербарий. Такому сокращению численности трудно найти объяснение, поскольку вид считается многолетним (Armleuchteralgen..., 2016). Современные условия озера характеризуются очень слабой прозрачностью из-за цветения воды (в средней части 0.4 м) и, по видимому, не благоприятствуют нормальному возобновлению вида. Вероятность утраты этого местонахождения в результате прогрессирующего естественного эвтрофирования остается очень высокой. Напротив, стабильно олиготрофные условия разнотипных болотных водоемов более северных регионов, в которых *C. strigosa* обнаружен только в последние годы, можно рассматривать подходящими для неопределенно длительного сохранения вида. Этому, несомненно, способствует слабое антропогенное влияние на болотные экосистемы в целом, а также существующая сеть охраняемых природных территорий (Пинежский государственный заповедник, национальные парки “Кенозерский” и “Русский Север”).

Перспективным для включения в Красную книгу РФ рассматривается *C. aculeolata* (Romanov

et al., 2017c). Высокий уровень охранного статуса в других регионах, редкость вида по всему ареалу, стенобионтность и уязвимость к последствиям эвтрофирования послужили основанием для охраны вида в Костромской обл. (Romanov et al., 2017c; Krasnaya..., 2019). В силу этих же причин рекомендуется охрана нового местонахождения в Вологодской обл., где вид найден в техногенном водоеме, вероятно, исходно естественного происхождения, который до конца 1980-х гг. служил золоотвалом Сухонского ЦБК. Однако в таком случае не могут игнорироваться ни правовой статус водоема, ни планы его дальнейшего хозяйственного использования.

*N. confervacea*, вновь открытый на европейской территории России в Вологодской обл., оценивается как находящийся под угрозой исчезновения в ряде других стран, например, в Литве, Германии (Kostkevičiene, Sinkevičiene, 2008; Armleuchteralgen..., 2016), как угрожаемый (EN) в Норвегии (Fredriksen et al., 2015), как вид, близкий к уязвимому положению (NT), в Швеции и Финляндии (ArtDatabanken. 2015; Kostamo et al., 2019). Однократное наблюдение вида в оз. Кубенское не позволяет определить какие-либо лимитирующие факторы. Однако ввиду уникальности местонахождения, низкой численности, а также исключительной редкости по всему ареалу желательнее включить *N. confervacea* в число охраняемых видов Вологодской обл. с категориями статусов редкости и угроз исчезновения 2/EN “исчезающий вид”, продолжив наблюдения и поиск новых местонахождений. Находки вполне ожидаемы в похожих на оз. Кубенское водоемах с хорошо выраженной песчаной литоралью и резким внутригодовым колебанием уровня.

Новые данные о харовых водорослях на территории Архангельской обл. позволили уточнить сведения об их распространении, благодаря чему *C. papillosa*, *C. subspinosa*, *N. wahlbergiana* включены в Красную книгу Архангельской обл. (Krasnaya..., 2020). *C. tomentosa*, впервые найденный в этом регионе на пределе ареала, рекомендуется к включению в следующее издание Красной книги со статусом “редкий вид”. Стенобионтный, очень редкий на всей европейской территории России вид *C. papillosa* рекомендуется включить в Красную книгу Ленинградской обл. со статусом “редкий вид”.

Сравнительно небольшое число известных местонахождений *N. wahlbergiana* и низкая численность популяций, представленных единичными или очень немногочисленными экземплярами, является основанием для признания вида редким в регионах севера европейской территории России. В Вологодской обл. и Карелии он может охраняться со статусом вида, близкого к уязвимому положению (3/NT). Между тем, редкость

*N. wahlbergiana* в последнем регионе требует подтверждения ввиду данных о его широком распространении в соседней Финляндии (Langangen, 2007; H! teste PP).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690096-1 “Разнообразие, структура и продуктивность альгоценозов пресноводных экосистем” и № АААА-А18-118012690099-2 “Растительный покров водоемов и водотоков России: структура и динамика”; государственного задания БИН РАН № АААА-А18-118022090078-2 “Гербарные фонды БИН РАН (история, сохранение, изучение и пополнение)”; государственного задания ИВЭП СО РАН (научная программа 134.1); государственного задания ФИЦКИА УрО РАН № АААА-А17-117122990042-2. Работа завершена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), проект № 20-04-00280. Д.А. Филиппов и А.С. Комарова благодарят И.В. Филоненко, К.Н. Ивичеву, А.В. Леостри-на, О.В. Галанину, А.М. Чернову за содействие в сборе образцов, Р.Е. Романов признателен М.В. Маркову за предоставленные фотографии образцов хары, позволившие уточнить определение вида, Т.А. Михайловой и М. Koistinen за возможность работы с гербарными образцами. Д.С. Мосеев выражает благодарность за помощь в экспедиционных исследованиях и сборах харовых водорослей научному сотруднику ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский” А.В. Брагину, за содействие в проведении экспедиционных исследований начальнику отдела изучения природных комплексов и объектов ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский” С.И. Дровниной и зам. директора по научной работе ФГБУ “Государственный заповедник “Пинежский” Л.В. Пучниной.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Armluchteralgen – Die Characeen Deutschlands. 2016. Berlin; Heidelberg. 618 S.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7>
- ArtDatabanken. 2015. Rödlistade arter i Sverige 2015. ArtDatabanken SLU, Uppsala. 209 p.
- [Balashova et al.] Балашова Н.Б., Белякова Р.Н., Лукницкая А.Ф., Ковальчук Н.А., Басова С.Л., Жакова Л.В. 1999. Альгофлора Санкт-Петербурга и Ленинградской области. — В кн.: Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб. С. 13–78.
- [Bogdanovskaia-Guihéneuf] Богдановская-Гиенэф И.Д. 1969. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л. 188 с.
- Cedercreutz C. 1933. Die Characeen Finnlands. — Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 8: 241–254.
- [Chemeris] Чемерис Е.В. 2018. Харовые водоросли (Streptophyta: Charales) Крайнего Северо-Востока

- Азии: видовой состав, закономерности распространения. — В сб.: Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Материалы докл. IV Всерос. науч. конф. с международ. участием. СПб. С. 478–483.
- [Chemeris et al.] Чемерис Е.В., Романов Р.Е., Вишняков В.С., Тихонов А.В. 2015. Харовые (Streptophyta, Charales) Ярославской области. — Бот. журн. 100 (6): 550–562.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615060034>
- [Chemeris et al.] Чемерис Е.В., Филиппов Д.А., Бобров А.А. 2011. Харовые водоросли (Charophyta) водоемов Вологодской области — Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. 3: 37–42.
- [Chemeris et al.] Чемерис Е.В., Бобров А.А., Филиппов Д.А. 2013. Харовые водоросли (Charophyta) водотоков Вологодской области — Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. 1: 45–53.
- Fredriksen S., Moy F., Husa V., Sjøtun K., Schneider S.C. 2015. Alger Cyanophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Ochrophyta. — Norsk rødliste for arter 2015. Artsdatabanken, Norge: 14–16.
- [Gigevich] Гигевич Г.С. 1985. Макрофиты. — В кн.: Экологическая система Нарочанских озер. С. 116–123.
- [Gollerbach, Krassavina] Голлербах М.М., Красавина Л.К. 1983. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли — Charophyta. Л. 140 с.
- [Gollerbach] Голлербах М.М. 1950. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно. — Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 2. Споры растения. 5: 20–94.
- [Grigorieva, Komissarov] Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. 2009. Состояние качества воды и сообществ фитопланктона озера Бологое в условиях сельского и промышленного загрязнения. — В сб.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Материалы XXVIII Междунар. конф. Петрозаводск. С. 163–167.
- Hirn K. 1900. Finska Characeer. — Medd. Soc. Fauna Flora Fennica. 26: 91–99.
- [Ivanoff] Иванов Л.А. 1901. Наблюдения над водной растительностью Озерной области. — Тр. Пресноводной биол. станции Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1: 1–152.
- [Ivanov] Иванов К.Е. 1975. Водообмен в болотных ландшафтах. Л. 280 с.
- Kostamo K., Arponen H., Eloranta P., Kiviluoto S., Koistinen M., Leskinen E. 2019. Algae. — In: The 2019 Red List of Finnish Species. Ministry of the Environment et Finnish Environment Institute. Helsinki. P. 149–156.
- [Kolokol'tsev et al.] Колокольцев В.Г., Никитин М.Ю., Ковалевская Е.О. 2014. Современные травертины в районе Санкт-Петербурга. — Природа. 7: 17–29.
- Kostkevičiene J., Sinkevičiene Z. 2008. A preliminary checklist of Lithuanian macroalgae. — Botanica Lithuanica. 14 (1): 11–27.
- Kovtun-Kante A. 2015. Charophytes of Estonian inland and coastal waters: distribution and environmental preferences: PhD Thesis. Tartu. 97 p.
- [Krasnaya...] Красная книга Архангельской области. Официальное издание. 2020. Архангельск. 478 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Костромской области. 2-е изд. 2019. Кострома. 432 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Удмуртской Республики. 2-е изд. 2012. Чебоксары. 458 с.
- Langangen A. 2007. Charophytes of the Nordic countries. Oslo. 102 p.
- [Markov] Марков М.В. 2017. К изучению полушниковых олиготрофных озер Тверской области: фотосинтезирующая биота как индикатор их трофического статуса. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2 (1): 1–19.  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-4>
- [Philippov] Филиппов Д.А. 2014. О зарастании внутриболотных озер Архангельской и Вологодской областей. — В сб.: XXI Всерос. молодежная науч. конф. “Актуальные проблемы биологии и экологии”: Материалы докл. Сыктывкар, 2014. С. 91–95.
- [Philippov] Филиппов Д.А. 2017. Особенности структурной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водоемов и водотоков. — Труды Института биологии внутренних вод РАН. 79/82: 251–277.  
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10063>
- Philippov D.A., Yurchenko V.V. 2020. Data on chemical characteristics of waters in two boreal *Sphagnum* mires (North-Western Russia). — Data in Brief. 28: 104928.  
<https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104928>
- [Rasporov] Распопов И.М. 1985. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л. 197 с.
- Ray S., Pekkari S., Snoeijis P. 2001. Oospore dimensions and wall ornamentation patterns in Swedish charophytes. — Nord. J. Bot. 21 (2): 207–224.
- [Romanov] Романов Р.Е. 2015. Харовые водоросли (Streptophyta seu Charophyta: Charophyceae, Charales) в Красной книге Российской Федерации: обоснование включения новых видов. — В сб.: Проблемы систематики и географии водных растений: Материалы Междунар. конф. Ярославль. С. 65–66.
- [Romanov] Романов Р.Е. 2017. Оценка необходимости охраны видов харовых водорослей (Streptophyta, Charales) в южных регионах Западной Сибири. — В сб.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей материалов XVI Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул. С. 58–61.
- [Romanov] Романов Р.Е. 2019. Флористические находки харовых водорослей (Charales, Charophyceae) по материалам гербариев MW и H. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 124 (6): 72–76.
- Romanov R.E., Patova E.N., Tetryuk B.Y., Chemeris E.V. 2018b. Charophytes (Charales, Charophyceae) on the north-eastern edge of Europe: is it something different across Northern Europe in their diversity and biogeog-

- raphy? – *Nova Hedwigia*. 147: 161–182.  
<https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2018/016>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Бирюкова О.В., Бондарев О.О. 2015а. Харовые (Streptophyta, Charales) Нижегородской области. – *Бот. журн.* 100 (5): 443–452.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615050026>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Вишняков В.С., Беляков Е.А., Гарин Э.В., Лапиров А.Г., Тихонов А.В., Жакова Л.В. 2017а. Находки харовых водорослей (Charales, Charophyceae) в бассейне Верхней Волги. – *Новости сист. низш. раст.* 51: 157–165.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.157>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Жакова Л.В., Ефимова А.А., Леострин А.В. 2017с. *Chara aculeolata* (Charophyceae, Charales): первая достоверная находка в России. – *Turczaninowia*. 20 (4): 70–81.  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.9>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Жакова Л.В., Чемерис Е.В., Конечная Г.Ю., Леострин А.В., Ефимова А.А., Бирюкова О.В., Шестакова А.А., Анисимова О.В., Шилов М.П. 2017б. Конспект харовых (Charophyceae) Верхнего Поволжья. – *Бот. журн.* 102 (2): 147–162.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020028>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Чемерис Е.В., Вишняков В.С., Чепиного В.В., Азовский М.Г., Куклин А.П., Тимофеева В.В. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) в России. – *Бот. журн.* 99 (10): 1148–1161.
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Чемерис Е.В., Жакова Л.В., Иванова А.В., Палагушкина О.В. 2018а. Харовые водоросли (Charales, Charophyceae) Среднего Поволжья (Россия): конспект видов и оценка необходимости охраны. – *Nature Conservation Research*. 3 (2): 1–20.  
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.044>
- [Romanov et al.] Романов Р.Е., Шилов М.П., Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Бирюкова О.В. 2015б. Флористические находки харовых водорослей (Charales, Streptophyta) в Средней России. – *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.* 120 (3): 78–79.
- [Sadokov, Philippov] Садоков Д.О., Филиппов Д.А. 2017. О зарастании болотных озер Дарвинского государственного заповедника. – *Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН*. 79/82: 183–188.  
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10062>
- [Veisberg, Isakova] Вейсберг Е.И., Исакова Н.А. 2010. Видовой состав Charophyta водоемов Челябинской области. – *Бот. журн.* 95 (10): 1437–1443.
- [Vilhelm] Вильгельм Я. 1930. Дополнение к изучению харовых водорослей СССР. – *Изв. Гл. Бот. сада СССР*. 29 (5–6): 582–596.
- [Vishnyakov, Philippov] Вишняков В.С., Филиппов Д.А. 2018. Новые находки харовых водорослей (Charales) на Европейском Севере России. – *Бот. журн.* 103 (8): 1016–1031.  
<https://doi.org/10.7868/S0006813618080070>
- Zhakova L., Balashova N. 2001. Charophyta of the Leningrad Region, Russia. – *Schreiftendr. Landschaftspflege Naturschutz*. 72: 23–26.
- [Zhakova, Konechnaya] Жакова Л.В., Конечная Г.Ю. 2011. Харовые водоросли (Charophyta) Псковской области. – *Тр. нац. парка “Себежский”*. 1: 311–315.
- Zviedre E., Grinberga L. 2012. New species of Charophyta, *Chara polyacantha* A. Braun, in Lake Engure, Latvia. – *Biodiversity: Research and Conservation*. 25: 43–45.

## NEW CHAROPHYTE RECORDS (CHARACEAE) IN EUROPEAN RUSSIA

V. S. Vishnyakov<sup>a,#</sup>, R. E. Romanov<sup>b,c,##</sup>, A. S. Komarova<sup>a</sup>, E. A. Belyakov<sup>a</sup>,  
 D. S. Moseev<sup>d</sup>, E. Yu. Churakova<sup>e</sup>, A. B. Czhabadze<sup>f</sup>, and D. A. Philippov<sup>a,###</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences  
 Borok, 109, Nekouzskiy District, Yaroslavl Region, 152742, Russia

<sup>b</sup> Komarov Botanical Institute RAS  
 Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

<sup>c</sup> Institute for Water and Environmental Problems of the Siberian Branch of RAS  
 Molodezhnaya Str., 1, Barnaul, 656038, Russia

<sup>d</sup> Shirshov Institute of Oceanology RAS  
 Nahimovskiy Ave., 36, Moscow, 117997, Russia

<sup>e</sup> N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of RAS  
 Severnaya Dvina Emb., 23, Arkhangelsk, 163000, Russia

<sup>f</sup> Vologda State University  
 Lenina Str., 15, Vologda, 160000, Russia

# e-mail: [aeonium25@mail.ru](mailto:aeonium25@mail.ru)

## e-mail: [romanov\\_r\\_e@ngs.ru](mailto:romanov_r_e@ngs.ru)

### e-mail: [philippov\\_d@mail.ru](mailto:philippov_d@mail.ru)

The article presents new data associated with 110 records of 16 charophyte species from some regions of the Northern European Russia, Arkhangelsk, Vladimir, Vologda, Kostroma, Leningrad, Moscow, Ryazan, Tver, Yaroslavl Regions and the Republic of Karelia. The rare species of the particular interest are *Chara aculeolata*, *C. papillosa*, *C. strigosa*, *C. tomentosa*, *Nitella confervacea*, *N. syncarpa*, *N. wahlbergiana* and *Tolypella prolifera*. The new data increase knowledge on distribution of charophytes on the northeastern edge of Europe, es-

pecially those near the northern (e.g., *C. aculeolata*, *N. mucronata*, *N. syncarpa*, *T. prolifera*) or the southern (*N. wahlbergiana*) borders of their ranges. In the light of the presented results, *C. papillosa*, *C. subspinosa*, and *N. wahlbergiana* have been included in the Red Data Book of Arkhangelsk Region. Several species are suggested for regional protection, e.g. *N. confervacea* – as endangered in Vologda Region, *C. aculeolata* in Vologda Region, *C. papillosa* in Leningrad Region, and *C. tomentosa* in Arkhangelsk Region – as rare, *N. wahlbergiana* – as near threatened in Vologda Region and Republic of Karelia.

*Keywords:* *Chara*, *Nitella*, *Tolypella*, new records, species conservation, European Russia

## ACKNOWLEDGEMENTS

This study was carried out as a part of the state assignment of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, no. AAAA-A18-118012690096-1, AAAA-A18-118012690099-2; the state assignment of Komarov Botanical Institute RAS, no. AAAA-A18-118030790036-0; the state assignment of Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, scientific program 134.1; the state assignment of FCIARctic, no. AAAA-A17-117122990042-2. The study was finalized with the financial support of the Russian Foundation of Basic Research, grant no. 20-04-00280. D.A. Philippov and A.S. Komarova thank I.V. Filonenko, K.N. Ivicheva, A.V. Leostrin, O.V. Galanina and A.M. Chernova for assistance during sampling. R.E. Romanov is grateful to M.V. Markov for providing photos of the *Chara* specimens allowed to clarify species identification, T.A. Mikhailova and M. Koistinen for the opportunity to check herbarium specimens. D.S. Moseev thanks A.V. Bragin and S.I. Drovkina, the colleagues at the Kenozersky National Park, for help during field research, charophytes sampling and assistance, as well as L.V. Puchnina, a head of the Pinezhsky State Reserve.

## REFERENCES

- Armlauchteralgen – Die Characeen Deutschlands. 2016. Berlin; Heidelberg. 618 S.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7>
- ArtDatabanken. 2015. Rödlistade arter i Sverige 2015. ArtDatabanken SLU, Uppsala. 209 p.
- Balashova N.B., Belyakova R.N., Luknitskaya A.F., Kovalchuk N.A., Zhakova L.V. 1999. Flora of algae of St. Petersburg and the Leningrad Region. – In: Biodiversity of the Leningrad Region (Algae. Fungi. Lichens. Bryophytes. Invertebrates. Fishes and Pisciformes). St. Petersburg. P. 13–78 (In Russ.).
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1969. Zakonomernosti formirovaniya sfagnovykh bolot verhovogo tipa (na primere Polistovo-Lovatskogo massiva) [Regularities formation of *Sphagnum* bogs upper type (on the example of the Polistovo-Lovatsky mire massif)]. Leningrad. 186 p. (In Russ.).
- Cedercreutz C. 1933. Die Characeen Finnlands. – Mem. Soc. Fauna Flora Fennica 8: 241–254.
- Chemeris E.V. 2018. Charophytes (Streptophyta: Charales) in the Far Northeast of Asia: diversity, regularities of distribution. – In: Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovaniya v monitoringe: Materialy dokladov IV Vserossiyskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem. St. Petersburg. P. 478–483 (In Russ.).
- Chemeris E.V., Philippov D.A., Bobrov A.A. 2011. Stoneworts (Charophyta) in the water bodies in Vologda region. – Vestnik of Saint Petersburg University. Biology. 3: 37–42 (In Russ.).
- Chemeris E.V., Bobrov A.A., Philippov D.A. 2013. Stoneworts (Charophyta) of watercourses in Vologda region. – Vestnik of Saint Petersburg University. Biology. 1: 45–53 (In Russ.).
- Chemeris E.V., Romanov R.E., Vishnyakov V.S., Tikhonov A.V. 2015. The stoneworts (Streptophyta, Charales) of Yaroslavl Region. – Botanicheskii zhurnal. 100 (6): 550–562 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615060034>
- Fredriksen S., Moy F., Husa V., Sjøtun K., Schneider S.C. 2015. Alger Cyanophyta, Rhodophyta, Chlorophyta, Ochrophyta. – Norsk rødliste for arter 2015. Artsdatabanken, Norge: 14–16.
- Gigevich G.S. 1985. Makrofity [Macrophytes]. – In: Ekologicheskaya sistema Narochanskikh ozyer [Ecosystem of Narochanian lakes]. Minsk. P. 116–123 (In Russ.).
- Gollerbach M.M., Krassavina L.K. 1983. Opredelitel presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 14. Kharovyie vodorosli – Charophyta [An identification manual of freshwater algae of the USSR. Vol. 14. The charophytes – Charophyta]. Leningrad. 140 p. (In Russ.).
- Gollerbach M.M. 1950. Sistemacheskii spisok kharovykh vodoroslei obnaruzhennykh v predelakh SSSR po 1935 g vklyuchitelno [The systematic list of charophytes discovered inside of USSR until 1935 inclusively]. – Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum URSS. Fasc. 2. Plantae cryptogamae. 5: 20–94 (In Russ.).
- Grigorieva I.L., Komissarov A.B. 2009. Condition of water quality and phytoplankton community of the Bologoe lake under the urban and industrial pollutant. – In: Biologicheskiye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyemov Yevropeyskogo Severa: Materialy XXVIII Mezhdunarodnoi konferentsii. Petrozavodsk. P. 163–167 (In Russ.).
- Hirn K. 1900. Finska Characeer. – Medd. Soc. Fauna Flora Fennica. 26: 91–99.
- Ivanoff L.A. 1901. Beobachtungen über die Wasservegetation des Seegebietes. – Berichte der Biologischen Süßwasserstation der Kaiserlichen Naturforscher-Gesellschaft zu St. Petersburg. 1: 1–152.
- Ivanov K.E. 1975. Vodoobmen v bolotnykh landshaftakh [Water exchange in swamped areas]. Leningrad. 280 p. (In Russ.).

- Kostamo K., Arponen H., Eloranta P., Kiviluoto S., Koistinen M., Leskinen E. 2019. Algae. — In: The 2019 Red List of Finnish Species. Ministry of the Environment et Finnish Environment Institute. Helsinki. P. 149–156.
- Kolokol'tsev V.G., Nikitin M.Yu., Kovalevskaya E.O. 2014. Modern travertine in St.-Petersburg region. — Priroda. 7: 17–29 (In Russ.).
- Kostkevičiene J., Sinkevičiene Z. 2008. A preliminary checklist of Lithuanian macroalgae. — Botanica Lithuanica. 14 (1): 11–27.
- Kovtun-Kante A. 2015. Charophytes of Estonian inland and coastal waters: distribution and environmental preferences: PhD Thesis. Tartu. 97 p.
- Krasnaya kniga Arkhangel'skoi oblasti. Ofitsial'noe izdanie [Red Data Book of the Arkhangel'sk Region. Official edition]. 2020. Arkhangel'sk. 478 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kostromskoi oblasti. 2-e izd. [Red Data Book of Kostroma Region. 2-nd edition]. 2019. Kostroma. 432 p.
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (Rasteniya i griby) [Red Data Book of Russian Federation (Plants and Fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Udmurtskoi Respubliki. 2-e izd. [Red Data Book of Udmurt Republic. 2nd edition]. 2012. Chelboksary. 458 p. (In Russ.).
- Langangen A. 2007. Charophytes of the Nordic countries. Oslo. 102 p.
- Markov M.V. 2017. Research of the isoetid oligotrophic lakes in Tver Region: photosynthetic biota as their trophic state indicator. — Russian Journal of Ecosystem Ecology 2 (1): 1–19 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-1-4>
- Philippov D.A. 2014. O zarastanii vntribolotnykh ozyer Arkhangel'skoi i Vologodskoi oblasti [On overgrowing of intramire lakes in Arkhangel'sk and Vologda Regions]. — In: XXI Vserossiyskaya molodyozhnaya nauchnaya konf. "Aktual'nye problemy biologii i ekologii": Materialy dokladov. Syktyvkar. P. 91–95 (In Russ.).
- Philippov D.A. 2017. Specific features of structural organization of hydrobiocenoses in different-type of mire water bodies and water courses. — Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN. 79/82: 251–277 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10063>
- Philippov D.A., Yurchenko V.V. 2020. Data on chemical characteristics of waters in two boreal Sphagnum mires (North-Western Russia). — Data in Brief. 28: 104928.  
<https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104928>
- Raspopov I.M. 1985. Vysshaya vodnaya rastitel'nost' bol'shikh ozyer Severo-Zapada SSSR [Higher aquatic vegetation of large lakes of the North-West of the USSR]. Leningrad. 197 p. (In Russ.).
- Ray S., Pekkari S., Snoeijis P. 2001. Oospore dimensions and wall ornamentation patterns in Swedish charophytes. — Nord. J. Bot. 21 (2): 207–224.
- Romanov R.E. 2015. Charophytes in the Red Data Book of Russian Federation: new species proposed to inclusion. — In: Problemy sistematiки i geografii vodnykh rastenii: Materialy Mezhdunarodnoi konferentsii. Yaroslavl. P. 65–66 (In Russ.).
- Romanov R.E. 2017. Assessing conservation status of charophytes (Streptophyta, Charales) in southern regions of West Siberia. — In: Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii: sbornik nauchnykh statei materialov XVI Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Barnaul. P. 58–61 (In Russ.).
- Romanov R.E. 2019. New species records of charophytes (Charales, Charophyceae) from the collections of MW and H herbaria. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series. 124 (6): 72–76 (In Russ.).
- Romanov R.E., Biryukova O.V., Bondarev O.O. 2015a. The charophytes (Streptophyta, Charales) of Nizhny Novgorod Region. — Botanicheskii zhurnal. 100 (5): 443–452 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615050026>
- Romanov R.E., Chemeris E.V., Vishnyakov V.S., Chepinoga V.V., Azovskii M.G., Kuklin A.P., Timofeeva V.V. 2014. *Chara strigosa* (Streptophyta: Charales) in Russia. — Botanicheskii zhurnal. 99 (10): 1148–1161 (In Russ.).
- Romanov R.E., Chemeris E.V., Zhakova L.V., Ivanova A.V., Palagushkina O.V. 2018a. The charophytes (Charales, Charophyceae) from the Middle Volga Region (Russia): synopsis of localities and species protection. — Nature Conservation Research. 3 (2): 1–20 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.044>
- Romanov R.E., Patova E.N., Teteryuk B.Y., Chemeris E.V. 2018b. Charophytes (Charales, Charophyceae) on the north-eastern edge of Europe: is it something different across Northern Europe in their diversity and biogeography? — Nova Hedwigia. 147: 161–182.  
<https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2018/016>
- Romanov R.E., Shilov M.P., Belyakov E.A., Lapirova A.G., Biryukova O.V. 2015b. New species records of charophytes (Charales, Streptophyta) in Central Russia. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series. 120 (3): 78–79 (In Russ.).
- Romanov R.E., Vishnyakov V.S., Belyakov E.A., Garin E.V., Lapirova A.G., Tikhonov A.V., Zhakova L.V. 2017a. The records of charophytes (Charales, Charophyceae) from the Upper Volga basin (European Russia). — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 51: 157–165 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.157>
- Romanov R.E., Zhakova L.V., Chemeris E.V., Konechnaya G.Yu., Leostrin A.V., Efimova A.A., Biryukova O.V., Shestakova A.A., Anissimova O.V., Shilov M.P. 2017b. Synopsis of the charophytes (Charophyceae) of the Upper Volga Region. — Botanicheskii zhurnal. 102 (2): 147–162 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020028>
- Romanov R.E., Zhakova L.V., Efimova A.A., Leostrin A.V. 2017c. *Chara aculeolata* (Charophyceae, Charales): first reliable record for Russia. — Turczaninowia. 20 (4): 70–81 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.9>

- Sadokov D.O., Philippov D.A. 2017. On overgrowing of mire lakes in Darwinskiy State Reserve. — Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN. 79/82: 183–188 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2017-10062>
- Veisberg E.I., Isakova N.A. 2010. Species composition of Charophyta in the Chelyabinsk Region waterbodies. — Botanicheskii zhurnal. 95 (10): 1437–1443 (In Russ.).
- Vilhelm J. 1930. Ad Characearum Europae orientalis et Asiae cognitionem additamentum. — Bulletin du Jardin Botanique Principal de l'URSS. 29 (5–6): 582–596 (In Russ. and Latin).
- Vishnyakov V.S., Philippov D.A. 2018. New records of charophytes (Charales) from the northern European Russia. — Botanicheskii zhurnal. 103 (8): 1016–1031 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0006813618080070>
- Zhakova L., Balashova N. 2001. Charophyta of the Leningrad Region, Russia. — Schriftenr. Landschaftspflege Naturschutz. 72: 23–26.
- Zhakova L.V., Konechnaya G.Yu. 2011. The charophytes (Charophyta) of Pskov Region. — Proceedings of the Sebezhskiy National Park. 1: 311–315 (In Russ.).
- Zviedre E., Grinberga L. 2012. New species of Charophyta, *Chara polyacantha* A. Braun, in Lake Engure, Latvia. — Biodiversity: Research and Conservation. 25: 43–45.

## НОВЫЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ ДАГЕСТАНА

© 2021 г. А. Б. Исмаилов

Горный ботанический сад ДФИЦ РАН  
ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия  
e-mail: i.aziz@mail.ru

Поступила в редакцию 25.06.2020 г.

После доработки 14.08.2020 г.

Принята к публикации 25.08.2020 г.

Для лишенофлоры Дагестана приводится 5 новых видов (*Hypocenomyce scalaris*, *Nephromopsis laureri*, *Peltigera extenuata*, *Pertusaria pertusa*, *Platismatia glauca*) и три рода (*Hypocenomyce*, *Nephromopsis*, *Platismatia*). *Nephromopsis laureri* и *Peltigera extenuata*, как и род *Nephromopsis*, ранее не были известны в пределах Восточного Кавказа. Для видов приведена актуальная информация о распространении на Кавказе, их местонахождениях и некоторые комментарии.

**Ключевые слова:** лишайники, новые находки, *Nephromopsis laureri*, *Hypocenomyce scalaris*, *Peltigera extenuata*, *Pertusaria pertusa*, *Platismatia glauca*, Дагестан, Восточный Кавказ

DOI: 10.31857/S0006813620120121

В 2018 и 2019 гг. автором были обследованы широколиственные и смешанные леса предгорий (Казбековский р-н) и высокогорий (Цунтинский р-н) Дагестана. Эти леса – наиболее влажные местообитания, где выпадает до 900 и 1200 мм осадков в год, соответственно, что почти вдвое превышает средние показатели по республике (Fizicheskaya..., 1996). Здесь произрастают многие циано-бионтные лишайники из семейств Collemataceae, Nephromataceae, Lobariaceae, не отмеченные нигде более в Дагестане. Эти леса являются и эволюлогически значимыми, так как в них отмечены 18 видов сосудистых растений, включенных в Красную книгу РФ (Krasnaya..., 2008).

В ходе обработки собранного материала было выявлено пять новых видов и три рода (*Hypocenomyce* M. Choisy, *Nephromopsis* Müll. Arg., *Platismatia* W.L. Culb. et C.F. Culb.) лишайников, ранее неизвестных в Дагестане. Среди них род *Nephromopsis* и виды *Nephromopsis laureri*, *Peltigera extenuata* ранее не были известны в пределах всего Восточного Кавказа, включающего, наряду с Дагестаном, также Ингушетию, Чечню и некоторые северовосточные территории Грузии и Азербайджана. Ниже виды приводятся в алфавитном порядке с информацией о распространении в пределах Кавказа, их местонахождениях и некоторые комментарии. Образцы хранятся в гербарии ГорБС ДФИЦ РАН (DAG).

*Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy – Цунтинский р-н, старовозрастной сосновый участок смешанного леса на правом берегу р. Сабаку-

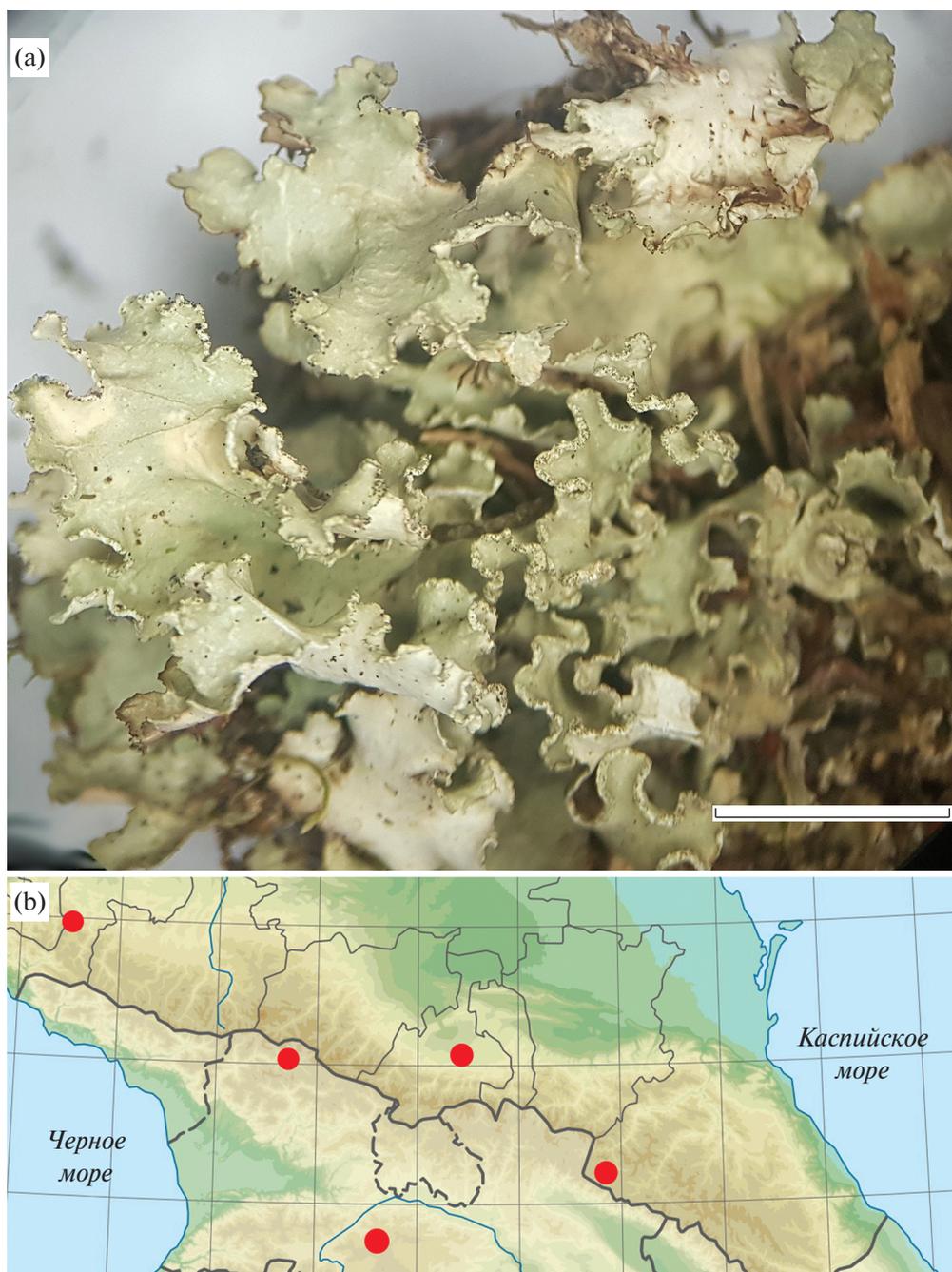
нис-Хеви напротив с. Хутрах, 45°12'56.2" с.ш., 45°47'15.9" в.д., 1910 м над ур. м. На гниющем сосновом пне, 16 VII 2019 (DAG 1388).

Вид представляет новый род для лишенофлоры Дагестана, но довольно распространенный на Кавказе, где произрастает, в основном, на древесине и коре хвойных пород. Известен в Грузии (Barkhalov, 1983, как *Psora scalaris* (Ach.) Hook.), Краснодарском крае (Otte, 2007), Адыгее (Otte, 2001), Карачаево-Черкессии (Blinkova, Urbanavichus, 2005), Ингушетии (Urbanavichus, Urbanavichene, 2017).

*Nephromopsis laureri* (Kremp.) Kurok. (рис. 1a) – Цунтинский р-н, верховья р. Китлярта, нижняя часть Кодорского перевала, 42°10'24.7" с.ш., 45°45'58.5" в.д., 2080 м над ур. м., лиственный лес (береза, ива, клен, рябина). На стволе березы, 15 VII 2019 (DAG 1373).

Занесен в Красную книгу Российской Федерации (как *Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randle et A. Thell) с категорией редкости 3б, как вид, имеющий значительный ареал, в пределах которого встречается с небольшой численностью популяций (Krasnaya..., 2008).

Новый род для Восточного Кавказа. На Кавказе известен только из нескольких локалитетов (рис. 1b), приуроченных к ООПТ, либо к малонарушенным, старовозрастным лесам: Грузия (Barkhalov, 1983, как *Cetraria laureri* Kremp.), Краснодарский край (Otte, 2001, как *Tuckneraria*



**Рис. 1.** а – *Nephromopsis laureri* (шкала – 0.5 см); б – известные местонахождения на Кавказе (с учетом локалитета в Дагестане).

**Fig. 1.** а – *Nephromopsis laureri* (scale bar – 0.5 cm); б – known localities in the Caucasus (including the locality in Dagestan).

*laureri*), Северная Осетия – Алания (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019).

Вид предпочитает малонарушенные местообитания с повышенной влажностью и в некоторых частях ареала является специализированным видом биологически ценных лесов. В Дагестане вид обнаружен в высокогорной части – в Бежтинско-Дидойском флористическом районе, кото-

рый отличается максимальным количеством осадков (до 1200 мм в год).

*Nephromopsis laureri* может быть спутан с близким по экологии и формирующим схожие краевые соралии видом *Usnocetraria oakesiana* (Tuck.) M.J. Lai et J.C. Wei, но отличается более восходящими лопастями с псевдоцифеллами на нижней поверхности.

*Peltigera extenuata* (Nyl. ex Vain.) Lojka – Цунтинский р-н, верховья р. Китлярта, начало Кодорского перевала, 42°10'24.5" с.ш., 45°46'41.7" в.д., 1920 м над ур. м., тропа по лесистому склону после перепада реки. На небольших замшелых валунах вдоль тропы в затененных условиях, 15 VII 2019 (DAG 1287).

Новый вид для Восточного Кавказа. На Кавказе известен только из Кабардино-Балкарии по нескольким находкам (Slonov et al., 2009, как *P. didactyla* var. *extenuata* (Nyl. ex Vain.) Goffinet et Hastings).

Вид схож с *P. didactyla* (With.) J.R. Laundon и долгое время рассматривался как его стерильная форма или хемотип. Впоследствии был выделен в отдельный вид на основе ДНК-анализа (Goffinet et al., 2003). Также *P. extenuata* отличается обильными, светлыми, растрёпанными, часто переплетающимися ризинами, отсутствием апотециев (формируются редко) и положительной реакцией (часто слабой и быстро исчезающей) соралей с С и КС, дающей красный цвет.

*Pertusaria pertusa* (Weigel) Tuck. – Казбековский р-н, окр. с. Алмак, буковый лес на левом берегу р. Ахтичай, 42°57'30.6" с.ш., 46°35'08.4" в.д., 1100 м над ур. м. На коре бука, 08 V 2018 (DAG 1383).

Новый вид для Дагестана. На Кавказе встречается, в основном в широколиственных и смешанных равнинных и горных лесах, растет на гладкой коре лиственных деревьев. Известен в Грузии, Азербайджане, Северной Осетии – Алании (Barkhalov, 1983), Армении (Harutyunyan et al., 2011), Краснодарском крае (Urbanavichene, Urbanavichus, 2014), Кабардино-Балкарии (Slonov, 2002).

*Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb. – Цунтинский р-н, ущелье р. Симбирисхеви, буковый лес на правом берегу реки, подножие перевала Мушак, 42°03'38.4" с.ш., 46°05'55.0" в.д., 1800 м над ур. м. На стволе бука, 28 VI 2019 (DAG 1389).

Вид представляет новый род для лишенофлоры Дагестана. На Кавказе известен в Адыгее, Северной Осетии – Алании, Грузии (Barkhalov, 1983, как *Cetraria glauca* (L.) Ach.), Краснодарском крае (Urbanavichene, Urbanavichus, 2014), Карачаево-Черкесии (Blinkova, Urbanavichus, 2005), Кабардино-Балкарии (Slonov, 2002).

Вид внесен в Красные книги некоторых регионов Центральной России.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках плановой темы ГорБС ДФИЦ РАН № АААА-А19-119020890099-4.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barkhalov] Бархалов Ш.О. 1983. Флора лишайников Кавказа. Баку. 338 с.
- Blinkova O., Urbanavichus G. 2005. Ecological analysis of lichens in the Teberda State Biosphere Reserve (North-Western Caucasus, Russia). – *Folia Cryptogammica Estonica*. 41: 23–35.
- [Fizicheskaya...] Физическая география Дагестана. 1996. Махачкала. 382 с.
- Goffinet B., Miadlikowska J., Goward T. 2003. Phylogenetic inferences based on nrDNA sequences support five morphospecies within the *Peltigera didactyla* complex (lichenized Ascomycota). – *Bryologist*. 106 (3): 349–364.  
<https://doi.org/10.1639/01>
- Harutyunyan S., Wiesmair B., Mayrhofer H. 2011. Catalogue of the lichenized fungi in Armenia. – *Herzogia*. 24 (2): 265–296.  
<https://doi.org/10.13158/heia.24.2.2011.265>
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- Otte V. 2001. Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchatsch (NW-Kaukasus) – eine erste Übersicht, ergänzt durch einige von D. Benkert bestimmte Pezizales. – *Feddes Repertorium*. 112 (7–8): 565–582.  
<https://doi.org/10.1002/fedr.4921120712>
- Otte V. 2007. Lichens, lichenicolous fungi and bryophytes from the north-west Caucasus – second supplement. – *Herzogia*. 20: 221–237.
- [Slonov] Слонов Т.Л. 2002. Лишенофлора Кабардино-Балкарии и ее анализ. Нальчик. 136 с.
- [Slonov et al.] Слонов Л.Х., Слонов Т.Л., Ханов З.М. 2009. Эколого-физиологические особенности лишайников горной системы Центральной части Северного Кавказа. Нальчик. 160 с.
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2014. К лишенофлоре долины реки Ачипсе (Юго-Западный Кавказ, Краснодарский край). – *Новости сист. низш. раст.* 48: 315–326.
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2019. К лишенофлоре Северо-Осетинского заповедника (Северная Осетия – Алания). I. Кластер “Шуби”. – *Новости сист. низш. раст.* 53 (2): 349–368.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.349>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2017. Contribution to the lichen flora of Erzi Nature Reserve, Republic of Ingushetia, North Caucasus, Russia. – *Willdenowia*. 47: 227–236.  
<https://doi.org/10.3372/wi.47.47306>

## NEW SPECIES OF LICHENS FOR DAGESTAN

A. B. Ismailov

Mountain Botanical Garden of DFRC RAS  
 M. Gadjieva Str., 45, Makhachkala, 367000, Russia  
 e-mail: i.aziz@mail.ru

Five new species (*Hypocenomyce scalaris*, *Nephromopsis laureri*, *Peltigera extenuata*, *Pertusaria pertusa*, *Platismatia glauca*) and three genera (*Hypocenomyce*, *Nephromopsis*, *Platismatia*) are reported for the lichen flora of Dagestan. The species *Nephromopsis laureri* and *Peltigera extenuata*, as well as the genus *Nephromopsis*, were not previously known within the East Caucasus. The actual information on distribution in the Caucasus and data of the localities with some comments are given for each species.

**Keywords:** lichens, new records, *Nephromopsis laureri*, *Hypocenomyce scalaris*, *Peltigera extenuata*, *Pertusaria pertusa*, *Platismatia glauca*, Dagestan, East Caucasus

## ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the research project of Mountain Botanical Garden of DFRC RAS, no. AAAA-A19-119020890099-4.

## REFERENCES

- Barkhalov Sh.O. 1983. Flora lishaynikov Kavkaza [The lichen flora of Caucasus]. Baku. 338 p. (In Russ.).
- Blinkova O., Urbanavichus G. 2005. Ecological analysis of lichens in the Teberda State Biosphere Reserve (North-Western Caucasus, Russia). — *Folia Cryptogammica Estonica*. 41: 23–35.
- Fizicheskaya geografiya Dagestana. 1996. [Physical geography of Dagestan]. Makhachkala. 382 p. (In Russ.).
- Goffinet B., Miadlikowska J., Goward T. 2003. Phylogenetic inferences based on nrDNA sequences support five morphospecies within the *Peltigera didactyla* complex (lichenized Ascomycota). — *Bryologist*. 106 (3): 349–364.  
<https://doi.org/10.1639/01>
- Harutyunyan S., Wiesmair B., Mayrhofer H. 2011. Catalogue of the lichenized fungi in Armenia. — *Herzogia*. 24 (2): 265–296.  
<https://doi.org/10.13158/heia.24.2.2011.265>
- Krasnaya kniga Rossiyskoi Federatsii (rasteniya i griby). 2008. [Red data book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Otte V. 2001. Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchatsch (NW-Kaukasus) — eine erste Übersicht, ergänzt durch einige von D. Benkert bestimmte Pezizales. — *Feddes Repertorium*. 112 (7–8): 565–582.  
<https://doi.org/10.1002/fedr.4921120712>
- Otte V. 2007. Lichens, lichenicolous fungi and bryophytes from the north-west Caucasus — second supplement. — *Herzogia*. 20: 221–237.
- Slonov T.L. 2002. Likheno-flora Kabardino-Balkarii i yeye analiz [The lichen flora of Kabardino-Balkaria and its analysis]. *Nal'chik*. 136 p. (In Russ.).
- Slonov L.Kh., Slonov T.L., Khanov Z.M. 2009. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti lishaynikov gornoy sistemy Tsentral'noy chasti Severnogo Kavkaza [Ecological and physiological features of lichens in the mountain system of the Central part of the North Caucasus]. *Nal'chik*. 160 p. (In Russ.).
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2014. Contribution to the lichen flora of the Achipse River valley (SW Caucasus, Krasnodarsky Krai). — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 48: 315–326 (In Russ.).
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. Contributions to the lichen flora of the North Ossetia Nature Reserve (Republic of North Ossetia — Alania). I. Cluster “Shubi” — *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*. 53 (2): 349–368 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.349>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2017. Contribution to the lichen flora of Erzi Nature Reserve, Republic of Ingushetia, North Caucasus, Russia. — *Willdenowia*. 47: 227–236.  
<https://doi.org/10.3372/wi.47.47306>

## ВОДНЫЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “БЕРИНГИЯ” (ВОСТОЧНАЯ ЧУКОТКА)

© 2021 г. А. А. Бобров<sup>1,\*</sup>, О. А. Мочалова<sup>2,\*\*</sup>, Е. В. Чемерис<sup>1,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

<sup>2</sup> Институт биологических проблем Севера ДВО РАН  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000, Россия

\*e-mail: bobrov@ibiw.ru

\*\*e-mail: mochalova@inbox.ru

\*\*\*e-mail: lechem@ibiw.ru

Поступила в редакцию 04.09.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Водные сосудистые растения национального парка “Берингия” представлены 40 видами и 4 гибридами из 23 родов и 18 семейств. Наибольшее их разнообразие наблюдается на Провиденском (32 таксона) и Мечигменском (30) участках парка. Флора национального парка дополнена 7 новыми таксонами: *Callitriche hermaphroditica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis*, *Stuckenia* × *suecica*, *Utricularia macrorhiza*, *U.* × *ochroleuca*, из них *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis*, *Stuckenia* × *suecica*, *Utricularia macrorhiza* впервые указываются и для восточной Чукотки. Водные объекты в долинах, особенно с выходами карбонатных пород, отличаются максимальным числом таксонов (до 8 на водоем), т.к. здесь есть защита от ветров, мерзлота смягчается таликами, а карбонаты обеспечивают необходимый баланс растворенных веществ. В тундровых водоемах и больших озерах встречается не более 3 таксонов на водоем или растения отсутствуют. Выделяются системы Гильмимлинейских и Туманных термоминеральных источников, где в том числе произрастают *Bolboschoenus planiculmis*, *Ruppia maritima* и *Tillaea aquatica*, включенные в Красную книгу Чукотки, также участки долин нижнего течения р. Чегитун с приморскими видами и среднего и нижнего течения р. Курупка с комплексом теплолюбивых видов в значительном отрыве от их основных ареалов. Состояние ценопопуляций охраняемых *Bolboschoenus planiculmis* и *Ruppia maritima* на данный момент относительно стабильное, а *Tillaea aquatica* не найден. При переиздании региональной Красной книги рекомендуется повысить охраняемый статус *Tillaea aquatica*, включить в основной список *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis* и *Stuckenia subretusa*.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, водоемы, мониторинг, редкие виды, термоминеральные источники

**DOI:** 10.31857/S0006813621010026

Восточная часть Чукотского полуострова, представляющая в недавнем геологическом прошлом часть Берингийского моста – участка суши, соединявшего Азию и Северную Америку, всегда привлекала к себе исследователей. Здесь сохранились многочисленные свидетельства миграций растений и животных в разных направлениях с обоих континентов (Kozhevnikov, Zheleznov-Chukotskii, 1995; Belikovich et al., 2006). Изучение флоры Чукотского полуострова активно проводилось с конца 1950-х годов, преимущественно силами сотрудников Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР (позднее РАН). Большая часть научных результатов этих исследований нашла отражение в сводках “Арктическая флора СССР”

(Arkticheskaya..., 1960–1987) и “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (Sosudistyе..., 1985–1996), а также в недавних публикациях (Yurtsev et al., 2010; Panarctic flora, 2020).

На территории Чукотского автономного округа расположены две особо охраняемые природные территории (ООПТ) федерального значения – заповедник “Остров Врангеля” и национальный парк (НП) “Берингия”. НП “Берингия” – самая восточная природоохранная территория России. НП был организован в 2013 г. из природного парка “Берингия”. Общая площадь его территории составляет 18194 км<sup>2</sup>, из которых 3321 км<sup>2</sup> приходится на морскую акваторию (ООРТ..., 2020). Парк состоит из 9 кластеров на 5 отдельно распо-

ложенных участках (Колючинский, Чегитунский, Дежневский, Мечигменский и Провиденский) (National..., 2020) (рис. 1). Все участки находятся на заметном удалении от населенных пунктов на территориях Чукотского, Провиденского и в незначительной степени Иультинского р-нов Чукотского АО и в настоящее время испытывают очень незначительное воздействие со стороны человека. Здесь расположены три региональных памятника природы: ботанический Чаплинский (Чаплинские термоминеральные источники); комплексный водно-ботанический Термальный (участок долины р. Гильмимливеем (Гыльмымыльвеем) с термоминеральными выходами) и водно-ботанический Восточный (Уэленские горячие ключи) (Belikovich et al., 2006; ООРТ..., 2020). На территории парка встречается более 600 видов сосудистых растений (Belikovich et al., 2006; National..., 2020). Считается, что это самая богатая флора из циркумполярных арктических флор тундровой зоны, что объясняется существованием Берингийского моста, разнообразием горных пород и наличием флористических рефугиумов в окрестностях термоминеральных источников (Belikovich et al., 2006). Достаточно хорошо изучен растительный покров Гильмимлинейских термоминеральных источников. Здесь произрастает 150 видов сосудистых растений, 90 видов мхов и 71 вид лишайников (Ekosistemy..., 1981). Подробно исследованы и опубликованы данные о разнообразии окрестностей оз. Иони (Еонай) и р. Ионивеем (Еонайвеем), где найдено 309 видов сосудистых растений (Yurtsev et al., 1975), а также трех локальных флор Провиденского участка парка, где указывается 371 вид сосудистых растений (Sekretaryova, 2018).

Разрозненные и немногочисленные сведения о разнообразии водных сосудистых растений, произрастающих на территории НП, содержатся преимущественно в обобщенных публикациях. Ряд видов известен по спискам локальных флор для среднего (Yurtsev et al., 1975) и нижнего (Katenin, 2000) течения р. Курупка; среднего течения р. Гетлянен, северного побережья о. Аракамчечен близ мыса Кугуан, северо-западного побережья бухты Пенкигней, нижнего течения р. Ичхыгын близ ее впадения в р. Кытлярен (Yurtsev et al., 1978); окр. Гильмимлинейских и Туманных термоминеральных источников (Ekosistemy..., 1981); бассейна среднего (Belikovich et al., 1997) и нижнего течения р. Чегитун (Vekhov, 1993; Yurtsev et al., 1994a, b; Sekretaryova et al., 2020); среднего течения р. Синевеем с термоминеральными источниками и верхнего течения р. Валькарваам (Katenin, Sekretaryova, 1996); низовья р. Ионивеем, района косы Анаян на восточном побережье Колючинской губы (Katenin, Petrovskii, 2013); окр. пос. Новое Чаплино, Чаплинских источников и о-ва Итыгран (Sekretaryova, 2018).

Несмотря на давнюю историю ботанического изучения восточной Чукотки (Yurtsev et al., 2010), включая территории НП, целенаправленного изучения водных сосудистых растений, за исключением работы на Чегитунском участке (Vekhov, 1993), до наших исследований не проводилось. Исследователи-ботаники мало внимания уделяли водным экосистемам, поэтому известные сведения о разнообразии и экологии населяющих их растений не достаточны. Показательно, что в ходе наших экспедиций, которые частично повторили места полевых исследований прошлых лет, был выявлен ряд новых таксонов. Среди водных растений НП есть виды, охраняемые на федеральном и региональном уровнях (Krasnaya..., 2008a, b), сведения о численности и состоянии популяций которых крайне важны для ведения Красных книг. Есть и редкие виды, пока не включенные в охранные списки. Цель нашей работы — на основании оригинальных и опубликованных данных проанализировать разнообразие, распространение и вопросы охраны малоизученной специфической экологической группы — водных сосудистых растений для НП “Берингия” как ключевой территории восточной Чукотки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для статьи послужили материалы, полученные авторами в ходе изучения водных сосудистых растений пресных и солоноватых экосистем НП “Берингия” в 2017 г. с 15 июля по 6 августа и 2019 г. с 15 июля по 3 сентября на всех 5 охраняемых участках. К водным сосудистым растениям в широком смысле мы относим таксоны, закономерно встречающиеся в водной среде, т.е. собственно водные и прибрежно-водные виды. Исследования проводились на различных типах водных объектов: озера, озерки, реки, ручьи, протоки, временные водоемы, мелководья лагун, дельты рек и т.д. 1) в пределах Колючинского участка в низовье р. Ионивеем и верховье Колючинской губы; 2) на Чегитунском участке по р. Вытгываам и в нижнем течении р. Чегитун; 3) в пределах Дежневского участка по р. Кооленьвеем, р. Уччынвеем, в лагуне Уэлен, на Дежневских (Уэленских) термоминеральных источниках; 4) на Мечигменском участке на восточном побережье Мечигменской губы, по р. Егэлвеем, в долине р. Гильмимливеем с Гильмимлинейскими и Туманными термоминеральными источниками, в окр. оз. Иони, по р. Ионивеем, р. Ынпынэвеем (Инпынэвеем), термоминеральные источники Арэнышкынваамские, Оленьи, Бабушкины Очки, Ионийские; 5) в пределах Провиденского участка по р. Синевеем с Синевеемскими термоминеральными источниками, р. Валькарваам, р. Курупка на участках среднего и нижнего течения, оз. Зеркальное, озер в окр. пос. Провидение



**Рис. 1.** Участки национального парка “Берингия” на восточной Чукотке и схема маршрутов авторов в 2017 и 2019 гг.  
**Fig. 1.** Sites of the National Park “Beringia” in east Chukotka and the map of the authors’ routes in 2017 and 2019.

и Новое Чаплино (рис. 1). Всего было исследовано более 100 водоемов и водотоков разных типов, для которых составлены флористические списки, сделаны описания растительности. Особое внимание было уделено водным сосудистым растениям в районах термоминеральных источников.

Характеристику природных условий территории не приводим, так как с ней можно познакомиться в недавних публикациях (Zheleznov-Chu-

kotskii et al., 2005; Yurtsev et al., 2010; Sekretaryova, 2018; Sekretaryova et al., 2020).

В работе также были критически учтены соответствующие гербарные материалы LE, MHA, MW, VLA и литературные данные. Идентификация некоторых сложных таксонов проведена не только по морфологическим и анатомическим признакам, но и с использованием молекулярных маркеров (по аналогии: Bobrov et al., 2018).

Семейства расположены по системе, ранее использованной нами (Bobrov, Mochalova, 2017), подчиненных таксонов – по алфавиту. Типы ареалов (широтные и долготные группы) ориентированы на работы Юрцева с соавт. (Yurtsev et al., 1979a, b, 2010). Виды, объем которых в настоящий момент для авторов до конца не понятен, приняты в широком смысле с включением географических и экологических рас (табл. 1).

Данные о распространении и встречаемости видов по отдельным участкам НП приводятся на основании оригинальных и опубликованных данных. Встречаемость видов на территории НП оценивалась по 3-балльной шкале: редко (1) – вид известен только на одном участке в 1–2 местонахождениях; изредка (2) – отмечен на 2–3 участках в нескольких местах; часто (3) – вид отмечен на 4–5 участках во многих точках. Во всех водных объектах с помощью портативных многопараметровых анализаторов Hanna HI 98129 и Hanna HI 98130 измерялись основные характеристики водной среды (температура, общая минерализация, pH), визуально оценивались режим обводнения, грунты, характер нарушений. В ценопопуляциях охраняемых видов исследовались занимаемые площади, обилие, характер распределения, жизненное состояние, преобладающий способ размножения. Оценка обилия и жизнестойкости ценопопуляций проведена на основе эколого-фитоценологических характеристик с малой степенью детальности (Zhukova et al., 1989). Сборы цитированных здесь находок выполнены авторами. Материалы хранятся в гербариях IBIW и MAG, часть дублетов передана в MW.

## РАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Водные сосудистые растения НП “Берингия” представлены 40 видами и 4 гибридами из 23 родов и 18 семейств (табл. 1). Наибольшее число таксонов отмечено в семействах *Ranunculaceae* (7 видов и 1 гибрид) и *Potamogetonaceae* (6 видов и 1 гибрид). Большинство родов представлены 1–2 таксонами (табл. 1), исключение составляют род *Ranunculus* (7), *Utricularia* и *Stuckenia* (по 3 вида и 1 гибриду). Гибриды составляют 9.1% от выявленного состава, что очень близко к пропорции для водных сосудистых долины р. Колымы – 9.2% (Bobrov, Mochalova, 2017).

По экологическому спектру подавляющее большинство видов относится к облигатно-водным (гидрофиты, гигрогидрофиты, гидрогигрофиты) 38 таксонов (86% от всего разнообразия) и только 6 (14%) представлены видами избыточно увлажненных местообитаний (гигрофиты), что указывает на отсутствие у большинства водоемов плавного перехода между водными и береговыми экотопами, что типично и для водоемов долины

р. Колымы (Bobrov, Mochalova, 2017). Среди водных растений наиболее разнообразны гидрофиты (растения постоянно погруженные в воду) – 23 вида (53%), в 2 раза меньше группа гидрогигрофитов (растений прибрежной зоны) – 11 видов (26%) и всего 3 таксонами (7%) представлены гигрогидрофиты (воздушно-водные растения, побеги которых частично погружены в воду). Такое соотношение своеобразно и, видимо, связано с региональной спецификой водоемов территории: прежде всего с высокой гидродинамической активностью (ветро-волновые процессы, резкие подъемы воды, быстрое течение), что делает доступными для заселения растениями либо затишные прибрежные, либо глубоководные зоны.

В географическом отношении среди широтных групп преобладают плюризональные (18), арктические (10) и арктобореальные (9) виды, среди долготных – голарктические (25 видов) и плюрирегиональные (10, из которых 4 вида с биполярным распространением). Во флоре отмечен всего 1 бореальный вид (*Tillaea aquatica*), на Чукотке известный только с Гильмимлинейских источников. Кроме того, присутствуют 4 безареальных гибрида.

В широтном плане в равных долях представлены виды широкого распространения, и это преимущественно гидрофиты с азональным характером распространения, и виды, подчеркивающие зональный характер, в основном характерные для прибрежных и мелководных местообитаний, что отличает водную флору от локальных флор восточной Чукотки (Korolyova et al., 2012), где преобладают виды арктической фракции (арктические и арктоальпийские).

Специфическое распространение имеют 4 вида. Евразийско-тихоокеанский *Bolboschoenus planiculmis* (Tatanov, 2007), встречающийся в единственном местонахождении на востоке Чукотке (Ekosistemy..., 1981; Belikovich et al., 2006). Амфиберингийский *Ranunculus codyanus*, распространенный в Евразии в основном вдоль тихоокеанского побережья Чукотки, но более широко вид представлен на Аляске и в арктической Канаде (Wiegand et al., 2017). Приморский амфитихоокеанский *Ruppia occidentalis* встречается вдоль побережья северной Азии (от Кореи и севернее) и Северной Америки (от Калифорнии и севернее) (Hultén, 1981). Азиатско-североамериканский *Utricularia macrorhiza* произрастает здесь на северо-восточной границе азиатской части ареала, причем местонахождения на восточной Чукотке находятся в значительном отрыве от ранее известных точек на западной и южной Чукотке (Yurtsev et al., 2010).

Часто встречаются 14 видов и гибридов, изредка и редко – по 15. Обычные таксоны составляют всего 32% от общего числа, что может указывать

Таблица 1. Состав и встречаемость водных сосудистых растений на охраняемых участках национального парка "Берингия" по оригинальным и литературным данным

Table 1. The list of aquatic vascular plants and their occurrence on protected sites of the National Park "Beringia" according to original and published data

Таксон Taxon	Ареал Range	Экологич. группа Ecological group	Участки национального парка "Берингия" Sites of the National Park "Beringia"						Yurtsev et al., 2010 (Yu3)	Встречаемость Occurrence
			Колочинский Koluchinskii	Чегтунский Chegtunskii	Делневский Dezhnevskii	Мечигменский Mchigmenskii	Провиденский Providenskii	Providenskii		
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	PZ, HA	II	1	VI	-	-	1	+	2	
<i>E. palustre</i> L.	PZ, HA	II	-	Yu3	-	-	-	+	1	
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	PZ, PR (BP)	I	-	-	-	-	K2	+	1?	
<i>Caltha arctica</i> R. Br. (вкл. <i>C. caespitosa</i> Schipcz.; <i>C. palustris</i> L. s.l.)	A, HA	III	2	2	1	1	2	-	3	
<b>Ranunculus (Batrachium) codyanus B. Boivin</b>	A, BER	I	-	1	-	1	-	-	2	
<i>R. trichophyllum</i> Chaix ( <i>Batrachium trichophyllum</i> subsp. <i>lutulentum</i> auct.)	PZ, PR	I	-	VI?	-	1	2	+	2	
<i>R. (Coptidium) pallasii</i> Schlecht.	A, HA	III	1	2	1	1	2	+	3	
<i>R. × spitsbergensis</i> Hadač ( <i>R. lapponicus</i> × <i>R. pallasii</i> )	HYBR	III	-	-	Yu3	1	1	+	2	
<i>R. (Ranunculus) gmelinii</i> DC.	AB, HA	III	2	2	1	1	2	+	3	
<i>R. hyperboreus</i> Rottb. (вкл. <i>R. hyperboreus</i> subsp. <i>tricornatus</i> (Rupr.) Á. Löve et D. Löve)	AB, HA	IV	2	2	1	1	2	+	3	
<i>R. reptans</i> L.	AB, HA	IV	-	1	-	1	2	+	2	
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	PZ, HA	I	-	VI?	-	-	-	+	1?	
<b>M. verticillatum</b> L.	PZ, HA	I	1	-	-	-	1	+	2	
<i>Tillaea aquatica</i> L.*	B, HA	III	-	-	-	-	Yu2	+	1	
<i>Epilobium palustre</i> L.	AB, HA	IV	2	1	1	1	2	+	3	
<i>Comarum palustre</i> L.	AB, HA	III	2	2	1	1	2	+	3	
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Bess.	PZ, PR (BP)	IV	-	-	1	1	2	+	2	
<i>Tephrosia palustris</i> (L.) Reichenb.	A, HA	IV	2	1	1	1	2	+	3	
<i>Hippuris tetraphylla</i> L. f.	A, HA	I	K3	-	-	-	-	+	1?	
<i>H. vulgaris</i> L.	PZ, PR	I	1	2	1	1	2	+	3	
<i>H. × lanceolata</i> Retz. ( <i>H. tetraphylla</i> × <i>H. vulgaris</i> )	HYBR	I	K3	-	1	1	2	+	3	
<b>Callitriche hermaphroditica</b> L.	PZ, HA	I	1	-	-	-	-	+	2	
<i>C. palustris</i> L.	PZ, PR	I	1	-	-	2	2	+	2	
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	AB, HA	I	-	-	-	-	Yu1	+	2	
<b>U. macrorhiza</b> Leconte	PZ, AS-NA	I	-	-	-	-	-	-	1	
<i>U. minor</i> L.	AB, HA	I	-	-	-	-	1	+	2	
<b>U. × ochroleuca</b> R. W. Hartm. (вкл. <i>U. stygia</i> Thor; <i>U. intermedia</i> × <i>U. minor</i> )	HYBR	I	-	-	-	-	1	+	2?	

Таблица 1. Окончание

Таксон Taxon	Ареал Range	Экологич. группа Ecological group	Участки национального парка "Берингия" Sites of the National Park "Beringia"					Yurtsev et al., 2010 (Yu3)	Встречаемость Occurrence
			Колычнинский Kolyuchninskiy	Чегутинский Chegutinskiy	Дежневский Dezhnevskiy	Мечигменский Mchigmenskiy	Провиденский Providenskiy		
<i>Galium brandegei</i> A. Gray ( <i>G. trifidum</i> L. s.l.)	AB, HA	IV	—	1	—	2	1	—	2
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	PZ, HA	I	—	V1	—	—	—	+	1?
<i>P. aff. praelongus</i> Wulf.	PZ, HA	I	—	—	—	—	Yu1?	+	1?
<i>P. sibiricus</i> A. Benn.	A, HA	I	1	2	1	1	2	+	3
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner	PZ, PR (BP)	I	—	—	1	2	2	+	2
<i>S. pectinata</i> (L.) Börner	PZ, PR (BP)	I	—	—	—	—	Yu3?	+	1?
<i>S. subretusa</i> (Hagstr.) Holub ( <i>S. vaginata</i> (Turcz.) Holub s.l.)	A, HA	I	—	2	—	—	—	+	1
<i>S. × suecica</i> (K. Richt.) Holub ( <i>S. filiformis</i> × <i>S. pectinata</i> )	HYBR	I	—	—	—	1	—	—	1
<i>Ruppia maritima</i> L.*	PZ, PR	I	—	—	—	2	—	+	1
<i>R. occidentalis</i> S. Wats.	PZ, PA	I	—	—	1	—	—	—	1
<i>Spartanium hyperboreum</i> Laest.	AB, HA	II	1	2	1	1	1	+	3
<i>Bolboschoenus planiculmis</i> (Fr. Schmidt) Egor.*	PZ, EA-PA (BP)	III	—	—	—	2	—	+	1
<i>Carex concolor</i> R. Br. ( <i>C. aquatilis</i> subsp. <i>stans</i> (Drej.) Hult.)	A, HA	III	K3	2	2	2	2	+	3
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	PZ, PR	III	1	—	—	2	1	+	2
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult.	PZ, PR	III	—	—	—	Yu2	1?	+	1?
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anders.	A, HA	III	2	2	1	1	2	+	3
<i>Pleurogogon sabini</i> R. Br.	A, EA	III	1	1	—	1	2	+	3
Итого / Total:			20	22	17	30	32	39	44

**Примечание.** Полуширным шрифтом выделены таксоны, впервые указанные для территории НП, \* — охраняемые виды. Ареал: широтная группа: А — арктический, АВ — арктобореальный, В — boreальный, PZ — полярный; долготная группа: AS-NA — азиатско-североамериканский, BER — амфиберингийский, EA — евразийско-азиатско-тихоокеанский, HA — голарктический (евразийско-североамериканский), PA — амфиголоокеанский, PR — полирегиональный; BP — биополярный; HYBR — безарктальный гибридный. Экологич. группа: I — гидрофит, II — гидрогидрофит (гелофит), III — гидрогидрофит (гирогелофит), IV — гидрофит. Указание таксонов: 1 — указывается впервые, 2 — ранее приводился, также найден и нами. Для ранее указанных видов приведён источник: K1 (Katenin, Sekretaryova, 1996), K2 (Katenin, 2000), K3 (Katenin, Petrovskii, 2013), S1 (Sekretaryova, 2018), V1 (Vekhov, 1993), Yu1 (Yurtsev et al., 1975), Yu2 (Yurtsev et al., 1981), Yu3 (Yurtsev et al., 2010), ? — указание нуждается в проверке. Встречаемость: 1 — редко, 2 — изредка, 3 — часто, ? — сведения о распространении таксона недостаточны.

**Note.** Taxa recorded for the National Park territory for the first time are given in bold, \* — protected species. Range: latitudinal group: A — arctic, AB — arctic-boreal, B — boreal, PZ — pluzional; longitudinal group: AS-NA — Asian-North American, BER — amph-Beringian, EA — Eurasian, EA-PA — Eurasian-Pacific, HA — Holarctic (Eurasian-North American), PA — amph-Pacific, PR — pluriregional; BP — bipolar; HYBR — hybrid without range. Ecological group: I — hydrophyte, II — hydrogrophite (helophyte), III — hydrogrophite (hydrohelophyte), IV — hydrophyte. Taxon records: 1 — recorded for the first time, 2 — previously recorded, also found by us. For the previously recorded species, the source is given: K1 (Katenin, Sekretaryova, 1996), K2 (Katenin, 2000), K3 (Katenin, Petrovskii, 2013), S1 (Sekretaryova, 2018), V1 (Vekhov, 1993), Yu1 (Yurtsev et al., 1975), Yu2 (Yurtsev et al., 1981), Yu3 (Yurtsev et al., 2010), ? — information on taxon distribution is insufficient.

на неблагоприятные условия произрастания для водных растений. Они представлены в основном массовыми и хорошо адаптированными к суровым природно-климатическим условиям региона видами (например, *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton sibiricus*, *Sparganium hyperboreum*, *Ranunculus pallasii*).

Среди исследованных участков НП “Берингия” наибольшим разнообразием водных сосудистых растений выделяются Провиденский (32 таксона) и Мечигменский (30) участки, где представлен наибольший спектр водных местообитаний: крупные речные долины с таликовыми зонами, разнообразными водоемами и термоминеральные источники. Возможно, сказывается и географическое положение Провиденского участка, который занимает южную часть территории парка. Беднее водные флоры самых северных Чегитунского (22 таксона) и Колючинского (20) участков. Тем не менее, учитывая их положение, состав водных явно обогащен по сравнению с другими территориями восточной Чукотки, видимо благоприятно сказывается наличие известняков по долине Чегитуна, а также закрытых от моря “теплых” речных долин на обоих участках. Самая бедная флора (17 видов) на маленьком по площади, более монотонном по условиям и наименее изученном Дежневском участке.

## НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ И ГИБРИДЫ

Найдены 7 новых видов и гибридов водных сосудистых растений для территории НП “Берингия”, из которых 4 впервые указываются для восточной Чукотки, а также сделаны находки ранее известных видов на новых участках НП.

*Callitriche hermaphroditica* – 1) Чукотский р-н, 99 км к ю.-ю.-з. от с. Нешкан, нижнее течение р. Ионивеем, озеро в 2 км к в.-ю.-в. от оз. Кулючивеем, 66.225063 N, 173.859098 W, 26 VII 2019; 2) Провиденский р-н, 36 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, левый берег, моренная терраса к ю. от устья р. Ускатваам, озеро, 64.726767 N, 174.077578 W, 24 VIII 2019; 3) там же, озеро, 64.721973 N, 174.088109 W, 24 VIII 2019; 4) там же, правый берег, к с.-в. от оз. Журавлиное, озеро, 64.717337 N, 174.171622 W, 25 VIII 2019; 5) там же, 31.5 км к с.-з. от с. Сиреники, дельта р. Курупка, левый берег, пойменное озеро, 64.653940 N, 174.272396 W, 26 VIII 2019. Вид найден на Колючинском и Провиденском участках. В целом для восточной Чукотки указан как редкий (Yurtsev et al., 2010; Panarctic flora, 2020), очевидно, по находкам вида из Провиденского р-на в среднем течении р. Курупка (Yurtsev et al., 1975), которое находится к северу от границы соответствующего участка НП. По-видимому, из-за малых размеров вид просматривался.

*Myriophyllum verticillatum* – 1) Чукотский р-н, 108 км к ю.-ю.-з. от с. Нешкан, нижнее течение р. Ионивеем, окр. перевалбазы, р. Ионивеем, старичное озерко в пойме, 66.146158 N, 173.915633 W, 25 VII 2019; 2) Провиденский р-н, 43 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, левый берег, низовье р. Амачек, старично-термокарстовое озеро, 64.792483 N, 174.044122 W, 23 VIII 2019; 3) там же, 46 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, правый берег, напротив устья р. Каатап, полуспусщенное термокарстовое озеро на низкой террасе, 64.820753 N, 174.073731 W, 23 VIII 2019; 4) там же, термокарстовое озеро на низкой террасе, 64.814611 N, 174.061133 W, 23 VIII 2019; 5) там же, 37 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, левый берег, моренная терраса к ю. от устья р. Ускатваам, озеро, 64.733050 N, 174.089183 W, 24 VIII 2019; 6) там же, 36 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, правый берег, к с.-в. от оз. Журавлиное, озеро, 64.717337 N, 174.171622 W, 25 VIII 2019; 7) там же, к в. от оз. Журавлиное, система термокарстовых озерков по стоку из озера под склоном сопки, озерко, 64.710886 N, 174.171961 W, 25 VIII 2019; 8) там же, 35 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, правый берег, к в. от оз. Журавлиное, система термокарстовых озерков по стоку из озера под склоном сопки, озерко 2, 64.706887 N, 174.169189 W, 25 VIII 2019; 9) там же, 31.5 км к с.-з. от с. Сиреники, дельта р. Курупка, левый берег, пойменное озерко, 64.653940 N, 174.272396 W, 26 VIII 2019. Находки сделаны на Колючинском и Провиденском участках. Самые восточные точки на Чукотке и в азиатской части ареала (Yurtsev et al., 2010) редкого в регионе, но в целом широко распространенного голарктического вида. Юрцев с соавт. (Yurtsev et al., 2010) пишут, что ранее было известно единственное местонахождение в “чукотской” тундре в низовье р. Колыма на мысе Крутая Дресва, административно относящегося к Якутии. Однако наши находки показывают, что в тундровой зоне этот вид распространен шире, занимая местообитания с благоприятными микроклиматическими условиями, в основном в закрытых речных “таликовых” долинах. Отметим, что указание морфологически сходного *M. spicatum* L. в среднем течении р. Курупка (Yurtsev et al., 1975), очевидно относится к *M. verticillatum*, единственному виду урути, найденному нами в нескольких точках по долине р. Курупка.

*Ranunculus codyanus* (рис. 2) – 1) Чукотский р-н, 48 км к з.-с.-з. от с. Инчоун, нижнее течение р. Чегитун, выше устья р. Вытгываам, пойменное озеро, 66.498677 N, 171.235994 W, 10 VIII 2019. Идентифицирован по морфологическим и молекулярным данным. Находка сделана на Чегитунском участке НП. Однако высока вероятность обнаружения вида на Мечигменском участке на по-



**Рис. 2.** *Ranunculus codyanus* в пойменном озере в нижнем течении р. Чегитун (фото А.А. Бобров, 10 VIII 2019).

**Fig. 2.** *Ranunculus codyanus* in a floodplain lake in the lower reaches of the Chegitun river (photo by A.A. Bobrov, 10 VIII 2019).

бережье Мечигменской губы, так как он встречается в непосредственной близости — в окр. с. Лорино. Арктический амфиберингийский вид, распространенный от Канадского Арктического архипелага через Аляску до восточной Чукотки. Растет в мелких минерализованных водоемах (минерализация 300–900 мг/л) в приморских тундрах, особенно в устьях рек. Вид недавно восстановлен (Wiegleb et al., 2017). Ранее смешивался с *R. trichophyllus* (Yurtsev et al., 2010; и др.), в частности гексаплоидные популяции ( $2n = 48$ ) относятся к *R. codyanus*, а тетраплоидные ( $2n = 32$ ) — к собственно *R. trichophyllus* (Andriyanova et al., 2018). На Чукотке, по нашим данным, *R. codyanus* встречается в г. Анадырь в низовьях р. Казачка, в окр. пос. Угольные Копи в низовьях р. Речка 1-я, в окр. пос. Янракинот в низовьях р. Марич, в окр. с. Лорино в низовьях р. Лорэн, в окр. пос. Лаврентия в низовьях ручья южнее поселка за приморской косой. Все ранее известные местонахождения расположены вдоль тихоокеанского побережья. Новое местонахождение на нижнем Чегитуне показывает, что вид встречается и вдоль арктического побережья Чукотки. Весьма вероятно, что *R. codyanus* упоминался ранее как *R. trichophyllus* для пойменных озер в низовьях р. Чегитун, а может быть и низовий р. Утывеем (Vekhov, 1993), поскольку в чегитунских озерах мы нашли только *R. codyanus*. К сожалению, проверить гербарные материалы Вехова не представляется возможным, т.к. они скорее всего утеряны (Вехов, личное сообщ.). Вид редкий и скорее всего уязвимый, поскольку встречается в водоемах, которые страдают в первую очередь при хозяйственном освоении территории. Именно в этих местах обычно устраивают поселки, базы, используют под организацию аэродромов, мест разгрузки то-

варов. В последнее время может негативно сказываться и опреснение водоемов, происходящее в результате климатических изменений. Поэтому он был рекомендован к включению в основной список нового издания Красной книги Чукотского АО (Chemeris et al., 2019).

*Ruppia occidentalis* — 1) Чукотский р-н, с. Уэлен, лагуна Уэлен, восточная часть, мелководье, 66.159021 N, 169.815752 W, 06 VIII 2019; 2) там же, 2.5 км к ю.-з. от с. Уэлен, лагуна Уэлен, восточная часть, выбросы на мелководье, 66.144624 N, 169.859976 W, 07 VIII 2019. Впервые указывается для Дежневского участка. Ранее в НП и на Чукотке не был известен. В лагуне Уэлен *R. occidentalis* найден в типичных условиях — лагуна с морской водой 3–5‰, где, судя по массовым выбросам, обитает многочисленная популяция этого вида. Вид распространен вдоль тихоокеанского побережья северной Азии (от Кореи и севернее) и Северной Америки (от Калифорнии и севернее) (Tzvelev, 1987b; Hultén, 1981). Ближайшие местонахождения в России — на севере Камчатки (Tzvelev, 1987b; Bobrov et al., 2014), в Северной Америке — на южном побережье Аляски (Hultén, 1981). Интересное, самое северное и пока единственное местонахождение этого вида на арктическом побережье. Ранее на Чукотке также приводился близкий вид *R. maritima* на Гильмимлинейских и Туманных термоминеральных источниках (Ekosistemy..., 1981; Yurtsev et al., 2010), из уникального удаленного от моря местобитания. *R. occidentalis* необходимо включить в новое издание Красной книги Чукотского АО со статусом 3.

*Stuckenia* × *suecica* (*S. filiformis* × *S. pectinata*) (рис. 3) — 1) Чукотский р-н, 85 км к з.-с.-з. от с. Лорино, верхнее течение р. Гильмимливеем, Гильмимлинейские термальные источники, озерки по краю центрального термального поля и теплый ручей, 65.806462 N, 173.404659 W, 21 VII 2019; 2) там же, 87.5 км к з.-с.-з. от с. Лорино, верхнее течение р. Гильмимливеем, Туманные термальные источники, теплый ручей, 65.815443 N, 173.453988 W, 22 VII 2019. Идентифицирован по морфологическим и молекулярным данным. Этот гибридный рдест найден на Мечигменском участке. Произрастает только в системах термоминеральных источников. На Гильмимлинейских источниках встречен в озерках по краю центрального термального поля и протоке, стекающей с него, в месте впадения в основное русло реки, в Туманных — рдест занимал все русло в нижней половине ручья, везде с теплой водой и умеренной минерализацией, где термальные воды разбавляются поверхностным стоком. Находка этого гибрида несколько неожиданная, т.к. собственно в источниках встречается только он, а в окрестностях произрастает один из родительских видов *S. filiformis* — фоновый вид *Stuckenia* и по всей Чу-



**Рис. 3.** *Stuckenia* × *suecica* (*S. filiformis* × *S. pectinata*) в тёплом ручье на Туманных термоминеральных источниках (фото А.А. Бобров, 22 VII 2019).

**Fig. 3.** *Stuckenia* × *suecica* (*S. filiformis* × *S. pectinata*) in a warm stream on Tumannye thermal mineral springs (photo by A.A. Bobrov, 22 VII 2019).



**Рис. 4.** *Utricularia macrorhiza* в термокарстовом озерке в нижнем течении р. Курупка (фото А.А. Бобров, 22 VIII 2019).

**Fig. 4.** *Utricularia macrorhiza* in a thermokarst lake in the lower reaches of the Kurupka river (photo by A.A. Bobrov, 22 VIII 2019).

котке. Второй родительский вид *S. pectinata* известен в регионе только по сомнительному указанию из среднего течения р. Курупка (Yurtsev et al., 1975, 2010). Достоверно вид встречается западнее в бассейне р. Колыма ( $\approx 1000$  км) (Bobrov, Mochalova, 2017), южнее на Камчатке ( $\approx 1500$  км) и восточнее на Аляске ( $\approx 500$  км) (Hultén, 1981). Получается, что за исключением местонахождения на р. Курупка, ближайшие точки *S. pectinata* располагаются на Аляске. Интересно, что единственное местонахождение *S. pectinata* на Чукотке, приведенное Цвелевым (Tzvelev, 1987a), а вслед за ним Kaplan (2008), относится к Гильмимлинейским источникам, т.е. за *S. pectinata*, как показали наши данные, был принят гибрид. Очевидно, что в самом недавнем прошлом более теплолюбивый *S. pectinata* произрастал в системе термоминеральных источников р. Гильмимливеем, а затем в результате похолодания заместился гибридом с более микротермным *S. filiformis*. Это косвенно подтверждает молекулярный анализ, поскольку материнским видом (донором хлоропластов) выступает *S. filiformis*. Возникновение подобных гибридов *Stuckenia* при изменении климата (четвертичные оледенения) показано на севере Европейской России (Bobrov, 2007). Кроме того, существование этого гибрида подтверждает сложную историю формирования термофитного комплекса Гильмимлинейских источников и важность Берингийского моста в распространении многих видов растений (Ekosistemy..., 1981).

*Utricularia macrorhiza* (рис. 4) – 1) Провиденский р-н, 33.5 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, левый берег, р. Гытыпэлгын, термокарстовое озерко, 64.701723 N, 174.102065 W, 22 VIII 2019; 2) там же, 36 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, пра-

вый берег, к в. от оз. Журавлиное, система термокарстовых озерков по стоку из озера под склоном сопки, озерко, 64.710886 N, 174.171961 W, 25 VIII 2019; 3) там же, 35 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, правый берег, к в. от оз. Журавлиное, система термокарстовых озерков по стоку из озера под склоном сопки, озерко, 64.706887 N, 174.169189 W, 25 VIII 2019; 4) там же, система термокарстовых озерков по стоку из озера под склоном сопки, озерко, 64.706031 N, 174.171095 W, 25 VIII 2019. Находки этой крупной пузырчатки сделаны на Провиденском участке НП. Первые достоверные указания этого вида на восточной Чукотке, где он находится в разрыве между основными частями ареала в Евразии, граница которой на северо-востоке проходит по южным и западным лесным районам Чукотки (Yurtsev et al., 2010; наши данные), и в Северной Америке (Hultén, 1981). Отметим, что точка в Провиденском р-не показана и на карте распространения *U. macrorhiza* в работе Hultén (1981), однако без каких-либо пояснений. Очевидно, что курупкинские популяции имеют реликтовый характер и сохранились здесь в благоприятных микроклиматических условиях закрытой речной долины.

*Utricularia* × *ochroleuca* (вкл. *U. stygia*; *U. intermedia* × *U. minor*) – 1) Чукотский р-н, 9 км к з.-с.-з. от с. Лорино, озеро в тундре, 65.532465 N, 171.888777 W, 21 VII 2017; 2) там же, 102 км к з.-с.-з. от с. Лорино, южный берег оз. Иони, система мочажин к ю. от перевалбазы Иони, 65.868931 N, 173.747269 W, 23 VII 2017; 3) там же, 3 км южнее оз. Иони, озеро на начальной стадии спуска, 65.844722 N, 173.760319 W, 23 VII 2017; 4) там же, 101 км к з.-с.-з. от с. Лорино, юго-восточный берег оз. Иони, озерки за валом



**Рис. 5.** *Stuckenia subretusa* в пойменном озере в нижнем течении р. Чегитун (фото А.А. Бобров, 10 VIII 2019).

**Fig. 5.** *Stuckenia subretusa* in a floodplain lake in the lower reaches of the Chegitun river (photo by A.A. Bobrov, 10 VIII 2019).

озера к ю.-в. от перевалбазы Иони, 65.869035 N, 173.739034 W, 24 VII 2017; 5) там же, середина западного берега оз. Иони, мочажины на гальке вплотную к озеру, на 5–10 см выше уровня озера, 65.895189 N, 173.685923 W, 24 VII 2017; 6) Провиденский р-н, 42 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, моренная терраса к с. от устья р. Ускатваам, озеро, 64.785062 N, 174.030282 W, 23 VIII 2019; 7) там же, 41 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, моренная терраса к с. от устья р. Ускатваам, озеро, 64.776841 N, 174.038969 W, 23 VIII 2019; 8) там же, 36 км к с.-с.-з. от с. Сиреники, нижнее течение р. Курупка, правый берег, к с.-в. от оз. Журавлиное, озеро и прибрежная тундра, 64.717337 N, 174.171622 W, 25 VIII 2019. Идентифицирован по морфологическим, анатомическим и молекулярным данным. Собран на Мечигменском и Провиденском участках. Гибридная пузырчатка, которая довольно широко распространена на Чукотке (наши данные), произрастает в разнообразных мелководных экотопах как естественного (прибрежья озер, тундровые озера и мочажины, ручьи и временные водотоки), так и искусственного происхождения (старые протаявшие колеи вездеходных дорог), хорошо выносит обсыхание. Ранее таксон указывался из двух точек на восточной Чукотке из бассейна р. Амгуэма и одной точки из западной части региона (Yurtsev et al., 2010). По нашим наблюдениям, гибридная *U. × ochroleuca* встречается на Чукотке чаще, чем родительские *U. intermedia* и *U. minor*, которые достоверно известны из немногочисленных точек. В частности, на территории НП мы не обнаружили *U. intermedia*, которая ранее указывалась лишь однажды (Yurtsev et al., 1975), а *U. minor* нашли только на Гильмимлиней-

ских термоминеральных источниках (см. ниже). Соответственно приведенное распространение (Yurtsev et al., 2010) всех трех мелких пузырчаток на Чукотке нуждается в уточнении.

Дополнены также сведения о разнообразии водных сосудистых растений для отдельных участков НП, что позволило расширить сведения о распространении и уточнить встречаемость 31 таксона по участкам НП (табл. 1). Рассмотрим наиболее важную такую находку.

*Utricularia minor* – 1) Чукотский р-н, 85 км к з.-с.-з. от с. Лорино, верхнее течение р. Гильмимлинеем, Гильмимлинейские термальные источники, моховина по краю теплого ручья, 65.806462 N, 173.404659 W, 21 VII 2019. На фоне широкого распространения гибрида *U. × ochroleuca*, который представлен в разнообразных тундровых водоемах, в том числе и вторичных, весьма интересна единичная находка одного из родительских видов в ненарушенном природном специфическом экотопе – по краю теплого ручья. Юрцев с соавт. (Yurtsev et al., 2010) также указывают, что *U. minor* образует сплошной покров по теплым местам на Сенявинских горячих ключах. Произрастание вида в термоминеральных источниках отмечено и на Камчатке (наши данные).

Кроме того, вызывает интерес *Stuckenia subretusa* в низовьях р. Чегитун (рис. 5). Наша находка (Чукотский р-н, 48 км к з.-с.-з. от с. Инчоун, нижнее течение р. Чегитун, выше устья р. Вытгываам, пойменное озеро, 66.498677 N, 171.235994 W, 10 VIII 2019) и указания Вехова (Vekhov, 1993) на Дежневском участке сделаны в значительном отрыве (>800 км) от известных точек на западе (Чанунская губа и устьевые зоны крупных рек западнее – от Якутии до Европейского Севера) и юго-западе (окр. с. Марково и с. Ваеги в бассейне Анадыря на южной Чукотке) (Yurtsev et al., 2010; наши данные), по сравнению с намного более близкими местонахождениями вида к востоку – на Аляске (≈200 км) (Hultén, 1981; как *S. vaginata*). В нижнем течении р. Чегитун, в отличие от большинства местонахождений вдоль арктического побережья, *S. subretusa* растет вне устьевой зоны с влиянием морских вод, как и на среднем Анадыре. Сходный характер местообитаний мы пока встречали только на средней и нижней Колыме (Bobrov, Mochalova, 2017). Вид необходимо включить в новое издание Красной книги Чукотского АО со статусом 3.

Отметим, что указание преимущественно европейского вида *Myriophyllum spicatum* с нижнего Чегитуна (Vekhov, 1993) мы применяли в работе как в основном азиатско-североамериканский *M. sibiricum*. Для озер в долине среднего течения р. Курупка были приведены два рдеста – *Potamogeton* aff. *praelongus* и *Stuckenia pectinata* (Yurtsev et al., 1975; 2010), которые не подтверждены нашими

находками на восточной Чукотке. К сожалению, мы пока не смогли найти соответствующие гербарные материалы и проверить эти указания.

### ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОДОЕМОВ РАЗНЫХ ТИПОВ И ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ

На территории НП наиболее распространены термокарстовые озера малого и среднего размера, характеризующиеся небольшой глубиной (0.5–1 м) и торфянистым грунтом. В них произрастает малое число одинаковых водных сосудистых растений. В старых термокарстовых озерах на высоких террасах обычны *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Sparganium hyperboreum*, *Ranunculus hyperboreus*, *R. pallasii*, *R. trichophyllus*, *Potamogeton sibiricus*. В тундровых термокарстовых озерах, подверженных активному волнению, разнообразие ограничивается *Hippuris vulgaris* и *Sparganium hyperboreum*, при наличии мелководных участков с меньшим волнением к ним присоединяются *Ranunculus pallasii* и *Comarum palustre*. Критическими для водных растений в термокарстовых водоемах выступают и низкая минерализация (2–20 мг/л) и низкий рН (5.0–6.5) воды. В моренно-термокарстовых озерах западнее пос. Сиреники и по долине р. Курупка с глубинами 0.5–2 м и песчано-каменистыми грунтами, кроме вышеперечисленных, нередки *Ranunculus trichophyllus*, *R. gmelinii*, *R. reptans*. При этом содержание в воде минеральных веществ (50–250 мг/л) и показатель рН (6.9–8.5) здесь заметно выше. В частично спущенных термокарстовых озерах на высоких террасах с остаточным водным зеркалом, где за счет понижения уровня воды увеличивается площадь мелководий, уменьшается волнение под защитой высоких берегов и возрастает минерализация, наблюдается сильное зарастание мелководий, но все теми же *Arctophila fulva* и *Hippuris vulgaris* с участием *Epilobium palustre* и *Tephrosia palustris*, в зарослях которых развиваются *Callitriche palustris*, *Comarum palustre*, *Potamogeton sibiricus*.

Основное разнообразие водных сосудистых растений НП сосредоточено в озерах и небольших водоемах, расположенных в долинах крупных рек Ионивеем, Курупка, Чегитун (в пойме, на надпойменных террасах, в дельтовой части при впадении в лагуны или непосредственно в море). К примеру, в пойменных водоемах в низовьях р. Ионивеем найдены, в дополнение к фоновым видам, *Callitriche hermaphroditica*, *Eleocharis acicularis*, *Equisetum fluviatile*, *Myriophyllum verticillatum*, в пойменных и старичных водоемах низовой р. Курупка произрастают *Callitriche hermaphroditica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Utricularia macrorhiza*, а ранее указывались *Ceratophyllum demersum* (Katenin, 2000), *Potamogeton* aff. *praelongus* и *Stuckenia pectinata* (Yurtsev et al., 1975), виды, ко-

торые на восточной Чукотке в тундровых местообитаниях на таких широтах в других местах не известны, а ближайшие местонахождения значительно удалены (см. выше). Воды таких озер имеют низкую минерализацию (50–110 мг/л) и нейтральный рН (7.2–7.4). В старичном озере в долине нижнего течения р. Чегитун, характеризующейся выходами известняков, помимо фоновых видов, найдены *Ranunculus codyanus* и *Stuckenia subretusa*, более характерные для водоемов морских побережий. Но и воды этого озера отличаются повышенной минерализацией (240 мг/л) и рН (8.7).

Специфическим видовым составом отличаются водоемы дельтовых участков рек и приморских террас, где близость моря обеспечивает более высокую минерализацию (600–2000 мг/л) и рН (7.5–8.5) воды. Здесь встречаются *Hippuris* × *lancoolata*, *Stuckenia filiformis*, а по берегам распространена форма *Ranunculus hyperboreus* со слабо надрезанными листьями, которая иногда выделяется как subsp. *tricrenatus*. В разнообразных переходных водоемах с градиентом минерализации могут быть встречены и все вышеуказанные виды.

В крупных озерах (Иони, Зеркальное) водных сосудистых растений почти не найдено, что может быть связано с поздним сходом льда и активным ветро-волновым воздействием на прибрежные зоны. Отсутствуют водные растения и в руслах крупных и средних рек из-за быстрого течения, нестабильного уровня воды и грубого каменистого субстрата. Также нет водных сосудистых растений в недавно сформировавшихся термокарстовых тундровых и моренных озерах с каменистыми грунтами.

Специфичны морские лагуны, где могут быть представлены морские травы, как *Ruppia occidentalis* в лагуне Уэлен.

Отдельный тип водных объектов представляют термоминеральные. На Гильмимлинейских источниках, которые не только самые мощные и горячие среди известных термоминеральных выходов на Чукотке, но и выделяются на фоне прочих своим размером и разнообразием водоемов и водотоков, а также в силу труднодоступности относительно малой степени нарушенности (Vakin, 2003), указывалось 14 видов водных растений (Ekosistemy..., 1981). За исключением *Tillaea aquatica*, все они были найдены нами и в 2019 г. Дополнительно были собраны еще 3 вида (*Hippuris vulgaris*, *Ranunculus hyperboreus*, *Utricularia minor*), а *Stuckenia filiformis* (или *S. pectinata* у других авторов) мы переопределили как *S.* × *suecica*.

Наиболее массовые водные растения в термальных озерах и ручьях Гильмимлинейских и Туманных источников – *Ruppia maritima* и *Stuckenia* × *suecica*. На Гильмимлинейских источниках на 3 термальных участках протяженностью около

100 м (верхний), 600 м (центральный) и 300 м (нижний), где термальные грифоны сильно разбросаны, пятна этих растений встречаются разрозненно, причем как в озерах по краю термального поля, так и в стекающих с них ручьях. На Туманных источниках оба таксона образуют почти сплошные заросли по теплomu ручью, вытекающему из термальных ванн, на протяжении 50–70 м. Причем *Ruppia maritima* произрастает ближе к выходам термоминеральных вод в местах с температурой воды 25–28°C и минерализацией 2000–4500 мг/л, а *Stuckenia × suecica* в более разбавленной поверхностным стоком воде с температурой 17–24°C и минерализацией 1300–1800 мг/л, при одинаковых рН 7.1–8.2. Фактически в верховьях теплых ручьев растет только *Ruppia maritima*, а ниже – только *Stuckenia × suecica*. Специфичны для Гильмимлинейских источников и *Bolboschoenus planiculmis*, и *Tillaea aquatica*. Все эти термофильные таксоны – остатки прежних более теплолюбивых флор (Ekosistemy..., 1981; Belikovich et al., 2006), сохранившиеся благодаря особому положению мощных горячих источников в каньонообразной долине, обеспечившей дополнительную защиту от ветров.

На Гильмимлинейских источниках на термальном поле протяженностью более 850 м по обоим берегам реки, насчитывается более 100 отдельных выходов терм и большинство из них с температурой выше 60°C. Максимальная температура выходов 97°C и расход 60 л/с. Рядом расположенные Туманные источники менее теплые и активные (максимальная температура 59°C, расход 7 л/с). Высокими температурами и расходами характеризуются Дежневские, Лоринские, Сенявинские и Чаплинские источники, остальные источники с заметно меньшими температурами и расходами воды (Vakin, 2003), но все уступают по размеру и расположены на более открытых местах. Так, обследованные нами термоминеральные горячие (Дежневские, Лоринские) и холодные (Бабушкины очки, Ионийские, Оленьи) источники отличаются крайне бедным составом водных растений: по периферии зоны выходов, где минерализованные воды разбавляются поверхностными, произрастает только *Ranunculus hyperboreus*, реже на большем удалении от грифонов отмечены *Ranunculus pallasii* и *Galium brandegei*. Видимо, высокая минерализация воды, сопоставимая по солености с морской, и невысокая температура воды в грифонах у холодных источников препятствует развитию водных сосудистых растений. А в случае с Дежневскими и Лоринскими явно сказывается еще и сильное разрушение их экосистем в результате деятельности человека.

В среднем в исследованных водных объектах НП произрастает 3–5 видов и гибридов. Богатство отдельно взятых водоемов не превышает 7–8 таксонов.

Основными факторами, определяющими видовое разнообразие сосудистых растений в водоемах восточной Чукотки и НП выступают местоположение водоемов и водотоков в рельефе (долины, плакоры) и гидрохимические показатели. Большое разнообразие водных растений в долинах рек (до 8 таксонов на водоем) связано с одной стороны с более благоприятными климатическими условиями, относительно зональных – долины укрыты от сильных ветров, мощный слой снега защищает от промерзания водные местообитания, влияние многолетней мерзлоты ослабляется таликами (Mikhailov, 2013, 2016), а с другой – повышенной минерализацией и нейтральным до слабощелочного рН воды. В долинах р. Чегитун и в меньшей степени р. Курупка распространены массивы карбонатных пород (в основном известняки), которые еще более увеличивают минерализацию и рН, что делает состав водных растений в этих долинах богаче и своеобразнее. Прямая аналогия с локальными флорами в бассейне р. Чегитун, которая одна из самых богатых (почти 400 таксонов) и оригинальных на Чукотке (Yurtsev et al., 1994a, b; Belikovich et al., 1997; Sekretaryova et al., 2020).

Для плакоров характерен обедненный и однообразный состав водных растений (до 3 видов на водоем), т.к. водные объекты подвержены воздействию сильных ветров в вегетационный период, они полностью промерзают зимой, характеризуются низкоминерализованными, подкисленными водами и т.д.

Распределение водных растений по акватории конкретных водоемов (озер) также определяется ветро-волновым воздействием – их заросли развиваются только в местах, укрытых от ветра под берегами, во врезанных закрытых заливах, на участках водоемов, расположенных за возвышениями рельефа. Сходные закономерности отмечались ранее Веховым (Vekhov, 1993) для низовой рек Уттэвеем и Чегитун на севере восточной Чукотки и нами для соседних Якутии и Магаданской обл. (Bobrov, Mochalova, 2017; Chemeris et al., 2017).

## ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

На территории НП “Берингия” произрастает 3 вида водных растений, занесенных в Красную книгу Чукотского АО (Krasnaya..., 2008b). Последние публикации, содержащие сведения о состоянии популяций этих видов, датируются 1981 г. (Ekosistemy..., 1981), и основаны на наблюдениях 1972–1977 гг. В табл. 2 мы обобщили данные прошлых лет и наши наблюдения, что делает возможным сравнить состояние популяций этих видов спустя более 40 лет и оценить произошедшие изменения.



**Рис. 6.** *Bolboschoenus planiculmis* по краю центрального термального поля на Гильмимлинейских термоминеральных источниках (фото А.А. Бобров, 21 VII 2019).

**Fig. 6.** *Bolboschoenus planiculmis* along the edge of the central thermal field on Gilmimlinei thermal mineral springs (photo by A.A. Bobrov, 21 VII 2019).



**Рис. 7.** *Ruppia maritima* в тёплом ручье на Туманных термоминеральных источниках (фото А.А. Бобров, 22 VII 2019).

**Fig. 7.** *Ruppia maritima* in a warm stream on Tumannye thermal mineral springs (photo by A.A. Bobrov, 22 VII 2019).

*Bolboschoenus planiculmis* (рис. 6) — Известен в единственном местонахождении на Гильмимлинейских термоминеральных источниках (65.803297 N, 173.404189 W). Общая площадь, занимаемая ценопопуляциями, составляет не более 500 м<sup>2</sup>. Вид произрастает только на центральном участке по правому берегу р. Гильмимливеем, в 3 типах сообществ, представленных по периферии термальных площадок центрального поля. В теплых солоноватых водоемах (лужах) и по краям теплых ручьев-проток, от уреза воды до глубины 10–20 см на илесто-каменистом субстрате и на сырых луговинах с теплым грунтом. Температура воды 14–18°C, минерализация 4000–4200 мг/л, рН 8.0–8.1. Ценопопуляции пока стабильны, но крайне уязвимы, так как вид обитает на очень малой площади и размножается преимущественно вегетативно. Свои наблюдения мы проводили 20–22 июля, только часть растений начинала цвести и высока вероятность, что все они не успеют сформировать жизнеспособные семена до холодов, также нами отмечено большое количество отмерших клубней на корневищах. Растения семенного происхождения (проростки, молодые растения) нами не найдены.

*Ruppia maritima* (рис. 7) — Известны 2 ценопопуляции на Гильмимлинейских (65.803461 N, 173.408452 W) и Туманных (65.815443 N, 173.453988 W) термоминеральных источниках в 2–2.5 км друг от друга. Обитает в теплых ручьях (см. выше), в которых образует чистые заросли. В местообитаниях растения сильные, мощные, многочисленны. Эти ценопопуляции стабильны, несмотря на преобладание вегетативного размножения.

*Tillaea aquatica* — бореальный голарктический вид с прерывистым ареалом, занесен в Красную

книгу РФ со статусом 3б, как редкий вид со значительным ареалом, в пределах которого встречается спорадически и с небольшой численностью. В России известны немногочисленные находки, большая часть которых сосредоточена на юге Дальнего Востока (Krasnaya..., 2008a). Местонахождение вида на Гильмимлинейских источниках единственное на Чукотке и одновременно самое северное в нашей стране (Ekosistemy..., 1981; Belikovich et al., 2006). Нам, несмотря на целенаправленные поиски, повторить сборы этого вида не удалось. По наблюдениям прошлых лет известно (Ekosistemy..., 1981), что более 40 лет назад вид был представлен в большом обилии (табл. 2). Маловероятно, что мы его не заметили, скорее всего, вид, как и другие мелкие монокарпики, обитающие на отмельных местообитаниях, при неблагоприятных условиях мог на время исчезнуть. Но проверить это возможно только прямым наблюдением в течение ближайших лет. Нам представляется обоснованным в новом издании региональной Красной книги повысить охранный статус вида до 2, провести повторное обследование источников и при его отсутствии повысить статус даже до 1.

Учитывая сильную оторванность и изолированность популяций всех 3 охраняемых видов от основной части их ареалов, произрастание этих видов в специфических экологических условиях, очевиден их реликтовый характер и крайняя степень уязвимости. Все они безусловно заслуживают охраны и должны остаться в основном списке нового издания Красной книги Чукотки. Узкая экологическая амплитуда этих видов и их зависимость от термальных условий указывает на необходимость усиления охранного статуса Гильмимлинейских и Туманных источников.

**Таблица 2.** Охраняемые виды водных сосудистых растений и состояние их ценопопуляций на Мечигменском участке национального парка “Берингия” по оригинальным и литературным данным  
**Table 2.** Protected species of aquatic vascular plants and their coenopulation state in the Mechigmenskii site of the National Park “Beringia” according to original and published data

Вид, охранный статус* Species, conservation status**	Экологическая среда Habitat	Наблюдения 1972–1977 гг. (Ekosistemy..., 1981) Observations of 1972–1977 (Ekosistemy..., 1981)		Наблюдения 2019 г. (данные авторов) Observations 2019 (authors' data)			
		Обилие Abundance	Размещение особей Arrangement of individuals	Площадь, м <sup>2</sup> Area, m <sup>2</sup>	Обилие, ОПП, % Abundance, OPP, %	Размещение особей Arrangement of individuals	Размножение Reproduction
<i>Bolboschoenus paniculatus</i> 2 (очень редкий) 2 (endangered (EN) to vulnerable (VU))	По краю термальных ручьёв (Гильм.) Along the edge of thermal streams (Gilm.)	Обильно и очень обильно, особей много (Cop 2, Cop 3) Abundant and very abundant, many individuals (Cop 2, Cop 3)	Пятна Spots	1–3	Малообильно, особи разреженные, 10 Low-abundant, individuals sparse, 10	Пятна Spots	Вег. сем. Veg., seed
	В тёплых водоёмах (Гильм.) In warm water bodies (Gilm.)	Обильно и очень обильно, особей много (Cop 2, Cop 3) Abundant and very abundant, many individuals (Cop 2, Cop 3)	Пятна Spots	>5 (общая площадь >100) (total area >100)	Малообильно и обильно, особи разреженные, 15–25 Low-abundant and abundant, individuals sparse, 15–25	Пятна Spots	Вег. сем. Veg., seed
<i>Ruppia maritima</i> 3 (редкий) 3 (vulnerable (VU) to near threatened (NT))	Разнотравные сообщества на теплых грунтах (Гильм.) Herb communities on warm grounds (Gilm.)	Рассеянно, особи в небольшом числе (Sp) Scattered, individuals few (Sp)	Отдельные растения Individual plants	До 10 Up to 10	Единично, особи рассеянные Single, individuals scattered	Отдельные растения Individual plants	Вег. сем. Veg., seed
	Термальные ручьи (Гильм., Туман.) Thermal streams (Gilm., Tuman.)	Обильно и очень обильно, особей много (Cop 2, Cop 3) Abundant and very abundant, many individuals (Cop 2, Cop 3)	Пятна Spots	До 50 (общая площадь >100) Up to 50 (total area >100)	Малообильно, особи разреженные, 10–30 (Гильм.); обильно, плотные заросли, 85 (Туман.) Low-abundant, individuals sparse, 10–30 (Gilm.); abundant, dense stands, 85 (Tuman.)	Пятна Spots	Вег. сем. Veg., seed
<i>Tililea aquatica</i> 3 (редкий) 3 (vulnerable (VU) to near threatened (NT))	Затленные окрайки термальных ручьёв (Гильм.) Silted edges of thermal streams (Gilm.)	Очень обильно, особей много (Cop 3) Very abundant, many individuals (Cop 3)	Пятна Spots	–	Не найден Not found	–	–

**Примечание.** Обилие для наблюдений 1972–1977 гг. даны по шкале Друле; источники: Гильм. – Гильмимлинейские, Туман. – Туманные; ОПП – общее проективное покрытие; размножение: вег. – вегетативное, сем. – семенное.

\*Статус охраны (категория) даётся по Красной книге Чукотского АО (Krasnaya..., 2008b).

**Note.** Abundance for observations of 1972–1977 is given according to the Друде's scale; springs: Gilm. – Gilmimilini, Tuman. – Tumannye; TPC – total projective cover; reproduction: veg. – vegetative. \*\*Conservation status according to The Red Data Book of Chukotka Autonomous Area (Krasnaya..., 2008b) but translated and converted in IUCN categories (see Chemeris et al., 2019).

Кроме перечисленных, рекомендуем включить еще 3 вида — *Ranunculus codyanus* (лютик Коуди) со статусом 3, как редкий, эндемичный амфиберингийский вид, *Ruppia occidentalis* (руппия западная) со статусом 3, как редкий вид на северной границе ареала, и *Stuckenia subretusa* (штукения выемчатая) со статусом 3, как редкий вид со специфической экологией на границе ареала. Ранее мы рекомендовали к включению *Utricularia stygia* (Chemeris et al., 2019), однако по последним данным эта пузырчатка представляет собой гибрид (*U. intermedia* × *U. minor*; =*U. × ochroleuca*) и распространена на Чукотке значительно шире, чем представлялось, поэтому сделанное предложение не актуально.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие водных сосудистых растений национального парка “Берингия”, как и восточной Чукотки в целом, достаточно низкое (44 таксона: 40 видов и 4 гибрида), что определяется как суровостью климата (низкие среднегодовые температуры, короткий вегетационный период с малым количеством солнечной радиации, сильные ветра), так и достаточным однообразием водных местообитаний (распространены преимущественно мелкие термокарстовые озера). Только треть таксонов обычны и представлены в основном массовыми и хорошо адаптированными к неблагоприятным условиям региона видами.

Наибольшим разнообразием водных растений выделяются Провиденский (32 таксона) и Мечигменский (30) участки, где представлен широкий спектр водных местообитаний: крупные речные долины с разнообразными водными объектами и термоминеральными источниками.

Впервые для флоры национального парка указываются 7 таксонов: *Callitriche hermaphroditica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis*, *Stuckenia × suecica*, *Utricularia macrorrhiza*, *U. × ochroleuca*, из них *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis*, *Stuckenia × suecica*, *Utricularia macrorrhiza* впервые указываются и для восточной Чукотки.

Наибольшее видовое разнообразие сосредоточено в наиболее благоприятных по условиям озерах речных долин с выходами карбонатных пород, где есть защита от ветров, проявления мерзлоты смягчаются таликами, а карбонаты обеспечивают необходимый баланс растворенных веществ.

Выделяются по составу водных растений системы Гильмимлинейских и Туманных термоминеральных источников, где в том числе произрастают *Bolboschoenus planiculmis*, *Ruppia maritima* и *Tillaea aquatica*, включенные в Красную книгу Чукотского АО, также участки долин нижнего тече-

ния р. Чегитун с приморскими видами и среднего и нижнего течения р. Курупка с комплексом бореальных (теплолюбивых) видов в значительном отрыве от их основных ареалов, что заметно обогащает водную флору региона. Эти участки, как микрорефугиумы теплолюбивых водных растений, требуют особого внимания и режима охраны.

Среди охраняемых водных растений состояние ценопопуляций *Ruppia maritima* вызывает наименьшие опасения, т.к. на Гильмимлинейских и Туманных термоминеральных источниках вид представлен с хорошими обилием и жизнеспособностью. Ценопопуляции *Bolboschoenus planiculmis* пока стабильны, но крайне уязвимы, т.к. вид обитает на очень малой площади и размножается преимущественно вегетативно. Не найден *Tillaea aquatica*, что вызывает тревогу.

При переиздании региональной Красной книги необходимо повысить охранный статус *Tillaea aquatica*, а также включить в основной список еще 3 редких на Чукотке вида: *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis* и *Stuckenia subretusa*.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность за всестороннюю помощь во время исследований на восточной Чукотке М.А. и Г.М. Зеленским, Р.С. Кевеву, И.В. Хурашину, Р.П. и Е.А. Пенечейвунам, Е.Д. Эничейвуно, Л.В. Безбородовой, Г.Ж. Айтугановой, Т.Н. Итеу-неут, В.А. Шиманскому, Г.А. Макаровой, В.В. Кабанову (Лаврентия), К.Ф. Гуванрольтат, С.В. Тынатваль, В.В. Кабанову (Лорино), С.М. Нутевентину (Уэлен), Ю.А. и Е.А. Забусовым (Сиреники), А.А. Гусеву, А.В. Видинеевой (Анадырь), а также национальному парку “Берингия”: директору В.В. Бычкову (Провидение), инспекторам А.П. Гынону (Лорино), А.Ю. Етылиной (Сиреники, Провидение).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 15-29-02498-офи\_м, 19-04-01090-а, 19-05-00133-а) и в рамках госзадания (темы № АААА-А18-118012690095-4 (ИБВВ РАН), АААА-А17-117122590002-0 (ИБПС ДВО РАН)).

Посвящается выдающимся советским арктическим ботаникам — исследователям растительного мира Чукотки.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A., Kapustina N.V., Bobrov A.A. 2018. IAPT chromosome data 27. — *Taxon*. 67 (5): 1041, E1–E3. <https://doi.org/10.12705/675.24>
- [Arkticheskaya...] Арктическая флора СССР. 1960–1987. Л. Т. 1–10.
- [Belikovich et al.] Беликович А.В., Буч Т.Г., Галанин А.В., Харкевич С.С. 1997. Сосудистые растения средней

- части бассейна р. Чегитун (Восточная Чукотка). — Комаровские чтения. 43: 168–197.
- [Belikovich et al.] Беликович А.В., Галанин А.В., Афонина О.М., Макарова И.И. 2006. Растительный мир особо охраняемых территорий Чукотки. Владивосток. 260 с.
- Bobrov A.A. 2007. *Potamogeton* × *fennicus* (*P. filiformis* × *P. vaginatus*, Potamogetonaceae) in East Europe. — Komarovia. 5 (1): 1–23.
- Bobrov A.A., Chemeris E.V., Filippova V.A., Maltseva S.Yu. 2018. European pondweed in East Siberia: evidence of *Potamogeton rutilus* (Potamogetonaceae) in Yakutia (Asian Russia) with evaluation of current distribution and conservation status. — Phytotaxa. 333 (1): 58–72. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.333.1.4>
- [Bobrov, Mochalova] Бобров А.А., Мочалова О.А. 2017. Водные сосудистые растения долины Колымы: разнообразие, распространение, условия обитания. — Бот. журн. 102 (10): 1347–1378. <https://doi.org/10.1134/S0006813617100015>
- [Bobrov et al.] Бобров А.А., Мочалова О.А., Чемерис Е.В. 2014. Заметки о водных и прибрежно-водных сосудистых растениях Камчатки. — Бот. журн. 99 (9): 1025–1043.
- Chemeris E.V., Bobrov A.A., Lansdown R.V., Mochalova O.A. 2019. The conservation of aquatic vascular plants in Asian Russia. — Aquat. Bot. 157: 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.02.004>
- [Chemeris et al.] Чемерис Е.В., Бобров А.А., Мочалова О.А. 2017. Водные растения крайнего северо-востока Азии: жизнь в экстремальных условиях. — Сб. научно-популярных статей — победителей конкурса РФФИ. 20: 72–80. [http://www.rfbr.ru/rffi/ru/popular\\_science\\_articles/o\\_2052479#1](http://www.rfbr.ru/rffi/ru/popular_science_articles/o_2052479#1)
- [Ekosistemy...] Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. 1981. Л. 144 с.
- Hultén E. 1981. Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. 2nd ed. Stanford. xxii + ii + 1008 p. + 8 p. col. ill.
- Kaplan Z. 2008. A taxonomic revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale. — Folia Geobot. 43 (2): 159–234. <https://doi.org/10.1007/s12224-008-9010-0>
- [Katenin] Катенин А.Е. 2000. О находке *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) в дальневосточном секторе Российской Арктики. — Бот. журн. 85 (9): 134–137.
- [Katenin, Petrovskii] Катенин А.Е., Петровский В.В. 2013. Локальные флоры северной части Чукотского полуострова. — Бот. журн. 98 (3): 281–305.
- [Katenin, Sekretaryova] Катенин А.Е., Секретарева Н.А. 1996. Положение южной части Чукотского полуострова в системе флористического районирования Чукотки. — Бот. журн. 81 (11): 66–81.
- [Korolyova et al.] Королева Т.М., Зверев А.А., Катенин А.Е., Петровский В.В., Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Хитун О.В., Чиненко С.В. 2012. Широкая географическая структура локальных флор Азиатской Арктики: анализ распределения групп и фракций. — Бот. журн. 97 (9): 1205–1225.
- [Kozhevnikov, Zheleznov-Chukotskii] Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н.К. 1995. Берингия: история и эволюция. М. 383 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008а. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Чукотского автономного округа. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений (покрытосеменные, папоротниковидные, плауновидные, мохообразные, лишайники, грибы). 2008b. Магадан. 217 с.
- [Mikhailov] Михайлов В.М. 2013. Пойменные талики Северо-Востока России. Новосибирск. 244 с.
- Mikhailov V.M. 2016. Flood-plain taliks in the valleys of meandering rivers in Northeastern Russia. — Earth's Cryosphere [Kriosfera Zemli]. 20 (2): 37–44.
- [National...] Национальный парк Берингия. 2020. Карта территории. <https://park-beringia.ru/map>
- [ООПТ...] ООПТ России. 2020. Берингия. <http://oopt.aari.ru/oopt/Берингия-0>
- Panarctic flora. 2020. (PAF) Annotated checklist of the Panarctic flora. Vascular plants. <http://panarcticflora.org/>
- [Sekretaryova] Секретарева Н.А. 2018. Локальные флоры Национального парка Берингия (юго-восток Чукотского полуострова). — Бот. журн. 103 (1): 64–94. <https://doi.org/10.1134/S0006813618010039>
- [Sekretaryova et al.] Секретарева Н.А., Разживин В.Ю., Петровский В.В. 2020. Локальные флоры северо-восточной части Чукотского полуострова (бассейн рек Чегитунь и Утавеем). — Бот. журн. 105 (7): 646–671. <https://doi.org/10.31857/S0006813620070108>
- [Sosudistye...] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985–1996. Л., СПб. Т. 1–8.
- [Tatanov] Татанов И.В. 2007. Таксономический обзор рода *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (Syraceae). — Новости сист. высш. раст. 39: 46–149.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1987а. Род 1. Рдест — *Potamogeton* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л. Т. 2. С. 317–335.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1987b. Род 1. Руппия — *Ruppia* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л. Т. 2. С. 335–336.
- [Vakin] Вакин Е.А. 2003. Высокотемпературные гидротермы Чукотки. П.-Камчатский. С. 42–51.
- [Vekhov] Вехов Н.В. 1993. Высшие растения водоемов в низовьях рек Утавээм и Чегитун (Чукотский полуостров). — Бот. журн. 78 (7): 45–52.
- Wiegleb G., Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) — Phytotaxa. 319 (1): 1–55. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Баландин С.А., Катенин А.Е., Коробков А.А., Разживин В.Ю., Сытин А.К. 1978. Флористические находки на центральной, восточной и южной Чукотке (1974 и 1976 гг.). — Бот. журн. 63 (5): 625–636.

- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Катенин А.Е., Резванова Г.С. 1994а. Три локальные флоры карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского полуострова. — Бот. журн. 79 (1): 34–46.
- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Катенин А.Е., Резванова Г.С. 1994б. Сравнительный анализ трех локальных флор на северо-востоке Чукотского полуострова. — Бот. журн. 79 (4): 1–12.
- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Королева Т.М., Петровский В.В., Полозова Т.Г., Жукова П.Г., Катенин А.Е. 2010. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб. 627 с.
- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Петровский В.В., Галанин А.В., Катенин А.Е., Кожевников Ю.П., Разживин В.Ю. 1975. Новые флористические находки в Чукотской тундре. — Бот. журн. 60 (6): 831–842.
- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В.Ю. 1979а. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщение 1. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 84 (5): 111–122.
- [Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В.Ю. 1979б. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщение 2. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 84 (6): 74–83.
- [Zheleznov-Chukotskii et al.] Железнов-Чукотский Н.К., Секретарева Н.А., Астахова Т.И., Жукова А.И., Тихомиров Ю.Б., Лозовская С.А. 2005. Природные условия и ресурсы Чукотского полуострова. М. 502 с.
- [Zhukova et al.] Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г., Онипченко В.Г., Торопова Н.А., Чистякова А.А. 1989. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений. — Биологические науки. 12: 65–75.

## AQUATIC VASCULAR PLANTS OF THE NATIONAL PARK “BERINGIA” (EAST CHUKOTKA)

A. A. Bobrov<sup>a,#</sup>, O. A. Mochalova<sup>b,##</sup>, and E. V. Chemeris<sup>a,###</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia

<sup>b</sup> Institute of Biological Problems of the North FEB RAS  
Portovaya Str., 18, Magadan, 685000, Russia

<sup>#</sup>e-mail: bobrov@ibiw.ru

<sup>##</sup>e-mail: mochalova@inbox.ru

<sup>###</sup>e-mail: lechem@ibiw.ru

Aquatic vascular plants of the National Park “Beringia”, the easternmost nature protected area of Russia, as well as east Chukotka as a whole, are represented by 44 taxa (40 species and 4 hybrids) from 23 genera and 18 families. A low diversity of the aquatic plants is associated with severe (low average annual temperatures, short growing season with little solar radiation, strong winds) and monotonous (predominantly small thermokarst lakes are widespread) environment. Only one third of the taxa are common and mainly represented by widespread species well adapted to the unfavorable conditions of the region. The main diversity of aquatic plants distinguishes Providenskii (32 taxa) and Mechigmenskii (30) sites of the National Park, where a wide range of aquatic habitats is represented: large river valleys with talik zones, various water bodies and thermal mineral springs. The flora of the National Park was added with 7 taxa: *Callitriche hermaphroditica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis*, *Stuckenia* × *suecica*, *Utricularia macrorhiza*, *U. × ochroleuca*, among them *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis*, *Stuckenia* × *suecica*, *Utricularia macrorhiza* were found in east Chukotka for the first time. The data on the diversity of aquatic vascular plants for each site of the National Park were supplemented, which allowed expanding the information on the distribution and clarifying the occurrence of 31 taxa. The greatest species diversity is concentrated in the most favorable lakes of river valleys with outcrops of carbonate rocks, where there is protection from winds, permafrost is mitigated by taliks, and carbonates provide the necessary balance of dissolved substances. On average, 3–5 species and hybrids grow in the studied water bodies in the National Park, the diversity of individual reservoirs does not exceed 7–8 ones, and water bodies in the valleys differ by the maximum number of taxa (up to 8 per water body), unlike tundra reservoirs and large lakes, where none or no more than 3 ones per water body occur. The systems of Gilmimlinei and Tumannye thermal mineral springs where *Bolboschoenus planiculmis*, *Ruppia maritima* and *Tillaea aquatica* included in the Red Data Book of Chukotka occur among others, as well as sections of valleys of the lower reaches of the Chegitun river with coastal species and the middle and lower reaches of the Kurupka river with a complex of boreal (thermophilic) species in a significant isolation from their main ranges are distinguished by the composition of aquatic plants. This enriches the aquatic flora of the region significantly. These areas, as microrefugia of thermophilic aquatic plants, require special attention and protection regime. Among the protected aquatic species, the status of coenopopulations of *Ruppia maritima* is the least concern, since on Gilmimlinei and Tumannye thermal mineral springs, the species is presented in good abundance and vitality. The coenopopulations of *Bolboschoenus planiculmis* are still stable, but extremely vulnerable, since the species occur in a very small area and reproduces mainly vegetatively. *Tillaea aquatica*, with the threatened status, was not found. It is necessary to increase the conservation status of *Tillaea aquatica*, and also include in the main list 3 more rare species in Chukotka, *Ranunculus codyanus*, *Ruppia occidentalis* and *Stuckenia subretusa* in a new edition of the regional Red Data Book.

**Keywords:** biodiversity, monitoring, rare species, thermal mineral springs, water bodies

## ACKNOWLEDGEMENTS

We are sincerely grateful for comprehensive help during investigations in east Chukotka to M.A. and G.M. Zelenskii, R.S. Kevev, I.V. Khuramshin, R.P. and E.A. Penecheivun, E.D. Enicheivun, L.V. Bezborodova, G.Zh. Aituganova, T.N. Iteuneut, V.A. Shimanskii, G.A. Makarova, V.V. Kabanov (Lavrentiya), K.F. Guvanroltat, S.V. Tynatval, V.V. Kabanov (Lorino), S.M. Nuteventin (Uelen), Yu.A. and E.A. Zabusov (Sireniki), A.A. Gusev, A.V. Vindineeva (Anadyr) as well as to the National Park "Beringia": director V.V. Bychkov (Providenie), inspectors A.P. Gynon (Lorino), and A.Yu. Etylina (Sireniki, Providenie).

The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects 15-29-02498-ofi\_m, 19-04-01090-a, 19-05-00133-a) and was held within the state assignment (theme AAAA-A18-118012690095-4 (IBIW RAS), AAAA-A17-117122590002-0 (IBPN FEB RAS)).

Dedicated to the outstanding Soviet Arctic botanists – researchers of the plant world of Chukotka.

## REFERENCES

- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A., Kapustina N.V., Bobrov A.A. 2018. IAPT chromosome data 27. – *Taxon*. 67 (5): 1041, E1–E3. <https://doi.org/10.12705/675.24>
- Arkticheskaya flora SSSR [Arctic flora of USSR]. 1960–1987. Leningrad. Vols. 1–10 (In Russ.).
- Belikov A.V., Buch T.G., Galanin A.V., Kharkevich S.S. 1997. Vascular plants in the middle part of the river Chegitun basin (eastern Chukotka). – *Komarovskie chteniya*. 43: 168–197 (In Russ.).
- Belikov A.V., Galanin A.V., Afonina O.M., Makarova I.I. 2006. Plant world of specially protected territories of Chukotka. Vladivostok. 260 p. (In Russ.).
- Bobrov A.A. 2007. *Potamogeton* × *fennicus* (*P. filiformis* × *P. vaginatus*, Potamogetonaceae) in East Europe. – *Komarovia*. 5 (1): 1–23.
- Bobrov A.A., Chemeris E.V., Filippova V.A., Maltseva S.Yu. 2018. European pondweed in East Siberia: evidence of *Potamogeton rutilus* (Potamogetonaceae) in Yakutia (Asian Russia) with evaluation of current distribution and conservation status. – *Phytotaxa*. 333 (1): 58–72. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.333.1.4>
- Bobrov A.A., Mochalova O.A. 2017. Aquatic vascular plants of the Kolyma river valley: diversity, distribution, habitat conditions. – *Botanicheskii zhurnal*. 102 (10): 1347–1378 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617100015>
- Bobrov A.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. 2014. Notes on aquatic and semiaquatic vascular plants of Kamchatka. – *Botanicheskii zhurnal*. 99 (9): 1025–1043 (In Russ.).
- Chemeris E.V., Bobrov A.A., Lansdown R.V., Mochalova O.A. 2019. The conservation of aquatic vascular plants in Asian Russia. – *Aquat. Bot.* 157: 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.02.004>
- Chemeris E.V., Bobrov A.A., Mochalova O.A. 2017. Aquatic plants of the far north-east of Asia: life in extreme conditions. – Collection of popular science articles – winners of the competition of the Russian Foundation for Basic Research. 20: 72–80 (In Russ.). [http://www.rfbr.ru/rffi/ru/popular\\_science\\_articles/o\\_2052479#1](http://www.rfbr.ru/rffi/ru/popular_science_articles/o_2052479#1)
- Ekosistemy termalnykh istochnikov Chukotskogo poluostrova [Ecosystems of the thermal springs of Chukchi Peninsula]. 1981. Leningrad. 144 p. (In Russ.).
- Hultén E. 1981. Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. 2nd ed. Stanford. xxii + ii + 1008 p. + 8 p. col. ill.
- Kaplan Z. 2008. A taxonomic revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale. – *Folia Geobot.* 43 (2): 159–234. <https://doi.org/10.1007/s12224-008-9010-0>
- Katenin A.E. 2000. The first record of *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) in the Far Eastern sector of the Russian Arctic. – *Botanicheskii zhurnal*. 85 (9): 134–137 (In Russ.).
- Katenin A.E., Petrovskii V.V. 2013. Local floras of the northern part of Chukchi Peninsula. – *Botanicheskii zhurnal*. 98 (3): 281–305 (In Russ.).
- Katenin A.E., Sekretaryova N.A. 1996. Position the southern part of Chukchi Peninsula in the system of floristic division of Chukotka. – *Botanicheskii zhurnal*. 81 (11): 66–81 (In Russ.).
- Korolyova T.M., Zverev A.A., Katenin A.E., Petrovskii V.V., Pospelov I.N., Pospelova E.B., Ribistaya O.V., Khitun O.V., Chinenko S.V. 2012. Latitudinal geographic structure of local floras in the Asian Arctic: survey of groups and fractions distribution. – *Botanicheskii zhurnal*. 97 (9): 1205–1225 (In Russ.).
- Kozhevnikov Yu.P., Zheleznov-Chukotskii N.K. 1995. Beringia: history and evolution. Moscow. 383 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi)]. 2008a. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Chukotskogo avtonomnogo okruga. Tom 2. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoventiya vidy rastenii (pokrytosemennye, paprotnikovidnye, plaunovidnye, mokhoobraznye, lishainiki, griby) [Red Data Book of Chukotka Autonomous Area. Vol. 2. Rare and endangered plant species (angiosperms, fern, lycopsids, bryophytes, lichens, fungi)]. 2008b. Magadan. 217 p. (In Russ.).
- Mikhailov V.M. 2013. Flood-plain taliks in Northeastern Russia. Novosibirsk. 244 p. (In Russ.).
- Mikhailov V.M. 2016. Flood-plain taliks in the valleys of meandering rivers in Northeastern Russia. – *Earth's Cryosphere* [Kriosfera Zemli]. 20 (2): 37–44.
- National Park Beringia. 2020. Map of the territory (In Russ.). <http://park-beringia.ru/map>
- ООПТ России [Protected nature areas of Russia]. 2020. Beringia (In Russ.). <http://oopt.aari.ru/oopt/Берингия-0>
- Panarctic flora. (PAF) Annotated checklist of the Panarctic flora. Vascular plants. 2020. <http://panarcticflora.org/>
- Sekretaryova N.A. 2018. Local floras of the "Beringia" National Park (southeastern Chukchi Peninsula). – *Botanicheskii zhurnal*. 103 (1): 64–94 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618010039>

- Sekretaryova N.A., Razzhivin V.Yu., Petrovskii V.V. 2020. Local floras of the northeastern part of Chukchi Peninsula (basin of rivers Chegitun and Utaveem). – *Botanicheskii zhurnal*. 105 (7): 646–671 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620070108>
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. 1985–1996. Leningrad, St. Petersburg. Vols. 1–8 (In Russ.).
- Tatanov I.V. 2007. Taxonomic review of the genus *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (Cyperaceae). – *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 39: 46–149 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1987a. Rod 1. Rdest – *Potamogeton* L. [Genus 1. Pondweed – *Potamogeton* L.]. – In: *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka* [Vascular plants of the Soviet Far East]. Leningrad. Vol. 2. P. 317–335 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1987b. Rod 1. Ruppia – *Ruppia* L. [Genus 1. Ditch grass – *Ruppia* L.]. – In: *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka*. T. 2 [Vascular plants of the Soviet Far East]. Leningrad. Vol. 2. P. 335–336 (In Russ.).
- Vakin E.A. 2003. High-temperature hydrotherms of Chukotka. *Petropavlovsk-Kamchatskii*. P. 42–51 (In Russ.).
- Vekhov N.V. 1993. Higher plants of water bodies in the lower reaches of the rivers Utaveem and Chegitun (Chukchi Peninsula). – *Botanicheskii zhurnal*. 78 (7): 45–52 (In Russ.).
- Wiegleb G., Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) – *Phytotaxa*. 319 (1): 1–55. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
- Yurtsev B.A., Balandin S.A., Katenin A.E., Korobkov A.A., Razzhivin V.Yu., Sytin A.K. 1978. Floristic findings in central, eastern and southern Chukotka (1974 and 1976). – *Botanicheskii zhurnal*. 63 (5): 625–636 (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Katenin A.E., Rezvanova G.S. 1994a. Three local floras of carbonate landscapes in the northeast of Chukchi Peninsula. – *Botanicheskii zhurnal*. 79 (1): 34–46 (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Katenin A.E., Rezvanova G.S. 1994b. Comparative analysis of three local floras in the northeast of Chukchi Peninsula. – *Botanicheskii zhurnal*. 79 (4): 1–12 (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Korolyova T.M., Petrovskii V.V., Polozova T.G., Zhukova P.G., Katenin A.E. 2010. A check list of the flora of the Chukotka tundra. St. Petersburg. 627 p. (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Galanin A.V., Katenin A.E., Kozhevnikov Yu.P., Razzhivin V. Yu. 1975. New floristic records in the Chukotka tundra. – *Botanicheskii zhurnal*. 60 (6): 831–842 (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Korobkov A.A., Korolyova T.M., Razzhivin V.Yu. 1979a. Overview of the geographical distribution of plants of the Chukotka tundra. Part 1. – *Byull. MOIP. Otd. Biol.* 84 (5): 111–122 (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Korobkov A.A., Korolyova T.M., Razzhivin V.Yu. 1979b. Overview of the geographical distribution of plants of the Chukotka tundra. Part 1, 2. – *Byull. MOIP. Otd. Biol.* 84 (6): 74–83 (In Russ.).
- Zheleznov-Chukotskii N.K., Sekretaryova N.A., Astakhova T.I., Zhukova A.I., Tikhomirov Yu.B., Lozovskaya S.A. 2005. Natural conditions and resources of Chukchi Peninsula. Moscow. 502 p. (In Russ.).
- Zhukova L.A., Zaugolnova L.B., Michurin V.G., Onipchenko V.G., Toropova N.A., Chistyakova A.A. 1989. Program and methodological approaches to population monitoring of plants. – *Biologicheskie nauki*. 12: 65–75 (In Russ.).

## ВИКТОР СЕМЕНОВИЧ ИПАТОВ. К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

© 2021 г. М. Ю. Тиходеева<sup>1,\*</sup>, Д. М. Мирин<sup>1</sup>

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

\*e-mail: [marinaur@list.ru](mailto:marinaur@list.ru)

Поступила в редакцию 25.09.2020 г.

После доработки 25.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

DOI: 10.31857/S0006813621010099

30 октября 2020 года исполнилось 90 лет ведущему геоботанику России и нашему Учителю профессору Санкт-Петербургского университета Виктору Семеновичу Ипатову. Многие из его учеников стали общепризнанными учеными-геоботаниками — это и директор Института леса КарНЦ РАН д.б.н. Крышень Александр Михайлович, директор института биологии Коми НЦ Уральского отделения РАН д.б.н. Дегтева Светлана Владимировна и другие. Виктор Семенович с 1979 г. двадцать лет заведовал кафедрой геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ) и более 30 лет — лабораторией геоботаники Биологического института СПбГУ. Им разработано 8 курсов лекций для бакалавриата, магистратуры и аспирантуры. В 1970-е годы он организовал и был руководителем уникальной полевой практики для студентов, специализирующихся на кафедре геоботаники. Под его руководством защищено 19 кандидатских и 5 докторских диссертаций, многие десятки дипломных и курсовых проектов. Опубликовано более 150 научных работ, в том числе 8 книг, важнейшей из которых стал учебник «Фитоценология» (1997, 1999).

Виктор Семенович родился в Ленинграде и до войны проживал с родителями в Кронштадте, где его отец служил полковым комиссаром на Балтийском флоте. Зимой 1941 г. с мамой и младшим братом был эвакуирован по Ладоге из Ленинграда в деревню Ярославской области, где, будучи еще подростком, работал полевым бригадиром — пахал и сеял, был объездчиком, возил молоко и хлеб в соседний совхоз. Тогда и начали реализовываться его незаурядные организаторские способности. После возвращения в Ленинград окончил школу и в 1949 г. поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета. Интерес к живой природе, пробудившийся во время сельскохозяйственных работ в эвакуации, романтика экспедиционной жизни определили

выбор специализации — кафедру геоботаники. Его кафедральными учителями были известные ученые, основоположники Ленинградской геоботанической школы: А.П. Шенников, А.А. Ниценко, И.Д. Богдановская-Гиенэф. Благоговейное отношение к ним он сохранил на протяжении всех лет работы на кафедре. В студенческие годы Виктор Семенович активно участвовал в научной и общественной жизни, был секретарем комсомольской организации факультета, вел студенческое научное общество на кафедре. Вместе со своим научным руководителем Андреем Александровичем Ниценко, собирая научные материалы, исходил весь восток Ленинградской области. За отличную учебу и научно-исследовательские достижения был удостоен сталинской стипендии им. В.Л. Комарова, а за работу в студенческих строительных отрядах — грамотами ЦК комсомола.

После окончания университета Виктор Семенович поступил в аспирантуру, но весной 1955 г. в составе «тридцатитысячников» его направили для руководства экономически слабым и отстающим колхозом «Большевик» Лодейнопольского района Ленинградской области с целью подъема колхозного производства и налаживания быта колхозников. Там он проработал председателем колхоза два года. За этот короткий срок ему удалось сделать немало: построить коровник, наладить прокладку новых дорог и электрификацию деревень. В 1957 г. Виктор Семенович вернулся в аспирантуру, где проучился лишь год, и был вновь направлен парткомом университета на два года в Белгородскую область для руководства учебно-опытной станцией «Лес на Ворскле». И там он развернул беспрецедентное строительство: были построены два кордона, студенческое общежитие, гараж, водонапорная башня, баня, проведена новая линия электропередач и произведена расчистка леса. Во время ответственной административной работы он не забывал и о науке. В 1960 г. защитил кандидатскую диссертацию



В.С. Ипатов комментирует выступления на Всероссийской геоботанической школе. Санкт-Петербург, 2015.

V.S Ipatov commenting on the reports at the All-Russian Geobotanical School. Saint-Petersburg, 2015.

“Осиновые леса Ленинградского экономического района” и приступил к работе в лаборатории геоботаники Биологического научно-исследовательского института (БиНИИ), которую в дальнейшем и возглавил. В 1972 г. защитил докторскую диссертацию “Исследование структуры растительных сообществ”. В 1974 г. был назначен директором БиНИИ и проработал в этой должности 5 лет. За это время значительно увеличилась численность сотрудников, была проведена реорганизация научных отделов. По личной инициативе Виктора Семеновича (при участии проф. А.А. Заварзина) для проведения студенческих практик и научных исследований была открыта Морская биологическая станция на о-ве Среднем в Белом море и основан Нижне-Свирский государственный природный заповедник (при участии Г.А. Носкова, О.А. Скарлато, М.С. Боч).

Многого достиг Виктор Семенович и в науке. Его исследования охватили широкий круг вопросов: взаимодействия растений в сообществах и со средой обитания, структура и динамика растительного покрова, классификация растительных сообществ, методы полевого сбора материалов и

их анализа, включая математические методы. Он обосновал новые представления о функциональной и пространственной организации растительного покрова. Еще в 60-х годах им был разработан, а в дальнейшем реализован в докторской диссертации, системный подход к анализу функциональной и пространственной структуры растительного покрова. Эту тему он развивал на протяжении всей своей научной деятельности, и в начале XXI века под руководством Виктора Семеновича над ней уже работала научная группа из сотрудников кафедры: Л.А. Кирикова, М.Ю. Тихоходеева, В.Х. Лебедева, Е.Н. Журавлева. Было сформулировано, разработано и доказано новое представление о конкуренции как непропорциональном потребностям распределении вещества и энергии между растениями. Был впервые теоретически обоснован и выявлен на практике особый тип взаимоотношений – самоблагоприятствование, объясняющий устойчивость ценоэлементов в растительном покрове. Проведена классификация типов взаимоотношений растений. Создана система ценоэлементов в растительном покрове. Обоснована дуалистическая теория континуума-квантованности растительного покрова как двух коренных свойств растительности, проявляющихся одновременно и на всех уровнях ее организации. Предложен метод определения чувствительности вида к воздействию экологических и биотических факторов.

Значительный вклад был внесен Виктором Семеновичем и в геоботаническую классификацию растительности. На основании исследований автогенных сукцессий предложена новая концепция динамической классификации растительных сообществ, которая была им успешно реализована в лесах Северо-Запада России совместно с учениками-коллегами: Г.Г. Герасименко, С.В. Дегтевой, В.И. Трофимцом, Д.Е. Соловьевым, Т.О. Салтыковской, Д.М. Мириным и др. Разработка всех новых направлений неизбежно сопровождалась активной методической работой. Поэтому после исследований функциональной структуры фитоценозов самым многочисленным блоком вопросов, освещенных в статьях Виктора Семеновича, стали вопросы методики сбора и обработки материала. Регулярно он обращался и к общим теоретическим вопросам фитоценологии, экологии, ботаники, обсуждал понятие “фитоценоз”, систему надорганизменных уровней организации жизни, вопросы видообразования.

Богатейший жизненный опыт Виктора Семеновича, его поступки, внимательное и уважительное отношение к студентам, аспирантам и молодым сотрудникам, глубокий профессионализм как теоретика и практика геоботаники позволили ему не только дать знания своим ученикам, но и воспитать ответственных людей, настоящих патриотов своей страны.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

В.С. ИПАТОВА С 2010 г.<sup>1</sup>

## 2010

Геоботаника. Учебник. СПб.: Изд-во СПб гос. ун-та. 178 с. (совместно с Кириковой Л.А., Мириным Д.М.).

Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества. — Бот. журн. 95 (1): 117 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю., Журавлевой Е.Н.).

Осторожно — биометрика (об использовании оценок “достоверности” при исследовании количественных закономерностей). — Бот. журн. 95 (10): 1494–1498.

Оценка влияния древостоя на развитие кроны дерева — Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 1: 15–21 (совместно с Тиходеевой М.Ю., Лебедевой В.Х.).

Дифференциация деревьев в лесных сообществах. — Биосфера. 2 (4): 544–553.

## 2011

К вопросу о структуре лугового растительного сообщества. — Бот. журн. 96 (1): 3–21 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

## 2012

Некоторые аспекты изучения функциональной структуры луговых фитоценозов. — Известия Самарского НЦ РАН. 14 (1–5): 1252–1256 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

Сумина Ольга Ивановна (к 60-летию со дня рождения). — Бот. журн. 97 (10): 1370–1372 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

По поводу статьи М.В. Козлова и Е.Л. Воробейника “Осторожно — некорректные подходы к анализу данных или об использовании непараметрических методов в ботанических исследованиях”. — Бот. журн. 97 (3): 411–412.

О функциональной структуре луговых и лесных сообществ. — Бот. журн. 97 (4): 496–511 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

<sup>1</sup> Списки работ В.С. Ипатова, опубликованных до 2010 г., приведены в юбилейных статьях В.И. Василевича, Л.А. Кириковой “Виктор Семенович Ипатов (к 70-летию со дня рождения)” (Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 6. С. 173–180) и М.Ю. Тиходеевой, В.Х. Лебедевой, О.И. Суминой “Виктор Семенович Ипатов (к 80-летию со дня рождения)” (Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 12. С. 1774–1779)

Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). — Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 2: 3–12 (совместно с Журавлевой Е.Н., Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

## 2013

Вновь о понятии “фитоценоз”. — Бот. журн. 98 (4): 481–486.

## 2014

О гетерогенности и квантованности растительности пробных площадей. — Бот. журн. 99 (1): 3–22 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

Использование шкал Раменского и Цыганова для экологической оценки растительных сообществ. — Бот. журн. 99 (4): 476–482.

Об использовании параметрических критериев для оценки “достоверности” параметров исследуемых объектов. — Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 1: 75–81.

## 2015

Почетные члены русского ботанического общества (XX век). — В сб.: История ботаники в России. К 100-летию юбилею РБО. СПб. С. 16–59 (совместно с Аверьяновым Л.В., Барановой О.Г., Буданцевым А.Л., Нешатаевой В.Ю., Василевичем В.И., Камелиным Р.В., Крышенем А.М., Саксоновым С.В., Яковлевым Г.П., Ярмишко В.Т.).

Владислав Иванович Василевич (к 80-летию со дня рождения). — Бот. журн. 100 (10): 1115–1119.

Погрешности измерения параметров, используемых в геоботанических исследованиях. — Бот. журн. 100 (4): 412–422.

Использование проективного покрытия для оценки роли видов в пространственной структуре сообществ. — Бот. журн. 100 (5): 508–512.

Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах. — Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 2: 32–46 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

## 2016

Квантованность динамических рядов растительных сообществ. — Бот. журн. 101 (4): 345–357.

О неоднородности растительного покрова лугов и лесов. — Бот. журн. 101 (4): 358–376 (совместно с Лебедевой В.Х., Тиходеевой М.Ю.).

VIKTOR SEMENOVICH IPATOV. TO THE 90<sup>TH</sup> ANNIVERSARYM. Yu. Tikhodeeva<sup>#</sup> and D. M. Mirin

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

<sup>#</sup>e-mail: marinaur@list.ru

**ПОПРАВКА К СТАТЬЕ И. В. ТЕЛИЦЫНОЙ, В. В. ГРИГОРЬЕВОЙ,  
А. Е. ПОЖИДАЕВА, О. А. ГАВРИЛОВОЙ, В. В. ШВАНОВОЙ  
“МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА  
*POLYGALA* (POLYGALACEAE) ФЛОРЫ КАВКАЗА”**

DOI: 10.31857/S0006813621010075

В статье “Морфология пыльцевых зерен некоторых видов рода *Polygala* (Polygalaceae) флоры Кавказа” авторов И.В. Телицыной, В.В. Григорьевой, А.Е. Пожидаева, О.А. Гавриловой, В.В. Швановой, опубликованной в № 7, том 104, 2019, с. 1110–1121, вместо А.Е. Поджидаев должно быть А.Е. Пожидаев.

**ПОПРАВКА К СТАТЬЕ М. Б. НОСОВОЙ, Е. Э. СЕВЕРОВОЙ,  
О. А. ВОЛКОВОЙ “СОВРЕМЕННЫЕ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫЕ СПЕКТРЫ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: 10 ЛЕТ НАБЛЮДЕНИЙ”**

DOI: 10.31857/S0006813621010087

В статье “Современные спорово-пыльцевые спектры Европейской России: 10 лет наблюдений” авторов М.Б. Носовой, Е.Э. Северовой, О.А. Волковой, опубликованной в № 8, том 104, 2019, с. 1228–1248, вместо О.В. Волкова должно быть О.А. Волкова.